



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS

**Análisis biogeográfico de la clase Dacrymycetes (Fungi,
Basidiomycota) en México**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

SANDRA CASTRO SANTIUSTE

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. LAURA GUZMÁN-DÁVALOS
UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM

CD. MX.

SEPTIEMBRE, 2020



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS

**Análisis biogeográfico de la clase Dacrymycetes (Fungi,
Basidiomycota) en México**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

SANDRA CASTRO SANTIUSTE

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. LAURA GUZMÁN-DÁVALOS
UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM

MÉXICO, CD. MX.

SEPTIEMBRE, 2020

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISIÓN ACADÉMICA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

OFICIO FCIE/DAIP/0210/2020

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas y Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **04 de noviembre de 2019** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la estudiante **CASTRO SANTIUSTE SANDRA** con número de cuenta **96034950** con la tesis titulada: "Análisis biogeográfico de la clase Dacrymycetes (Fungi, Basidiomycota) en México", realizada bajo la dirección de la **DRA. MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA**:

| | |
|-------------|------------------------------|
| Presidente: | DR. JOAQUÍN CIFUENTES BLANCO |
| Vocal: | DR. OSWALDO TELLEZ VALDÉS |
| Secretario: | DRA. LAURA GUZMÁN DÁVALOS |
| Suplente: | DR. SIGFRIDO SIERRA GALVÁN |
| Suplente: | DR. RAÚL CONTRERAS MEDINA |

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE

"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"

Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 5 de marzo de 2020

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



AGNS/MMVA/ASR/grf*

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
UNIDAD DE POSGRADO

Edificio D, 1° Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX
Tel. (+5255)5623 7002 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx/>

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, por contribuir a mi formación profesional.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca doctoral no. 413867 que me otorgaron de 2015 al 2019. A los proyectos PAPIIT-DGAPA IV201015 y CONACyT 2015-01-207.

A mi tutora, la doctora Isolda Luna Vega y a los miembros de mi Comité tutorial, la doctora Laura Guzmán Dávalos y el doctor David Nahum Espinosa Organista, por estos años de continuo aprendizaje.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Agradezco infinitamente a mi tutora, asesora, maestra, compañera y amiga, la doctora Isolda Luna, quien me abrió las puertas de su laboratorio y de su corazón, impulsándome a ser más grande y fuerte. Juntas construimos una confianza que durará la eternidad, le abrazo con el alma.

A mi jurado le agradezco su revisión y comentarios que enriquecieron mi trabajo de tesis, al doctor Joaquín Cifuentes Blanco y al doctor Raúl Contreras Medina.

Al doctor Oswaldo Téllez Valdés le agradezco ser parte del jurado y estar presente en cada proceso de mi formación académica: como profesor de maestría, jurado de entrevista doctoral y sinodal en la candidatura. Antes de entrar a cada una de estas etapas académicas recibí de usted un abrazo de cariño y confianza.

A la doctora Laura Guzmán Dávalos, gracias por acompañarme en estos cuatro años de proyecto doctoral, sus revisiones “con tinta roja” enriquecieron cada uno de los capítulos de tesis y artículos. Aprendí mucho de usted y espero que la colaboración micológica nunca se pierda.

Al doctor Sigfrido Sierra Galván ¡Gracias por llevarme al mundo de los hongos gelatinosos! Al mundo mágico de belleza anaranjada y viscosa. Gracias por el apoyo taxonómico y por la disposición que siempre tuviste al colaborar conmigo. Gracias también por todos estos años que me ayudaron a

crecer académicamente pero también por aquello que me llevó a convertirme en la persona estupenda que ahora soy.

Agradezco a mis compañeros y amigos del Laboratorio de Biogeografía y Sistemática, por la ayuda biogeográfica acompañada de diversión, risas y comilonas. Paty Astrid, Marisol, Celia y Bety gracias por las pláticas de chicas. Othón, Hernán, Julio, Rubén, César Ramiro, Carlos, Chanes, Tonatiuh y César Ríos, les agradezco las risas y los consejos.

El Doctorado es un proceso a veces complejo, así que agradezco a mis amigas y amigos por ser ese sostén emocional:

A mis hermanas de alma, Aimée, Marlen, Martha y Tania. La vida nos hizo esta hermosa coincidencia, cada una con cualidades extraordinarias. Les abrazo eternamente.

A mis mejores cómplices, Juan, Miriam, Nery, Rafa, Rous y Ulises quienes son y serán partícipes de mis aventuras; así como lo son para mí, continuaré siendo oído para ustedes.

A mis micólogos favoritos, Abraham, Andrés, Aurora, Ibet y Julieta, gracias por compartir y aprender de la mano de ustedes la magia de los hongos.

A mis amigos del AFG, Ale, Brenda, Martín y Mony. Su compañía y motivación ha sido un grato regalo en mi vida.

A mis profesores Alexandra y Ricardo, del Ballet Folklórico Mexicatlalli Ollin Yoltic y compañeras, en especial a Celia, Paloma y Margarita. Sus enseñanzas, risas y el zapateado son un bálsamo a mi corazón.

A José porque, en el oleaje fuerte de un mar, hay tortugas que encuentran una razón para abrazarse.

A mis alumnos de Biología de Hongos quienes me han dado la satisfacción más grande de enseñarles y transmitirles mi pasión por la micología.

DEDICATORIA

Esta Tesis está dedicada a cada miembro de mi familia con un inmenso
amor.

A mis padres Alejandra Santiuste y Fernando Castro y mi hermano Luis
Fernando Castro, una tesis y una copa de vino en honor a ustedes. Les amo
infinitamente.

A mis abuelos, Avilia Zambrano y Alejandro Santiuste.

A mis tías y tíos Santiuste

A mis primas Castro, Santiuste y Zambrano

¡Nunca más una ciencia sin mujeres!

INDICE

| | |
|--|-----|
| Resumen | 1 |
| Abstract | 2 |
| Introducción general | 3 |
| Capítulo I | 15 |
| A review of the taxonomy and species diversity in Dacrymycetes (Fungi, Basidiomycota) in Mexico. | |
| Capítulo II | 36 |
| <i>Dacryopinax</i> (Fungi: Dacrymycetales) in Mexico. | |
| Capítulo III | 78 |
| Métodos biogeográficos, ecológicos e históricos en el análisis de hongos: bases conceptuales y aplicaciones. | |
| Capítulo IV | 99 |
| Patrones de distribución, riqueza y caracterización básica del hábitat del orden Dracrymycetales en México. | |
| Discusión general y Conclusiones | 134 |
| Referencias | 139 |

RESUMEN

Los hongos Dacrymycetales también conocidos como hongos gelatinosos pertenecen a la clase Dacrymycetes (Phyllum Basidiomycota). Los esporomas son gelatinosos a cartilagosos, con tonos amarillos a anaranjados y formas variadas desde los resupinados hasta pulvinados y espatulados. La mayoría de las especies ocasionan pudrición café. Los géneros más conocidos de esta clase son *Dacrymyces* y *Dacryopinax*, los cuales pertenecen a la familia Dacrymycetaceae. Su clasificación y delimitación ha sido problemática, debido a la heterogeneidad que presenta la morfología de sus basidiomas, entre otras características. Los objetivos de este trabajo fueron: 1) presentar el conocimiento actual de la clase Dacrymycetes en México, 2) actualizar información macro-micromorfológica de algunos miembros de esta clase en México, 3) realizar un análisis biogeográfico de los taxa mexicanos, incluyendo un análisis areográfico para reconocer los patrones de distribución y la riqueza de Dacrymycetales en México.

Para cumplir los objetivos, construí una base de datos a partir de una revisión exhaustiva de la literatura especializada, considerando el número de especies incluidas en cada género y la información ecológica, taxonómica, biogeográfica y fenológica, entre otras (Capítulo I). Llevé a cabo, como caso de estudio, la revisión taxonómica y filogenética de las especies mexicanas de *Dacryopinax* utilizando información micro y macromorfológica y datos moleculares (Capítulo II). También se realizó el análisis de distribución y biogeográfico de los miembros del grupo (Capítulo III). La base de datos obtenida incluye 878 datos de ejemplares de herbarios mexicanos y literatura especializada. Esta información permitió analizar la riqueza, los patrones de distribución y la caracterización del hábitat de los Dacrymycetes mexicanos (Capítulo IV).

Actualmente están registrados ocho géneros y 20 especies de Dacrymycetales en México; de ellos, siete géneros abarcan 19 especies que pertenecen a Dacrymycetaceae y el género monotípico restante pertenece a Cerinomycetaceae. El género con mayor número de especies en México es *Dacrymyces* (6). La mayoría de los registros de Dacrymycetes se encuentran en las publicaciones de Lowy, Guzmán y Cifuentes. De acuerdo a datos fenológicos, los basidiomas de los Dacrymycetales son más comunes en los meses de verano (junio, julio, agosto y septiembre), que corresponden a la temporada de lluvias. En México se registran cuatro especies del género *Dacryopinax* y en este estudio se reporta por primera vez a *D. martinii*. Como caracteres diagnósticos para el género *Dacryopinax* se considera la morfología de las basidiosporas y los basidiomas, así como la coloración de éstos.

La micogeografía se puede abordar desde un enfoque histórico o ecológico, que identifican y comprenden los patrones biogeográficos de los hongos. En biogeografía la unidad de estudio es el área de distribución geográfica y a partir del estudio de estas áreas de distribución se pueden reconocer áreas de riqueza. Para la clase Dacrymycetes la mayor riqueza de especies se localiza en la Faja Volcánica Transmexicana y la distribución de éstas coinciden con alguna Área Natural Protegida. La humedad y temperatura son factores importantes que influyen en el crecimiento de estos hongos.

Para un estudio micogeográfico, primero es necesario tener una aceptable taxonomía del taxón a analizar y una adecuada identificación de las especies antes de generar hipótesis. Los ejemplares obtenidos en recolectas que se encuentran en colecciones científicas son esenciales en los análisis biogeográficos, por lo que es importante hacer una revisión exhaustiva de ambas fuentes.

ABSTRACT

The Dacrymycetales, also known as jelly fungi, belong to class Dacrymycetes (Phyllum Basidiomycota). Basidiomata are either yellow or orange color, and have a cartilaginous or jelly texture, with a variety of forms from resupinate to pulvinate and spathulate. Most of species present brown-rotting. The best-known genera are *Dacrymyces* and *Dacryopinax*, which belongs to Dacrymycetaceae family. The classification of its members has been difficult, mainly due to the heterogeneity of the basidiomata morphology. The aims of this study were: 1) to update the knowledge of the Mexican Dacrymycetes, 2) to bring up to date the micro and macromorphological data of the taxa inhabiting in Mexico, 3) to undertake a biogeographic analysis of the Mexican taxa, including an areographic analysis to recognize distributional patterns and richness of Dacrymycetales in Mexico.

To fill these goals, I built a database from an exhaustive revision of specialized literature, considering the number of species including in each genera, and the ecological, taxonomical, biogeographical, and phenological information, among others (Chapter I). I undertook, as a study case, the taxonomic and phylogenetic revision of Mexican *Dacryopinax* species using micro and macromorphological information and molecular data (Chapter II). The distributional and biogeographical analysis of the members of the group was also done (Chapter III).

The database obtained includes 878 data from Mexican herbaria specimens and specialized literature. This information allowed analyzing the richness, patterns of distribution and habitat characterization of the Mexican Dacrymycetes (Chapter IV).

Dacrymycetales in Mexico are represented by 8 genera and 20 species. 19 species belong to Dacrymycetaceae and one belongs to Cerinomycetaceae. *Dacrymyces* has the large number of species (6). Most of the records came from Lowy, Guzmán and Cifuentes papers. The phenology data threw that basidiomata are more probably found in summer months (June, July, August and September), during the rainy season. I found 4 species of *Dacryopinax*, and *D. martinii* represents a new record for Mexico. The diagnostic characters for *Dacryopinax* considers the morphology of basidiospores and basidiomata, as well as their coloration.

Mycogeography has been conceived as historical or ecological approaches identifying and understanding the biogeographic patterns of fungi. In biogeography the unit of study is the geographic area of distribution- With the study of these areas we can recognize richness areas. The Dacrymycetes greatest species richness is located in the Trans-Mexican Volcanic Belt coinciding with Protected Natural Areas. Humidity and temperature are important factors that influence the growth of these fungi.

To undertake a mycogeographic study, it is necessary to have an acceptable taxonomic knowledge and adequate identification of the species. Herbaria specimens and information in databases are essential in biogeographical analyses, so it is important to make an exhaustive revision of both sources.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los hongos representan uno de los grupos más diversos de organismos vivos que habitan en el planeta, diversidad también reflejada en México (Aguirre-Acosta *et al.*, 2014; Blackwell, 2011). Estudios más recientes han evidenciado una mayor diversidad en los suelos, donde los hongos cumplen funciones importantes como saprobios y en asociaciones micorrizógenas, así mismo, a escalas locales las comunidades fúngicas son muy heterogéneas con grandes diferencias en su composición (Peay *et al.*, 2016).

Los hongos gelatinosos o tremeloides (clases Tremellomycetes y Dacrymycetes) son grupos poco conspicuos pero muy diversos. Su clasificación y delimitación ha sido problemática, debido a la heterogeneidad que presenta la morfología de sus basidios (Sierra & Cifuentes, 1993). En cambio, los hongos de la clase Agaricomycetes presentan un solo tipo de basidio (Hibbett *et al.*, 2014).

Dacrymycetes es una clase establecida por Doweld (2001) dentro del subphyllum Agaricomycotina del phylum Basidiomycota. Está compuesta por dos órdenes, tres familias, 12 géneros y cerca de 113 especies sensu Shirouzu *et al.* (2013) y Oberwinkler (1994, 2014). De acuerdo al Index Fungorum (2019) se registran 179 nombres válidos. Las especies que componen esta clase se caracterizan por tener los basidios bifurcados, con excepción de *Unilacryma unispora* (L.S. Olive) Shirouzu, Tokum. & Oberw., Unilacrymaceae, Unilacrymales (Shirouzu *et al.*, 2013). Los esporomas son gelatinosos a cartilagosos, con tonos amarillos a anaranjados y formas variadas desde los resupinados, efusos, resupinados, hasta pulvinados, espatulados y dendroides. Las hifas tienen el septo doliporo y parentosoma no perforado (Wells, 1994). Todas las especies son saprótrofas y causan pudrición café (Oberwinkler, 1993; Kirk *et al.*, 2001).

Clasificaciones tradicionales, como la de Martin (1952), sugieren que los basidiomicetes pueden separarse en dos grupos, uno con septos en los basidios y otro con basidios sin septos, que corresponderían a las clases de los Heterobasidiomycetes y Homobasidiomycetes, respectivamente. Dentro de los Heterobasidiomycetes, Martin (1952) incluyó al orden Tremellales, que comprende las familias Auriculariaceae, Dacrymycetaceae, Hyaloriaceae, Phleogenaceae, Sirobasidiaceae, Tremellaceae y Tulasnellaceae. Un poco después, Donk (1958) y Talbot (1954, 1968, 1973) reclasificaron a los hongos al considerar la estructura y tipo de basidios que presentaban en tres clases: Teliomycetes, Phragmobasidiomycetes y Holobasidiomycetes. En esta última clase se encuentran las especies que poseen basidios sin septos primarios, donde están contenidos los hongos dacrimicetoides objetos de este estudio.

La clase Dacrymycetes está compuesta por especies con características similares y agrupadas entre sí por la presencia de basidios bifurcados y un parentosoma no perforado, sinapomorfias por las que ha sido considerada como un grupo monofilético (Tehler, 1988; Swann & Taylor, 1993; Oberwinkler, 1994). Sin embargo, la posición taxonómica de la clase Dacrymycetes ha sido cuestionada por diferentes autores (Lowy, 1968; Jülich, 1981, Talbot, 1971; Wells, 1994), ya que posee basidios no septados, lo que ha dificultado su ubicación dentro de los esquemas taxonómicos existentes. El orden Dacrymycetales se reconoce como un grupo natural, pero no así los géneros contenidos en él, existiendo una gran cantidad de sinónimos entre ellos. Tanto el orden como la familia Dacrymycetaceae han sido colocados en diferentes clases, subclases e incluso en otros órdenes, aunque en la mayoría de los casos han sido agrupados con los hongos que presentan holobasidios (Lowy, 1968; Talbot, 1971; Hawksworth *et al.*, 1995; Alexopoulos *et al.*, 1996; Moore-Landecker, 1996). Las clasificaciones que han tomado en cuenta únicamente conceptos morfológicos

tradicionales son ambiguas, debido a que la morfología de los basidiomas no es suficiente para delimitar a los géneros. Análisis moleculares y morfológicos en géneros como *Antrodiella* Ryvarden & I. Johans., *Cortinarius* (Pers.) Gray, *Ganoderma* P. Karst. y *Steccherinum* Gray, llegan a mostrar cierto desacuerdo con las hipótesis basadas en la morfología con respecto a las delimitaciones infragenéricas, es posible que exista una evolución convergente de ciertos rasgos morfológicos a través de linajes filogenéticamente divergentes (Garnica *et al.*, 2005; Miettinen *et al.*, 2012; Zhou *et al.*, 2015). Por lo anterior, y en el caso de la clase Dacrymycetes, es necesario hacer un trabajo comparativo más detallado de la micromorfología de los basidiomas y que pueda resolver la taxonomía contradictoria de estos taxa (Oberwinkler, 2014).

Los análisis de evidencia total de Shirouzo *et al.* (2013) sugirieron que la forma del basidio y la presencia de septo doliporo con un parentosoma continuo son caracteres que ayudan a definir grupos naturales dentro de los Dacrymycetes. Anteriormente, Khan y Kimbrough (1982) ya habían mencionado la importancia de la ultraestructura de los septos presentes en los basidiomicetes.

La mayoría de las especies ocasionan pudrición café y en menor proporción pudrición blanca. Se estima mediante la hipótesis de reloj molecular que el origen evolutivo de estos hongos ocurrió hace 280-360 millones de años (Dentinger *et al.*, 2010). Al parecer, uno de los taxones descomponedores que divergieron más tempranamente dentro de los Basidiomycota fueron los Dacrymycetes (Shirouzo *et al.*, 2013).

Antecedentes históricos y posición taxonómica

El estudio de los dacrimicetoides comenzó con Bulliard (1790), quien describió a *Tremella deliquescens* Bull. Poco después, Persoon (1801) describió a *T. abietina* Pers. y *T. lacrymalis* Pers. Nees (1817) estableció al género *Dacryomyces* Nees con la especie *D. stillatus* Nees como especie tipo y consideró a las especies ya descritas por Persoon (*T. abietina* y *T. lacrymalis*) como sinónimos de *D. stillatus*. Fries (1821, 1822) reconoció el género *Dacryomyces* y cambió la ortografía a *Dacrymyces*. Duby (1830) hizo la transferencia de *D. deliquescens* (Bull) Duby, a partir de la descripción de Bulliard y de Persoon de *T. lacrymalis* y *T. abietina*. Actualmente el nombre válido es *D. stillatus* y los demás son sinónimos.

Brefeld en 1888 (sensu Kennedy, 1958) propuso a la familia Dacrymycetaceae compuesta por los siguientes géneros: *Calocera* (Fr.) Fr., *Dacrymyces*, *Dacryomitra* Tul. & C. Tul. y *Guepinia* Fr. Coker (1920) estudió a los géneros de esta la familia y reconoció seis géneros, con base en principalmente en caracteres macroscópicos. Martin y Fischer en 1933 (sensu Oberwinkler, 2014) y Kennedy (1958) propusieron hasta nueve géneros. Neuhoff en 1936 (sensu Kennedy, 1958) mencionó que los géneros propuestos por diferentes autores son formas transicionales del género *Dacrymyces*, por lo que solo reconoció dos géneros: *Dacrymyces* y *Calocera*. Reid (1974) en un estudio monográfico del orden Dacrymycetales describió cinco géneros e hizo notar que la delimitación de estos taxones dentro del orden es problemática. Autores como Martin (1952) y Oberwinkler (1994) reconocieron 11 y 12 géneros, respectivamente.

Uno de los géneros más conocido de esta clase es *Dacryopinax* G.W. Martin, la cual pertenece a la familia Dacrymycetaceae (Kirk *et al.*, 2008; Shirouzu *et al.*, 2013;

Oberwinkler, 2014). Kirk *et al.* (2008) consideran la existencia de 15 especies a nivel mundial. No obstante, en el Index Fungorum (2019) están reportados 22 nombres válidos.

Dacryopinax fue propuesto por Martin (1948) para circunscribir a las especies pileado-estipitadas a subestipitadas anteriormente clasificadas en los géneros *Guepinia* y *Merulius* Schwein., con esporomas cupulados a espatulados cuando jóvenes, a formas de abanico o petaloides al madurar. Además de estos caracteres, las especies del género se definen por la presencia de basidios bifurcados, basidiosporas septadas, píleo más ancho que el estípite, himenio unilateral en esporomas espatulados-flabelados e interno en los cupulados y estípite y abhimenio piloso. El nombre proviene del griego *dacryon* = lágrima, gota o destilación y *pinax* = platón, plato o tablilla para escribir (Ulloa & Herrera, 1994). Los estudios moleculares que se han llevado a cabo en las especies del género se han centrado en *D. elegans* (Berk. & M.A. Curtis) G.W. Martin (EUA), *D. indacocheae* Lowy (Venezuela), *D. spathularia* (Schwein.) G.W. Martin (Japón y Taiwan) y *D. sphenocarpa* Shirouzu & Tokum. (Japón) (Weiß & Oberwinkler, 2001; Shirouzu *et al.*, 2007, 2009, 2013), mismas que no forman un clado monofilético. El resto de las especies carecen de estudios moleculares y de secuencias depositadas en GenBank.

Análisis biogeográficos

Desde los inicios de la biogeografía hasta la mitad del siglo XX, los estudios estaban dirigidos hacia la comprensión de la distribución de plantas y animales (O'Malley, 2008) y son poco comunes los trabajos que intentaron dilucidar los patrones de distribución de organismos inconspicuos como los hongos. Los avances en relación a la distribución de los hongos eran mencionados de manera secundaria en los trabajos taxonómicos, principalmente asociados a algún animal o planta. Uno de los primeros trabajos que

abordaron la distribución de los hongos a nivel mundial fue el de Bisby (1943), en el cual se consideró que el clima es el factor más importante en la distribución de las plantas y, por lo tanto, también de los hongos asociados a ellas. En México, Guzmán (1973) fue de los primeros en aportar datos acerca de la distribución de los hongos mexicanos, al mencionar que existe una estrecha relación entre las micobiotas del oeste de Estados Unidos y los bosques de coníferas de los sistemas montañosos mexicanos.

Inicialmente, los estudios de distribución de los hongos formaban parte de la Fitogeografía (Demoulin, 1973). Es más tarde cuando surge el término Micogeografía para englobar aquellos estudios que analizan los patrones y procesos en la distribución de los hongos (Walker, 1983; Lichtwardt, 1995). La historia de esta disciplina es relativamente corta en comparación con la zoogeografía y fitogeografía y ha tenido un gran impulso a partir de la sistemática molecular (Wu *et al.*, 2000; Lumbsch *et al.*, 2008).

La mayoría de los autores consideran que la unidad de estudio en biogeografía es el área de distribución geográfica, la cual representa el espacio geográfico ocupado por un taxón (Morrone & Escalante, 2016). La corología o areografía cobran gran importancia en el sentido de que analizan la forma, tamaño y estructura de las áreas de distribución geográfica (Morrone & Escalante, 2016).

A partir del estudio de las áreas de distribución de los taxones se pueden reconocer áreas de riqueza y endemismo para diferentes zonas basadas en distintos organismos. En México, por ejemplo, se han utilizado los análisis de celdas (cuadrículas) para detectar la riqueza y endemismo de varios grupos de organismos (Serrato *et al.*, 2004; Contreras-Medina & Luna-Vega, 2007).

El primer objetivo de este estudio fue presentar el conocimiento actual de la clase Dacrymycetes en México, incluyendo información acerca de los tipos de vegetación,

altitudes, información geográfica, sitios o regiones donde han sido recolectados, hábitos de crecimiento y otros datos fenológicos.

El segundo estudio tiene como objetivo aportar información macro, micro y geográfica de las especies del género *Dacryopinax* en México. Asimismo, se ofrecen algunos datos fenológicos y ecológicos sobre las especies, nuevos registros. Se describe una nueva especie considerada en inicio parte de este género, no obstante, a partir de datos moleculares se ubica ahora como parte del género *Calocera*.

El tercer estudio tiene como objetivo presentar una revisión de las metodologías biogeográficas aplicadas en el estudio de los hongos. El último estudio tiene por objetivo reconocer los patrones de distribución, riqueza y presentar una caracterización básica del hábitat del orden Dacrymycetales en México.

Referencias

- Aguirre-Acosta E., Ulloa M., Aguilar S., Cifuentes J. & Valenzuela R. 2014. Biodiversidad de hongos en México. *Revista mexicana de biodiversidad* 85: 76-81.
- Alexopoulos C.J., Mims C.W., & Blackwell M. 1996. *Introductory Mycology* (4th ed.), John Wiley and Sons, New York, 870 pp.
- Bisby G.R. 1943. Geographical distribution of fungi. *The Botanical Review* 9: 466-482.
- Blackwell M. 2011. The Fungi: 1, 2, 3... 5.1 million species?. *American Journal of Botany* 98: 426-438.
- Bulliard, J.B.F.P. 1790. *Herbier de la France*. 10: tab. 455.
- Contreras-Medina R. & Luna-Vega I. 2007. Species richness, endemism and conservation of Mexican gymnosperms. *Biodiversity and Conservation* 16: 1803-1821.

- Coker W.C. 1920. Notes on the lower Basidiomycetes of North Carolina. Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society 35: 113-182.
- Demoulin V. 1973. Phytogeography of the fungal genus *Lycoperdon* in relation to the Atlantic. Nature 242:123-125.
- Dentinger B., Ammirati J., Both E., Desjardin D., Halling R., Henkel T., Moreau P.A., Nagasawa E., Soyong K., Taylor A., Walting R., Moncalvo J.M. & McLaughlin D. 2010. Molecular phylogenetic of porcini mushrooms (*Boletus* section *Boletus*). Molecular Phylogenetics and Evolution 57:1276-1292.
- Donk M.A. 1958. The generic names proposed for Hymenomycetes - VIII. Auriculariaceae, Septobasidiaceae, Tremellaceae, Dacrymycetaceae. Taxon 7: 164-250.
- Doweld A. 2001. Prosyllabus tracheophytorum, tentamen systematis plantarum vascularium (Tracheophyta)(An attempted system of the vascular plants). Pensoft, Moscow.
- Duby J.E. 1830. Botanicon gallicum. Editio secunda. Pars secunda.
- Fries E.M. 1821. System Mycologicum 1. Suecia.
- Fries E.M. 1822. System Mycologicum 2 (1). Suecia.
- Garnica S., Weiß M., Oertel B., & Oberwinkler F. 2005. A framework for a phylogenetic classification in the genus *Cortinarius* (Basidiomycota, Agaricales) derived from morphological and molecular data. Botany 83: 1457-1477.
- Guzmán G. 1973. Some distributional relationships between Mexico and United States mycofloras. Mycologia 45:1319-1330.
- Hawksworth D.L., Kirk P.M., Sutton B.C., & Pegler D.N. 1995. Ainsworth and Bisby's dictionary of the Fungi. International Mycological Institute, CAB International, Wallingford.

- Hibbett D.S., Bauer R., Binder M., Giachini A.J., Hosaka K., Justo A., Larsson E., Larsson K.H., Lawrey J.D., Miettinen O., Nagy L.G., Nilsson R.H., Weiss M., & Thorn R.G. 2014. Agaricomycetes. D.J. McLaughlin, J.W. Spatafora (Eds.), *The Mycota* (2nd ed.), Part A. Systematics and Evolution, vol. VII, Springer Verlag, 373-429 p.
- Index Fungorum Parthnership (2019). <http://www.indexfungorum.org/names/names.asp> (acceso, octubre 2019).
- Jülich W. 1981. Higher taxa of Basidiomycetes. *Bibliotheca Mycologica* 85.
- Khan S.R. & Kimbrough J.W. 1982. A reevaluation of the Basidiomycetes based upon septal and basidial structures (Fungi, taxonomic aspects, systematics). *Mycotaxon* 15: 103-120.
- Kennedy L.L. 1958. The genera of the Dacrymycetaceae. *Mycologia* 50: 874-895.
- Kirk P.M., Cannon P.F., David J.C., & Stalpers J.A. 2001. Ainsworth and Bisby's dictionary of the Fungi (9th ed), Centraalbureau voor Schimmelcultures, Utrecht.
- Kirk P.M., Cannon P.F., Winter D., & Stalpers J.A. 2008. Ainsworth and Bisby's dictionary of the Fungi (10th ed.) CAB International, Wallingford.
- Lichtwardt R.W. 1995. Biogeography and fungal systematics. *Canadian Journal of Botany* 73: 731-737.
- Lowy B. 1968. Taxonomic problems in the Heterobasidiomycetes. *Taxon* 17: 118-127.
- Lumbsch T.H, Buchanan P.K, May T.W., & Mueller G.M. 2008. Phylogeography and biogeography of fungi. *Mycological Research* 112: 423-424.
- Martin G.W. 1948. New of noteworthy tropical fungi. IV. *Lloydia* 11: 111-122.
- Martin G.W. 1952. Revision of the North Central Tremellales. Verlag Von J. Cramer, Lehre. 122 p.
- Miettinen O., Larsson E., Sjökvist E., & Larsson K.H. 2012. Comprehensive taxon

- sampling reveals unaccounted diversity and morphological plasticity in a group of dimitic polypores (*Polyporales*, Basidiomycota). *Cladistics* 28: 251-270.
- Moore-Landecker E. 1996. *Fundamentals of the fungi*. Prentice-Hall, Inc., Nueva Jersey. 561 pp.
- Morrone J.J & Escalante T. 2016. *Introducción a la biogeografía*. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Nees Von E. 1817. *Das System der Pilze und Schwämme*. Würzburg 89.
- Oberwinkler F. 1993. Diversity and phylogenetic importance of tropical heterobasidiomycetes. En: Isaac, S., J.C. Frankland, R. Watling y A.J.S. Whalley (eds.) *Aspects of tropical mycology*. Cambridge University Press, Cambridge, 121-147 p.
- Oberwinkler F. 1994. Genera in a monophyletic group: the Dacrymycetales. *Mycologia Helvetica* 6: 35-72.
- Oberwinkler F. 2014. Dacrymycetes. In: D. J. McLaughlin y J. W. Spatafora (Eds), *The Mycota, VII Systematics and Evolution, Part A*. 2nd edition. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- O'Malley M.A. 2008. "Everything is everywhere: but the environment selects": ubiquitous distribution and ecological determinism in microbial biogeography. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Science* 39:314-325.
- Peay K.G., Kennedy P.G., & Talbot J.M. 2016. Dimensions of biodiversity in the Earth mycobiome. *Nature Reviews Microbiology* 14: 434.
- Persoon C.H. 1801. *Synopsis Methodica Fungorum* 2. Germany, 241-706 p.
- Reid D.A. 1974. A monograph of the British Dacrymycetales. *Transactions of the British Mycological Society* 62: 433-494.

- Serrato A., Ibarra-Manríquez G., & Oyama K. 2004. Biogeography and conservation of the genus *Ficus* (Moraceae) in Mexico. *Journal of Biogeography* 31:475-485.
- Shirouzu T., Hirose D., & Tokumasu S. 2007. Sequence analyses of the 28S rRNA gene D1/D2 region suggest *Dacrymyces* (Heterobasidiomycetes, Dacrymycetales) is polyphyletic. *Mycoscience* 48: 388-394.
- Shirouzu T., Hirose D., & Tokumasu S. 2009. Taxonomic study of the Japanese *Dacrymycetes*. *Persoonia* 23:16-34.
- Shirouzo T., Hirose D., Oberwinkler F., Shimomura N., Maekawa N., & Tokumasu S. 2013. Combined molecular and morphological data for improving phylogenetic hypothesis in *Dacrymycetes*. *Mycologia* 105: 1110-1125.
- Sierra S. & Cifuentes J. 1993. Contribución al estudio taxonómico de los hongos tremeloides (Heterobasidiomycetes) de México. *Revista Mexicana de Micología* 9: 119-137.
- Swann E.C. & Taylor J.W. 1993. Higher taxa of basidiomycetes: an 18S rRNA gene perspective. *Mycologia* 85: 923-936.
- Talbot P.H.B. 1954. Micromorphology of the lower Hymenomycetes. *Bothalia* 6: 249-299.
- Talbot P.H.B. 1968. Fossilized pre-Patouillardian taxonomy? *Taxon* 17: 620-628.
- Talbot P.H.B. 1971. Principles of the fungal taxonomy. St. Martin's Press, Macmillan, London 274 p.
- Talbot P.H.B. 1973. Towards uniformity in basidial terminology. *Transactions of the British Mycological Society* 61: 497-512.
- Tehler A. 1988. A cladistic outline of the Eumycota. *Cladistics* 4: 227-277.

- Ulloa M. & Herrera T. 1994. Etimología e iconografía de géneros de hongos. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Serie: Cuadernos del Instituto de Biología, 21.
- Walker J. 1983. Pacific mycogeography: deficiencies and irregularities in the distribution of plant parasitic fungi. *Australian Journal of Botany* 10:89-136.
- Weiß M. & Oberwinkler F. 2001. Phylogenetic relationships in Auriculariales and related groups- hypotheses derived from nuclear ribosomal DNA sequences. *Mycological Research* 105: 403-415.
- Wells K. 1994. Jelly fungi, then and now! *Mycologia* 86: 18-48.
- Wu Q-X., Mueller G.M., & Lutzoni F.M. 2000. Phylogenetic and biogeographic relationships of Eastern Asian and Eastern North American disjunct *Suillus* species (Fungi) as inferred from nuclear ribosomal RNA ITS sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17: 37-47.
- Zhou L.W., Cao Y., Wu S.H., Vlasák J., Li D., Li M.J., & Dai Y.C. 2015. Global diversity of the *Ganoderma lucidum* complex (Ganodermataceae, Polyporales) inferred from morphology and multilocus phylogeny. *Phytochemistry* 114: 7-15.

Capítulo I

A review of the taxonomy and species diversity in Dacrymycetes (Fungi, Basidiomycota) in Mexico

Artículo de requisito

Castro-Santiuste S., Sierra S., Guzmán-Dávalos L., & Luna-Vega I. 2017. A review of the taxonomy and species diversity in Dacrymycetes (Fungi, Basidiomycota) in Mexico. *Nova Hedwigia*, 105 (3-4), 365-384.



A review of the taxonomy and species diversity in Dacrymycetes (Fungi, Basidiomycota) in Mexico

Sandra Castro-Santiuste¹, Sigfrido Sierra², Laura Guzmán-Dávalos³ and Isolda Luna-Vega^{1*}

¹ Laboratorio de Biogeografía y Sistemática, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Av. Universidad 3000, Coyoacán, 04510, Ciudad de México, Mexico

² Laboratorio de Taxonomía de Hongos Tremeloides (Heterobasidiomycetes), Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Av. Universidad 3000, Coyoacán, 04510, Ciudad de México, Mexico

³ Laboratorio de Micología, Departamento de Botánica y Zoología, Universidad de Guadalajara, Apdo. Postal 1–131, 45101, Zapopan, Jal., Mexico

With 4 figures and 2 tables

Abstract: The class Dacrymycetes has been considered a monophyletic group based on shared morphological characteristics and recent molecular studies, with bifurcate basidia and non perforate parenthosome as synapomorphies. In this review of the state of knowledge for Dacrymycetes (dacrymycetoid fungi) in Mexico, a detailed survey of the literature revealed 21 species in eight genera in Mexico; 20 belong to seven genera of Dacrymycetaceae and one species belongs to the Cerinomycetaceae. The best-represented genus is *Dacrymyces*, and the most-recorded species is *Dacryopinax spathularia*. Taxa of Dacrymycetes in Mexico have been recorded from 22 states, mainly those located in central Mexico. The members of this group recorded in Mexico are, apparently, wood-decomposers and have been most frequently collected during the wet season (end of May to beginning of October), but they can be found throughout the year. From the review, it is evident that systematic and biogeographic knowledge on the Dacrymycetes in Mexico is scarce. Thus, more extensive sampling and detailed systematic and molecular studies are needed.

Key words: bifurcate basidia, *Dacrymyces*, *Dacryopinax*, distribution, saprobic fungi.

*Corresponding author: luna.isolda@gmail.com

© 2017 J. Cramer in Gebr. Borntraeger Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, www.borntraeger-cramer.de Germany. DOI: 10.1127/nova_hedwigia/2017/0417 0029-5035/2017/0417 \$ 5.00

Introduction

The Dacrymycetes, Tremellomycetes and two orders of Agaricomycetes (Auriculariales and part of Sebaciales), commonly known as jelly fungi, are highly diverse but inconspicuous macrofungi. Their classification and species and genera delimitation have been problematic because of the morphological heterogeneity of their basidia, basidiospore germination, and basidiome form (Sierra & Cifuentes 1993, Oberwinkler 2014). Although those in the class Agaricomycetes mainly have a single uniform type of basidia, Auriculariales have transversal septate basidia, and Sebaciales have longitudinal septate basidia.

Traditional classification schemes, such as that of Martin (1952), suggest that the basidiomycetes can be segregated into two groups, Heterobasidiomycetes with septate and aseptate basidia and Homobasidiomycetes with aseptate basidia. Martin (1952) included the Tremellales within the Heterobasidiomycetes and recognized ten families within the Tremellales: Auriculariaceae, Hyaloriaceae, Phleogenaceae, Septobasidiaceae, Sirobasidiaceae, Sporobolomycetaceae, and Tremellaceae with septate basidia and Ceratobasidiaceae, Dacrymycetaceae, and Tulasnellaceae with aseptate basidia. From these groups, dacrymycetoid fungi (or Dacrymycetaceae sensu Martin [1952], Dacrymycetidae sensu Jülich [1981], or Dacrymycetes sensu Doweld [2001]), have slightly clavate basidia that expand apically to produce two long, cylindrical sterigmata, so the final shape is like a tuning fork (Martin 1952, Oberwinkler 2014). Talbot (1954, 1968, 1973) and Donk (1958) reclassified the basidiomycetes based on the type and structure of the basidia and recognized three classes: Teliomycetes, Phragmobasidiomycetes, and Holobasidiomycetes. The last class comprises species with aseptate basidia, including the dacrymycetoid fungi studied herein.

Recently, the class Dacrymycetes, including the orders Dacrymycetales and Unilacrymales and families Dacrymycetaceae, Cerinomycetaceae, and Unilacrymaceae, have been recognized as a natural group (Hibbett 2006, Shirouzu et al. 2013, Oberwinkler 2014), with the presence of bifurcated holobasidia, with the exception of Unilacrymales, that have cylindrical holobasidia (Shirouzu et al. 2013) and a non-perforated parenthosome as two synapomorphic traits (Tehler 1988, Swann & Taylor 1993, Oberwinkler 1994). Previously, Khan & Kimbrough (1982), using only morphological characters, highlighted the importance of the septal ultrastructure for the classification of the basidiomycetes.

The recognition of genera within the group is problematic, reflected by the 16 synonyms found for this taxonomic category. Different authors have considered between two [*Dacrymyces* Nees and *Calocera* (Fr.) Fr., following Neuhoff 1936] and 12 valid genera (*Arrhytidia* Berk. & M.A.Curtis, *Calocera*, *Cerinomyces* G.W.Martin, *Dacrymyces*, *Dacryomitra* Tul. & C.Tul., *Dacryonaema* Nannf., *Dacryopinax* G.W.Martin, *Ditiola* Fr., *Femsjonia* Fr., *Guepiniopsis* Pat., *Heterotextus* Lloyd, *Unilacryma* Shirouzu, Tokum. & Oberw., following Oberwinkler 2014 and the present study). On the other hand, classification schemes that rely solely on morphology of the basidiomata are ambiguous because the basidioma appears

to be insufficient for generic delimitation. Therefore, other morphological traits such as micromorphology and ultrastructure need be included to attain a good generic delimitation (Oberwinkler 2014). Systematic studies aimed at resolving the taxonomic relationships within the group are few. For example, molecular studies have cast doubts on the monophyly of *Dacrymyces*, the type genus of Dacrymycetes, showing that several of its species are scattered widely throughout the Dacrymycetales (Shirouzu et al. 2007).

Dacrymycetes has been considered as the sister group to Agaricomycetes according to Hibbett (2006) and Hibbett et al. (2007). These authors found that Dacrymycetes nests within the Agaricomycotina, with Agaricomycetes and Tremellomycetes.

The species of Dacrymycetes have a wide range of basidioma types (e.g., resupinate, pulvinate, turbinate, stipitate, spatulate, and dendroid), mainly with yellow-orange coloration and a gelatinous to cartilaginous consistency (Oberwinkler 2014). The vast majority of species generate brown rot and, to a lesser degree, white rot (Seifert 1983). Molecular clock analyses have estimated that Dacrymycetes originated 280–360 million years ago (Dentinger et al. 2010); thus, this group stands as one of the oldest wood decomposers within the Basidiomycota (Shirouzu et al. 2013).

Oberwinkler (2014) stated that, although molecular phylogenies give support to a well-defined Dacrymycetes, the taxonomy of the group remains controversial. Thus, this author proposed a series of detailed systematic studies on the micromorphology of these species and the inclusion of more molecular markers in phylogenetic analyses. Such studies have been needed to elucidate the diversity and distribution of Dacrymycetes groups in Mexico. This study highlights the need for this research because the actual number of species in Mexico is expected to be greater than the 21 species presently recorded, especially when compared with the number recorded for smaller countries such as Japan and Great Britain (Reid 1974: British Dacrymycetales, 20 species; Shirouzu et al. 2009: Japanese Dacrymycetes 42 species).

As a review of the present state of knowledge on the Dacrymycetes fungi in Mexico, the present study summarizes for the first time eco-geographical data (e.g., vegetation type, elevation, geographic distribution), habitat, and phenology of the species in Mexico. In this context, the present work might serve as a basis for decision-making regarding the conservation status and management of dacrymycetoid fungi in Mexico.

Materials and methods

After an exhaustive review of the literature (up to February 2017), a species database containing 389 records was compiled. These records include data on the elevation, geographic coordinates, vegetation type, locality, habitat, collector, and sampling date of each specimen. From this database, the number of species per genus was obtained, as well as the eco-geographical distribution and phenology of the species. Seven historical records are also mentioned. Consulted studies are shown in Table 1.

Table 1. Studies that consider Mexican dacrymycetoid fungi through February 2017.

| Reference | Year |
|-----------------------------------|------------------------|
| Welden & Lemke | 1961 |
| Lowy | 1965, 1971, 1980 |
| Guzmán | 1972, 1980, 1983, 2003 |
| Mendiola & Guzmán | 1973 |
| Welden & Guzmán | 1978 |
| Lowy & Guzmán | 1979 |
| Varela & Cifuentes | 1979 |
| Chio & Guzmán | 1982 |
| Frutis & Guzmán | 1983 |
| Chacón & Guzmán | 1984 |
| Guzmán & Villarreal | 1984 |
| Portugal et al. | 1985 |
| Díaz-Barriga et al. | 1988 |
| Pérez-Moreno & Villarreal | 1988 |
| Téllez-Bañuelos et al. | 1988 |
| Cifuentes et al. | 1990, 1993 |
| Pérez-Silva & Esqueda-Valle | 1992 |
| Sierra & Cifuentes | 1993, 2005, 2009 |
| Guzmán-Dávalos & Fragoza-Díaz | 1995 |
| Moreno-Fuentes et al. | 1994, 2004 |
| Esqueda-Valle et al. | 1995 |
| Frutis & Pinzón-Picaseño | 1997 |
| García-Jiménez et al. | 1998 |
| Sierra | 2000 |
| Guzmán-Dávalos | 2001 |
| López & García | 2001, 2002 |
| Herrera-Fonseca et al. | 2002 |
| Valenzuela et al. | 2004 |
| García-Jiménez & Guevara-Guerrero | 2005 |
| García-Jiménez & Valenzuela | 2005 |
| Tovar-Velasco & Valenzuela | 2006 |
| Marmolejo & Méndez-Cortés | 2007 |
| Villarruel-Ordaz & Cifuentes | 2007 |
| López-Eustaquio et al. | 2010 |
| Rodríguez et al. | 2010 |
| Pompa-González et al. | 2011 |
| Sánchez-Jácome & Guzmán-Dávalos | 2011 |
| Raymundo et al. | 2012 |
| Salinas-Salgado et al. | 2012 |
| Sierra et al. | 2012 |
| Chanona-Gómez et al. | 2014 |
| Gándara et al. | 2014 |
| Villarruel-Ordaz et al. | 2015 |
| Quiñones-Martínez & Garza-Ocañas | 2015 |
| Padilla-Velarde et al. | 2016 |

Results

SPECIES RECORDED IN MEXICO: At present, eight genera and 21 species of Dacrymycetes have been found in Mexico; seven of these genera encompass 20 species belonging to Dacrymycetaceae, and the other genus is monotypic and belongs to Cerinomycetaceae. The genus with the greatest number of species in Mexico is *Dacrymyces* with six species (Table 2, Fig. 1). Most of the herbarium specimens cited in the literature reviewed were from ENCB (Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, Mexico City) with 133 specimens, followed by FCME (Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City) with 73 specimens, and IBUG (Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara) with 44 specimens. Herbaria acronyms are according Thiers (2016).

Arrhytidia was described by Berkeley and Curtis (1849), with *A. flava* Berk. & M.A.Curtis as type species from material collected in the Carolinas, USA. This genus has been considered as a synonym of *Dacrymyces* by McNabb (1973), Reid (1974), and other authors, a point of view that was critically questioned by Oberwinkler (1993). Some authors, such as Brasfield (1938) and Kennedy (1958), suggested that there is not sufficient evidence to separate *Dacrymyces* from *Arrhytidia* and that further studies are needed. In the same sense, Martin (1949, p. 85) wrote the following: "The concept of *Arrhytidia* here suggested is that, except for its firm gelatinous or waxy texture, it is similar to *Dacrymyces* in its earlier stages, beginning as a group of rooted pustules or discoid fructifications which soon anastomose and eventually form a netted or more or less continuous film on the substratum." Lowy (1971, 1972, 1975), who undertook studies on the jelly fungi from the Neotropics, accepted *Arrhytidia* and described a new species from Argentina and a new variety from Bolivia. In this study, we consider *Arrhytidia* as a valid genus, with the understanding that the taxonomy of species belonging to this genus needs to be exhaustively studied.

DISTRIBUTION: The class Dacrymycetes in Mexico is recorded throughout 24 states (of 32), with Jalisco having the most records, followed by the State of Mexico and Veracruz (Figs 2–3). The State of Mexico, however, has the most species (13): *Arrhytidia involuta* (Schwein.) Coker, *Calocera cornea* (Batsch) Fr., *C. macrospora* Brasf., *C. viscosa* (Pers.) Fr., *Dacrymyces chrysospermus* Berk. & M.A.Curtis, *D. dictyosporus* G.W.Martin, *D. punctiformis* Neuhoff, *D. stillatus* Nees, *Dacryopinax elegans* (Berk. & M.A.Curtis) G.W.Martin, *D. lowyi* S. Sierra & Cifuentes, *D. spathularia* (Schwein.) G.W.Martin, *Guepiniopsis buccina* (Pers.) L.L.Kenn., and *Heterotextus alpinus* (Earle) G.W.Martin. The state's high species diversity is partly due to two factors: (1) the proximity of woodlands to the main research centers in the country (Mexico City), and (2) the State of Mexico has been the main study area in the country for research specialists on Dacrymycetes, such as Bernard Lowy and Sigfrido Sierra. Hence, more exemplars from Jalisco, State of Mexico and Veracruz are represented in herbaria. The vast majority of taxonomic studies that include dacrymycetoid fungi have been conducted in the central part of Mexico, from the Pacific (Jalisco), to the Atlantic side (Veracruz), probably due to the high concentration of research facilities in those areas, followed by southern Mexico, and lastly, northern Mexico with the fewest records for Dacrymycetes (apart from the states with no records for Dacrymycetes: Aguascalientes,

Table 2. First geographic records by state and number of records for the 21 species of Dacrymycetes fungi recorded in Mexico.

| Species | No. records | State | First reference |
|---|-------------|--|---|
| <i>Arrhytidia involuta</i> (Schwein.) Coker | 2 | State of Mexico Veracruz | Lowy 1965 Lowy 1971 |
| <i>Calocera coralloides</i> Kobayasi | 1 | Durango | Raymundo et al. 2012 |
| <i>Calocera cornea</i> (Batsch) Fr. | 28 | Chiapas Durango Jalisco Mexico City Michoacán Morelos Nayarit Quintana Roo State of Mexico Tlaxcala Veracruz | Lowy 1965 Raymundo et al. 2012 Guzmán-Dávalos 2001 Lowy 1965 Sierra 2000 Mendiola & Guzmán 1973 Sierra & Cifuentes 1993 Guzmán 1983 Lowy 1965 Sierra 2000 Lowy & Guzmán 1979 |
| <i>Calocera macrospora</i> Brasf. | 8 | Durango Hidalgo Mexico City Quintana Roo State of Mexico Tlaxcala | Raymundo et al. 2012 Lowy & Guzmán 1979 Lowy & Guzmán 1979 Guzmán 2003 Lowy & Guzmán 1979 Sierra 2000 |
| <i>Calocera viscosa</i> (Pers.) Fr. | 38 | Chiapas Chihuahua Coahuila Durango Jalisco Mexico City Michoacán Morelos Oaxaca State of Mexico Tamaulipas Tlaxcala Veracruz | Chanona-Gómez et al. 2014 Moreno-Fuentes et al. 1994 Mendiola & Guzmán 1973 Raymundo et al. 2012 Téllez-Bañuelos et al. 1988 Tovar-Velasco & Valenzuela 2006 Díaz-Barriga et al. 1988 Lowy & Guzmán 1979 Welden & Guzmán 1978 Guzmán 1972 García-Jiménez & Guevara-Guerrero 2005 Sierra 2000 Welden & Guzmán 1978 |
| <i>Cerinomyces lagerheimii</i> (Pat.) McNabb | 1 | Quintana Roo | Sierra & Cifuentes 2009 |
| <i>Dacrymyces capitatus</i> Schwein. = <i>D. deliquescens</i> var. <i>ellisii</i> (Coker) L.L.Kenn. | 7 | Durango Mexico City | Raymundo et al. 2012 Lowy 1965 (as <i>D. ellisii</i>) |
| = <i>D. ellisii</i> Coker | | Nuevo León | Welden & Lemke 1961 (as <i>D. ellisii</i>) |
| = <i>Ditiola nuda</i> Berk. & Broome | | Oaxaca | Welden & Guzmán 1978 (as <i>C. deliquescens</i> var. <i>ellisii</i>) |

| | | | |
|---|----|-----------------|--|
| | | Tabasco | Lowy 1965 (as <i>Ditiola nuda</i>) |
| <i>Dacrymyces chrysospermus</i> Berk. & M.A.Curtis | 54 | Chihuahua | Sierra 2000 |
| = <i>D. palmatus</i> Bres. | | Coahuila | Lowy & Guzmán 1979 (as <i>D. palmatus</i>) |
| | | Durango | Mendiola & Guzmán 1973 (as <i>D. palmatus</i>) |
| | | Guerrero | Lowy & Guzmán 1979 (as <i>D. palmatus</i>) |
| | | Hidalgo | Lowy & Guzmán 1979 (as <i>D. palmatus</i>) |
| | | Jalisco | Guzmán-Dávalos & Fragoza 1995 (as <i>D. palmatus</i>) |
| | | Mexico City | Mendiola & Guzmán 1973 (as <i>D. palmatus</i>) Michoacán Sierra & Cifuentes 1993 (as <i>D. palmatus</i>) |
| | | Morelos | Lowy 1965 (as <i>D. palmatus</i>) |
| | | Nayarit | Sierra 2000 |
| | | Nuevo León | Marmolejo & Méndez-Cortés 2007 |
| | | Puebla | Welden & Lemke 1961 (as <i>D. palmatus</i>) |
| | | Sonora | Pérez-Silva & Esqueda- Valle 1992 (as <i>D. palmatus</i>) |
| | | State of Mexico | Sierra & Cifuentes 1993 (as <i>D. palmatus</i>) |
| | | Tlaxcala | Sierra 2000 |
| | | Veracruz | Lowy & Guzmán 1979 (as <i>D. palmatus</i>) |
| <i>Dacrymyces dictyosporus</i> G.W.Martin | 39 | Chiapas | Lowy 1965 |
| | | Chihuahua | Moreno-Fuentes et al. 1994 |
| | | Guerrero | Sierra & Cifuentes 1993 |
| | | Jalisco | Lowy & Guzmán 1979 |
| | | Mexico City | Lowy & Guzmán 1979 |
| | | Michoacán | Lowy & Guzmán 1979 |
| | | Morelos | Mendiola & Guzmán 1973 |
| | | Nayarit | Sierra & Cifuentes 1993 |
| | | Nuevo León | Lowy & Guzmán 1979 |
| | | Oaxaca | Mendiola & Guzmán 1973 |
| | | Querétaro | García-Jiménez et al. 1998 |
| | | Sonora | Pérez-Silva & Esqueda-Valle 1992 |
| | | State of Mexico | Lowy 1965 |
| | | Tlaxcala | Sierra 2000 |
| <i>Dacrymyces punctiformis</i> Neuhoff | 8 | Chiapas | Lowy 1965 |
| | | State of Mexico | Lowy 1965 |
| | | Hidalgo | Lowy & Guzmán 1979 |

| | | | |
|--|----|-----------------|---|
| | | Sonora | Pérez-Silva & Esqueda-Valle 1992 |
| <i>Dacrymyces stillatus</i> Nees | 15 | Michoacán | Díaz-Barriga et al. 1988 (as <i>D. deliquescens</i>) |
| = <i>D. deliquescens</i> (Bull.) Duby | | Morelos | Valenzuela et al. 2004 (as <i>D. deliquescens</i>) |
| | | León | Marmolejo & Méndez-Cortés 2007 |
| | | Sonora | Pérez-Silva & Esqueda-Valle 1992 (as <i>D. deliquescens</i>) |
| | | State of Mexico | Lowy 1965 (as <i>D. deliquescens</i>) |
| | | Tamaulipas | García Jiménez & Valenzuela 2005 (as <i>D. deliquescens</i>) |
| <i>Dacrymyces variisporus</i> McNabb | 1 | Mexico City | Villarruel-Ordaz & Cifuentes 2007 |
| <i>Dacryopinax elegans</i> (Berk. & M.A.Curtis) G.W.Martin | 36 | Campeche | Guzmán 1983 |
| | | Guerrero | Salinas-Salgado et al. 2012 |
| | | Jalisco | Herrera-Fonseca et al. 2002 |
| | | Michoacán | Sierra & Cifuentes 1993 |
| | | Morelos | Lowy & Guzmán 1979 |
| | | Nayarit | Sierra & Cifuentes 1993 |
| | | Oaxaca | Welden & Guzmán 1978 |
| | | Puebla | Lowy & Guzmán 1979 |
| | | Quintana Roo | Guzmán 1983 |
| | | State of Mexico | Lowy & Guzmán 1979 |
| | | Tabasco | Lowy 1965 |
| | | Veracruz | Lowy 1965 |
| | | Yucatán | Guzmán 1983 |
| <i>Dacryopinax lowyi</i> S. Sierra & Cifuentes | 20 | Mexico City | Sierra & Cifuentes 2005 |
| | | Michoacán | Sierra & Cifuentes 2005 |
| | | Morelos | Sierra & Cifuentes 2005 |
| | | State of México | Sierra & Cifuentes 2005 |
| | | Tlaxcala | Sierra & Cifuentes 2005 |
| <i>Dacryopinax spathularia</i> (Schwein.) G.W.Martin | 89 | Campeche | Chio & Guzmán 1982 |
| | | Chiapas | Lowy 1965 Chihuahua Quiñonez-Martínez & Garza-Ocañas 2015 |
| | | Guerrero | Sierra & Cifuentes 1993 |
| | | Jalisco | Lowy 1965 |
| | | Mexico City | Lowy 1965 |
| | | Michoacán | Díaz-Barriga et al. 1988 |
| | | Morelos | Mendiola & Guzmán 1973 |
| | | Nayarit | Sierra & Cifuentes 1993 |

| | | | |
|--|----|-----------------|--|
| | | Nuevo León | Marmolejo & Méndez-Cortés 2007 |
| | | Oaxaca | Guzmán 1973 |
| | | Puebla | Lowy 1965 |
| | | Querétaro | Sierra 2000 |
| | | Quintana Roo | Pompa-González et al. 2011 |
| | | Sonora | Esqueda-Valle et al. 1995 |
| | | State of Mexico | Lowy 1965 |
| | | Tamaulipas | García-Jiménez & Valenzuela 2005 |
| | | Veracruz | Welden & Lemke 1961 |
| <i>Dacryopinax yungensis</i> Lowy | 1 | Sonora | Pérez-Silva & Esqueda-Valle 1992 |
| <i>Ditiola radicata</i> (Alb. & Schwein.) Fr. | 7 | Hidalgo | Varela & Cifuentes 1979 |
| | | Morelos | Sierra 2000 |
| | | Quintana Roo | Guzmán 1983 |
| | | Tabasco | Lowy 1971 |
| | | Veracruz | Sierra 2000 |
| <i>Guepiniopsis buccina</i> (Pers.) L.L.Kenn. | 10 | Durango | Lowy 1971 |
| | | Guerrero | Sierra 2000 |
| | | Hidalgo | Sierra & Cifuentes 1993 |
| | | Mexico City | Lowy & Guzmán 1979 |
| | | Morelos | Lowy & Guzmán 1979 |
| | | State of Mexico | Lowy & Guzmán 1979 |
| | | Veracruz | Welden & Guzmán 1978 |
| <i>Heterotextus alpinus</i> (Earle) G.W.Martin | 18 | Durango | Raymundo et al. 2012 (as <i>Guepiniopsis alpina</i>) |
| = <i>Guepiniopsis alpina</i> (Earle) Brasf. | | Hidalgo | Sierra & Cifuentes 1993 (as <i>Guepiniopsis alpina</i>) |
| | | Morelos | Sierra 2000 (as <i>Guepiniopsis alpina</i>) |
| | | Puebla | Sierra 2000 (as <i>Guepiniopsis alpina</i>) |
| | | Querétaro | Sierra 2000 (as <i>Guepiniopsis alpina</i>) |
| | | State of Mexico | Sierra & Cifuentes 1993 (as <i>Guepiniopsis alpina</i>) |
| | | Tlaxcala | Sierra & Cifuentes 1993(as <i>Guepiniopsis alpina</i>) |
| | | Veracruz | Sierra 2000 (as <i>Guepiniopsis alpina</i>) |
| <i>Heterotextus luteus</i> (Bres.) McNabb | 3 | Veracruz | Sierra 2000 |
| <i>Heterotextus peziziformis</i> (Berk.) Lloyd | 3 | State of Mexico | Sierra 2000 |
| | | Veracruz | Sierra 2000 |

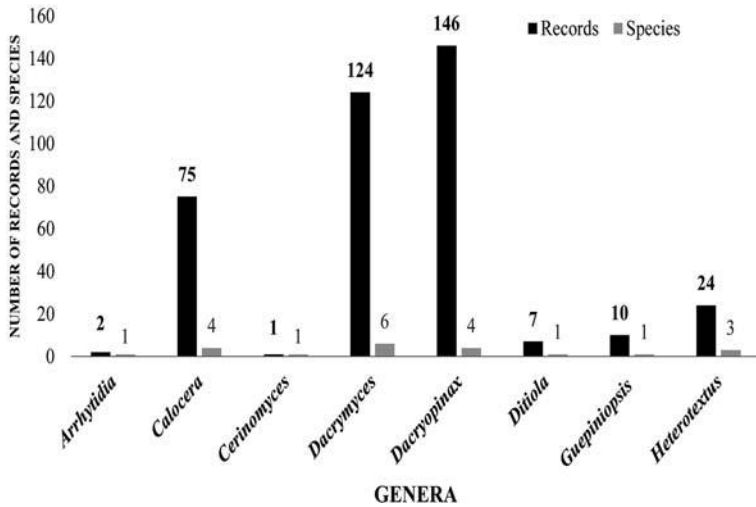


Fig. 1. Number of species and records for the eight genera of Dacrymycetes recorded in Mexico.

Baja California, Baja California Sur, Colima, Guanajuato, San Luis Potosí, Sinaloa, and Zacatecas). Most records for Dacrymycetes are found in Lowy's publications, which included 91 records distributed in 15 states. These numbers are followed by 85 records of Guzmán in 16 states and 76 records of Cifuentes in 10 states.

PHENOLOGY: Although, most species of Dacrymycetes have been collected throughout the year (a characteristic shared with other groups of fungi in the country, e.g., Chacón & Guzmán 1995), herbarium records for the species are more common for the summer months (June, July, August, and September), which correspond to the rainy season in Mexico (Fig. 4). From the total number of records (389), 199 had associated phenological data. The two months with the greatest number of records (July and August) also show the highest species diversity: 82 records and 15 species in July and 44 records and 12 species in August.

Dacrymyces chrysospermus and *Dacryopinax spathularia* have been sampled throughout much of the year, from April to December and from March to November, respectively. The records for *Calocera coralloides* Kobayasi, *C. macrospora*, *C. viscosa*, *Dacrymyces capitatus* Schwein., *D. dictyosporus*, *D. punctiformis*, *Dacryopinax lowyi*, *D. yungensis* Lowy, and *Heterotextus alpinus* correspond with the rainy season (July to September). *Ditiola radicata* (Alb. & Schwein.) Fr. has been recorded solely in November. Other species have a more irregular record history, which probably reflects the uneven sampling of species during the year. For example, *Dacrymyces stillatus* is recorded in January, June, July, and August; *Dacryopinax elegans* in February, May, July, August, September, and November, and *Guepiniopsis buccina* in June, July, September, and December. *Calocera coralloides* was considered as a "branched form" of *Calocera cornea* by McNabb (1965) and considered as "species inquirendae"

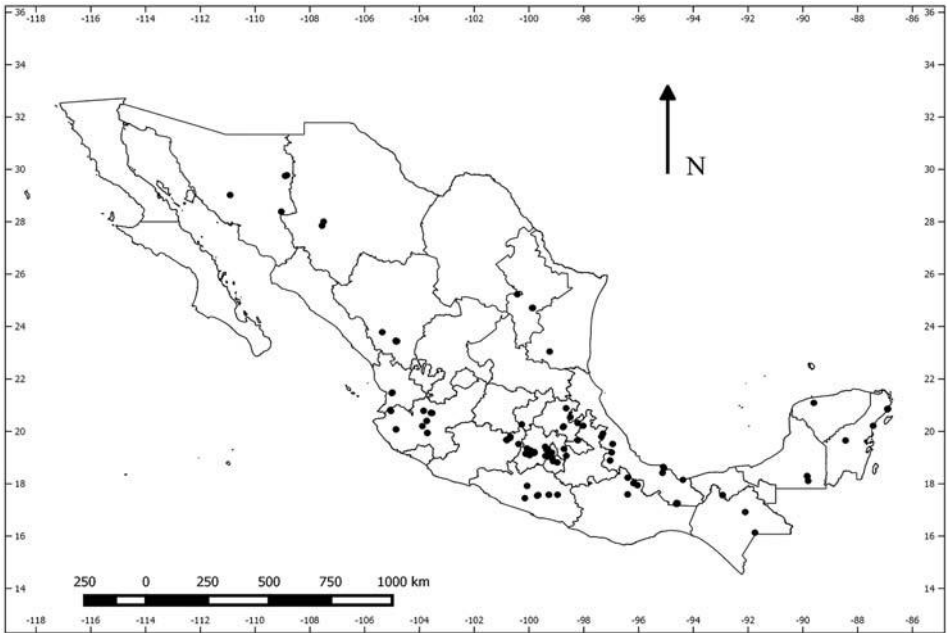


Fig. 2. Geographic records of Dacrymycetes in Mexico. Numbers surrounding the map correspond to geographic coordinates. Dots correspond to Dacrymycetes records.

because the holotype was destroyed during the Second World War. We consider that McNabb's (1965) suggestion is true because only one record was found in Mexico.

The oldest dacrymycetoid record in Mexico corresponds to *Dacryopinax spathularia* collected in October 1854 (see Guzmán 1973). Since the study of Sierra in 2000, there has been more interest in studying Dacrymycetes (see Table 1 for an exhaustive list).

VEGETATION TYPES: Most species of Dacrymycetes have been reported in pine (*Pinus* spp.), fir (*Abies religiosa* (Kunth) Schldl. & Cham.), and oak (*Quercus* spp.) forests, followed by tropical evergreen, tropical deciduous, and cloud forests. All species were found growing in fir forests, with the exception of four: *Calocera coralloides*, collected only in *Pseudotsuga-Populus* forests (Kobayasi 1939); *Cerinomyces lagerheimii* (Pat.) McNabb, only in tropical evergreen forests (Sierra & Cifuentes 2009); *Ditiola radicata* in pine-oak mixed forests and tropical evergreen forests, and *Dacryopinax yungensis* only in pine forests (Pérez-Silva & Esqueda-Valle 1992). Although *Ditiola radicata* has been described as a species restricted to conifer forests (Reid 1974), one record (Guzmán without data, ENCB, XAL) indicates that this species is also found in tropical evergreen forests (Guzmán 1983).

Dacryopinax spathularia is the most widespread species, with records in 16 different vegetation types, including conifer-oak forests, tropical evergreen forests, tropical deciduous forests, shrub, coffee plantations, and cloud forests. On the other hand,

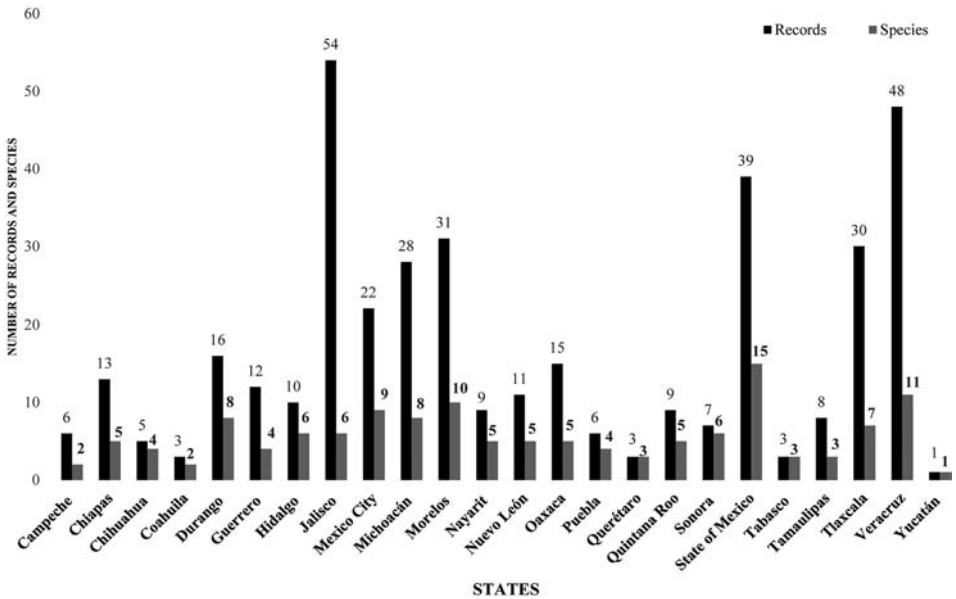


Fig. 3. Number of species and herbarium records by state for *Dacrymycetes* recorded in Mexico.

Dacrymyces punctiformis, as well as *Ditiola radicata*, have been found mainly in conifer forests with a single record in a tropical evergreen forest (Pérez-Moreno & Villarreal 1988). *Dacrymyces punctiformis* had been previously cited as exclusively inhabiting conifer forests (Reid 1974, Shirouzu et al. 2009).

Arrhytidia involuta, *Calocera macrospora*, *Dacrymyces variisporus* McNabb, *D. stillatus*, and *Heterotextus alpinus* are recorded exclusively for pine, fir, and oak forests. *Dacrymyces stillatus* has been considered a widespread cosmopolitan species (Reid 1974, Oberwinkler 2014). *Calocera cornea*, *C. viscosa*, *Dacrymyces capitatus*, *D. dictyosporus*, *Dacryopinax elegans*, *D. lowyi*, *D. spathularia*, and *Guepiniopsis buccina* have been collected in cloud forests and other vegetation types.

The members of the class *Dacrymycetes* have a characteristic saprobic habit, growing on angiosperm and gymnosperm wood without a defined pattern. Nevertheless, Shirouzu et al. (2014) show that dacrymycetoid fungi are more efficient in degrading wood of *Pinus* species than wood of other species such as *Quercus* or *Fagus*. Most of the records in Mexico correspond to species growing within conifer forests, supporting the observations of Gilberston (1980) and Shirouzu et al. (2012) that brown-rotting fungi are more frequent in conifer forests. Shirouzu et al. (2014) considered that the preference for pine is the result of a greater degrading capability and a complex interaction between biotic and abiotic factors. In the case of *Calocera*, *C. cornea* preferentially grows on wood of many widespread angiosperms, whereas *C. viscosa* grows mainly on conifer wood in temperate-cold forests (Reid 1974, Shirouzu et al. 2009, Oberwinkler 2014).

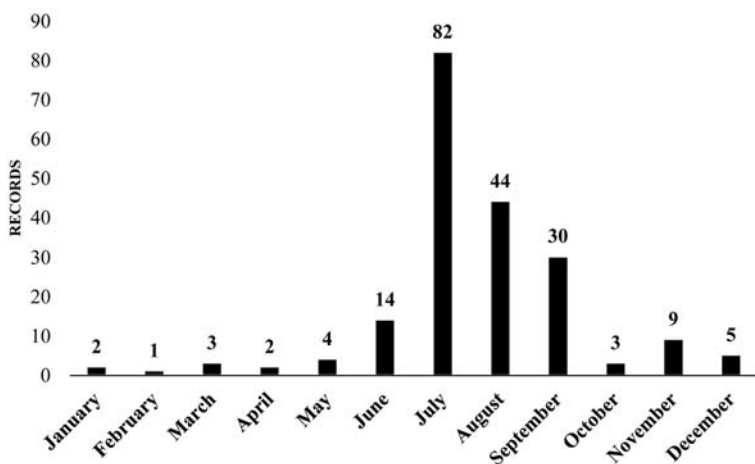


Fig. 4. Phenology of *Dacrymycetes* basidiomes in Mexico. The numbers correspond to the records found.

Discussion

The study of the taxonomy and species diversity for many groups of fungi in Mexico remains insufficient. In the case of *Dacrymycetes*, most inventories usually include taxa from this group, but relatively few studies focused exclusively on them. In a study of the ultrastructure of the basidiospores in some *Dacrymycetales* in Mexico, Sierra et al. (2013) effectively differentiated among taxa using the presence or absence of septum pores and the number of layers in the walls of the basidiospores.

According to Kirk et al. (2008) and Shirouzu et al. (2013), 9–10 genera and 110–113 species of *Dacrymycetes* have been described. These authors do not consider *Arrhytidia* and *Dacryomitra* Tul. & C.Tul. (sensu Oberwinkler 2014) as valid genera. Thus, a more thorough systematic and phylogenetic study of *Arrhytidia* is underway by Sierra and collaborators to validate the inclusion of this taxon within the *Dacrymycetes*. Eight of the 11–12 genera, corresponding to 21 species, have been recorded in Mexico (Table 2), which accounts for 18% of the extant diversity of *Dacrymycetes*.

Compared with Mexico (covering approximately 2 million km²), other regions of the world have been more extensively studied. For example, Reid (1974) cites 20 species of *Dacrymycetes* for the British Islands (approximately 315,000 km²) alone. Because Mexico has a great variety of habitats in which *Dacrymycetes* species probably occur, it is necessary to intensify sampling efforts across the country and to exhaustively review herbarium specimens to uncover potentially new species. The lack of taxonomic knowledge in Mexico is not exclusive to *Dacrymycetes*; this lack is a widespread problem for many groups of fungi, many of which are solely known from fungal inventories. For instance, from *Psathyrella* (Fr.) Quél., a common agaricoid fungus

throughout the world tropics (more than 400 species), only 20 species have been recorded in Mexico, reflecting the lack of systematic studies for the group (Guzmán 2008). Guzmán emphasized that, in 2008, there were only two monographic studies for fungi in Mexico [*Psilocybe* (Fr.) P.Kumm. and *Scleroderma* Pers.] and highlighted the lack of specialists as the principal hurdle to the advancement of mycological knowledge in Mexico. Recent monographic studies include one on *Helvella* L. by Landeros & Guzmán-Dávalos (2013), *Pluteus* Fr. by Rodríguez (2013) *Melanoleuca* Pat., by Sánchez-García et al. (2013) and *Inonotus* P.Karst. by Valenzuela et al. (2013).

The present review shows that the best-represented genera in Mexico, *Calocera*, *Dacrymyces*, and *Dacryopinax*, correspond to those with the highest species diversity worldwide. *Dacryopinax spathularia* is the most common species and exclusively causes brown rot (Worrall et al. 1997). However, *Dacrymyces punctiformis* and *Ditiola radicata*, two species with a well-known distribution in conifer forests around the world, are represented in Mexico by a single record in tropical evergreen forests. A similar case is that of *Dacryopinax yungensis*, a species reported for a tropical forest in Bolivia (Lowy 1961) that is recorded for Mexico in a pine forest in the state of Sonora. Thus, the identity of these species in herbarium records must be carefully reviewed. The identity of many other records is also doubtful and may need to be revised, as is the case of *Calocera coralloides*, a species only registered from one Mexican locality.

In conclusion, the diversity and taxonomic knowledge of Dacrymycetes in Mexico is poor, in part because many regions in the country have been poorly explored. More species of Dacrymycetes will undoubtedly be discovered as these regions are more thoroughly explored. Currently, the Trans-Mexican Volcanic Belt is the best-known area. For a better understanding of species diversity of this group, taxonomic studies and fieldwork are necessary in many places, particularly in tropical and subtropical regions and states with no records (Aguascalientes, Baja California, Baja California Sur, Colima, Guanajuato, San Luis Potosí, Sinaloa, and Zacatecas). To date, the 21 species recorded in Mexico are mainly distributed throughout conifer forests. Extensive taxonomic studies are also needed to validate or determine the identity of existing herbarium specimens.

Acknowledgements

David Espinosa and Alfredo Justo made many suggestions on a draft version of this manuscript. Othón Alcántara drew the map, Patricia González-Ávila helped us to resolve distributional doubts, and Ernesto Chanes Rodríguez Ramírez helped with graphs. DGAPA, UNAM, and PAPIIT (project IV201015) and Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT 413867) are thanked for financial support. The first author acknowledges the Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas for a grant. This study fulfills a requirement for the first author for the degree of Doctor in Sciences in the Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

References

- BERKELEY, M.J. & M.A. CURTIS 1849: Decades of fungi. Decades XXIII and XXIV. North and South Carolina Fungi. – Hooker's Journal of Botany and Kew Garden Miscellany 1: 234–239.

- BRASFIELD, T.W. 1938: The Dacrymycetaceae of temperate North America. – *Am. Mid. Nat.* **20**: 211–235.
- CHACÓN, S. & G. GUZMÁN 1984: Nuevas observaciones sobre los hongos, líquenes y mixomicetos de Chiapas. – *Bol. Soc. Mex. Mic.* **19**: 245–251.
- CHACÓN, S. & G. GUZMÁN 1995: Observations on the phenology of ten fungal species in the subtropical forest at Xalapa, Mexico. – *Mycol. Res.* **99**: 54–56.
- CHANONA-GÓMEZ, P.E., A. ÁLVAREZ-GUTIERREZ & C. PÉREZ-LUNA 2014: Hongos de Chiapas. Guía de campo. – Instituto Politécnico Nacional, Mexico City.
- CHIO, R.E. & G. GUZMÁN 1982: Los hongos de la Península de Yucatán I. Las especies de macromicetos conocidas. – *Biotica* **7**: 385–400.
- CIFUENTES, J., M. VILLEGAS, L. PÉREZ-RAMÍREZ, M. BULNES, V. CORONA et al. 1990: Observaciones sobre la distribución, hábitat e importancia de los hongos de Los Azufres, Michoacán. – *Rev. Mex. Mic.* **6**: 133–150.
- CIFUENTES, J., M. VILLEGAS & L. PÉREZ-RAMÍREZ 1993: Hongos macroscópicos. In: Luna- Vega, I. & J. Llorente-Bousquets (eds.): *Historia Natural del Parque Ecológico Estatal Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México.* – Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City.
- DENTINGER, B., J. AMMIRATI, E. BOTH, D. DESJARDIN, R. HALLING et al. 2010: Molecular phylogenetics of porcini mushrooms (*Boletus* section *Boletus*). – *Mol. Phylogenet. Evol.* **57**: 1276–1292.
- DÍAZ-BARRIGA, H., F. GUEVARA-FEFER & R. VALENZUELA 1988: Contribución al conocimiento de los macromicetos del estado de Michoacán. – *Acta Bot. Mex.* **2**: 21–44.
- DONK, M.A. 1958: The generic names proposed for Hymenomycetes – VIII. Auriculariaceae, Septobasidiaceae, Tremellaceae, Dacrymycetaceae. – *Taxon* **7**: 164–250.
- DOWELD, A. 2001: *Prosyllabus tracheophytorum: tentamen systematis plantarum vascularium (Tracheophyta).* – Geos, Moscow.
- ESQUEDA-VALLE, M., E. PÉREZ-SILVA, M. VILLEGAS & V. ARAUJO 1995: Macromicetos de zonas urbanas, II: Hermosillo, Sonora, México. – *Rev. Mex. Mic.* **11**: 123–132.
- FRUTIS, I. & G. GUZMÁN 1983: Contribución al conocimiento de los hongos del estado de Hidalgo. – *Bol. Soc. Mex. Mic.* **18**: 219–265.
- FRUTIS, I. & L.M. PINZÓN-PICASEÑO 1997: Macromicetos. – In: GONZÁLEZ-SORIANO, E., R. DIRZO & R.C. VOGT (eds.): *Historia Natural de Los Tuxtlas.* – Universidad Nacional Autónoma de México & CONABIO, Mexico City.
- GÁNDARA, E., L. GUZMÁN-DÁVALOS, G. GUZMÁN & O. RODRÍGUEZ 2014: Inventario micobiótico de la región de Tapalpa, Jalisco, México. – *Acta Bot. Mex.* **107**: 165–185.
- GARCÍA-JIMÉNEZ, J. & G. GUEVARA-GUERRERO 2005: Macromicetos (hongos superiores) de Tamaulipas. – In: BARRIENTOS-LOZANO, L., A. CORREA-SANDOVAL, J.V. HORTA-VEGA & J. GARCÍA-JIMÉNEZ (eds.): *Biodiversidad Tamaulipeca, Vol. 1.* – Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria, Ciudad Victoria.
- GARCÍA-JIMÉNEZ, J. & R. VALENZUELA 2005: Hongos macromicetos. – In: SÁNCHEZ-RAMOS, G., P. REYES-CASTILLO & R. DIRZO (eds.): *Historia Natural de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas.* – Universidad Autónoma de Tamaulipas, Mexico.
- GARCÍA-JIMÉNEZ, J., D. PEDRAZA-KAMINO, C.I. SILVA-BARRÓN, R.L. ANDRADE-MELCHOR & J. CASTILLO-TOVAR 1998: Hongos del estado de Querétaro. – Universidad Autónoma de Querétaro, Santiago de Querétaro.
- GILBERTSON, R.L. 1980: Wood-rotting fungi of North America. – *Mycologia* **72**: 1–49.

- GUZMÁN, G. 1972: Algunos macromicetos, líquenes y mixomicetos importantes en la zona del volcán Popocatepetl (Amecameca-Tlamacas, Méx.). – Guías Botánicas de Excursiones en México. Sociedad Botánica de México, Mexico City.
- GUZMÁN, G. 1973: Hongos mexicanos (macromicetos) en los herbarios del extranjero, II. – Especies del Herbario Farlow de la Universidad de Harvard, E.U.A. Bol. Soc. Mex. Mic. **7**: 121–128.
- GUZMÁN, G. 1980: Identificación de los hongos comestibles, venenosos y alucinantes. – Ed. Limusa, Mexico City.
- GUZMÁN, G. 1983: Los hongos de la península de Yucatán, II. Nuevas exploraciones y adiciones micológicas. – *Biótica* **8**: 71–100.
- GUZMÁN, G. 2003: Los hongos de El Edén Quintana Roo (Introducción a la micobiota tropical de México). – INECOL & CONABIO, Xalapa.
- GUZMÁN, G. 2008: Análisis de los estudios sobre los macromicetos de México. – *Rev. Mex. Mic.* **28**: 7–15.
- GUZMÁN, G. & L. VILLARREAL 1984: Estudios sobre los hongos, líquenes y mixomicetos del Cofre de Perote, Veracruz, I. Introducción a la micoflora de la región. – *Bol. Soc. Mex. Mic.* **19**: 107–124.
- GUZMÁN-DÁVALOS, L. 2001: Jalisco, México. Hongos del Nevado de Colima. Rapid Color Guide No. 87, version 1.1. Foster, R.B., M. Metz & E. Fanti (producers). Environmental & Conservation Programs, The Field Museum, Chicago.
- GUZMÁN-DÁVALOS, L. & G. FRAGOZA-DÍAZ 1995: Los hongos registrados del Estado de Jalisco. – *Bol. IBUG* 2 (3–4): 109–160.
- HERRERA-FONSECA, M.J., L. GUZMÁN-DÁVALOS & O. RODRÍGUEZ 2002: Contribución al conocimiento de la micobiota de la región de San Sebastián del Oeste, Jalisco, México. – *Acta Bot. Mex.* **58**: 19–50.
- HIBBETT, D.S. 2006: A phylogenetic overview of the Agaricomycotina. – *Mycologia* **98**: 917–925.
- HIBBETT, D.S., M. BINDER, J.F. BISCHOFF, M. BLACKWELL, P.F. CANNON et al. 2007: A higher level phylogenetic classification of the Fungi. – *Mycol. Res.* **111**: 509–547.
- INDEX FUNGORUM webpage. 2016. Available in: <http://www.indexfungorum.org/names/names.asp> Checked in February 2016.
- JÜLICH, W. 1981: Higher taxa of Basidiomycetes. – J. Cramer, Vaduz.
- KENNEDY, L.L. 1958: The genera of the Dacrymycetaceae. – *Mycologia* **50**: 874–895.
- KHAN, S.R. & J.W. KIMBROUGH 1982: A reevaluation of the Basidiomycetes based upon septal and basidial structures. – *Mycotaxon* **15**: 103–120.
- KIRK, P.M., P.F. CANNON, D. WINTER & J.A. STALPERS 2008: Ainsworth and Bisby's dictionary of the Fungi. 10th ed. – CAB International, Wallingford.
- KOBAYASI, Y. 1939: On the genera *Femsjonia*, *Guepinia* and *Calocera* from Japan (Fungorum ordinis Tremellalium studia monographica IV). – *Science reports of the Tokyo Bunrika Daigaku, Sect. B*, **4**: 215–227.
- LANDEROS, F. & L. GUZMÁN-DÁVALOS 2013: Revisión del género *Helvella* (Ascomycota: Fungi) en México. – *Rev. Mex. Biodiv.*: S3–S20.
- LÓPEZ, A. & J. GARCÍA 2001: *Dacryopinax elegans*. – *Funga Veracruzana*. December no. **46**.
- LÓPEZ, A. & J. GARCÍA 2002: *Dacryopinax spathularia*. – *Funga Veracruzana*. July no. **71**.

- LÓPEZ-EUSTAQUIO, L., D. PORTUGAL, N. BAUTISTA & V.M. MORA 2010: Biodiversidad fúngica (macromicetos) de la Reserva Ecológica "Corredor Biológico Chichinautzin", estado de Morelos, México. – In: MARTÍNEZ-CARRERA, D., N. CURVETTO, M. SOBAL, P. MORALES & V.M. MORA (eds.): *Hacia un Desarrollo Sostenible del Sistema de Producción-Consumo de los Hongos Comestibles y Medicinales de Latinoamérica: Avances y Perspectivas en el Siglo XXI*. Red Latinoamericana de Hongos Comestibles y Medicinales. – COLPOS, UNS, CONACYT, UAEM, UPAEP, IMINAP, Puebla.
- LOWY, B. 1961: New or noteworthy Tremellales from Bolivia. – *Mycologia* **51**: 840–850. LOWY, B. 1965: Estudio sobre algunos Tremellales de México. – *Bol. Soc. Bot. Mex.* **29**: 19–33. LOWY, B. 1971: Tremellales. – *Flora Neotropica*, Monograph no. 6. – Hafner, New York.
- LOWY, B. 1972: A new species of *Arrhytidia*. – *Mycologia* **64**: 904–906.
- LOWY, B. 1975: Additional Neotropical Tremellales. – *Mycologia* **67**: 991–1000.
- LOWY, B. 1980: Tremellales. – *Flora Neotropica*, Monograph no. 6 (Supplement). – The New York Botanical Garden, New York.
- LOWY, B. & G. GUZMÁN 1979: Nuevos registros de Tremellales de México. – *Bol. Soc. Mex. Mic.* **13**: 211–214.
- MARMOLEJO, J.G. & H. MÉNDEZ-CORTÉS 2007: Diversidad de hongos causantes de pudrición de la madera en cinco especies de pinos en Nuevo León, México. – *Rev. Mex. Mic.* **25**: 51–57.
- MARTIN, G.W. 1949: The genus *Ceracea* Cragin. – *Mycologia* **41**: 77–86. MARTIN, G.W. 1952: Revision of the North Central Tremellales. – J. Cramer, Lehre.
- MCNABB, R.F.R. 1965: Taxonomic studies in the Dacrymycetaceae II. *Calocera* (Fries) Fries. – *N. Z. J. Bot.* **3**: 31–58.
- MCNABB, R.F.R. 1973: Taxonomic studies in the Dacrymycetaceae VIII. *Dacrymyces* Nees ex Fries. – *N. Z. J. Bot.* **11**: 461–524.
- MENDIOLA, G. & G. GUZMÁN 1973: Las especies de Tremellales conocidas en México. – *Bol. Soc. Mex. Mic.* **7**: 89–97.
- MORENO-FUENTES, A., E. AGUIRRE-ACOSTA, M. VILLEGAS & J. CIFUENTES 1994: Estudio fungístico de los macromicetos en el municipio de Bocoyna, Chihuahua, México. – *Rev. Mex. Mic.* **10**: 63–76.
- MORENO-FUENTES, A., E. AGUIRRE-ACOSTA & L. PÉREZ-RAMÍREZ 2004: Conocimiento tradicional y científico de los hongos en el estado de Chihuahua, México. – *Etnobiología* **4**: 89–117.
- NEUHOFF, W. 1936: Die Gallertpilze Schwedens (Tremellaceae, Dacrymycetaceae, Tulasnellaceae, Auriculariaceae). – *Ark. Bot.* **28A**: 1–57.
- OBERWINKLER, F. 1993: Diversity and phylogenetic importance of tropical Heterobasidiomycetes. – In: ISAAC, S., J.C. FRANKLAND, R. WATLING & A.J.S. WHALLEY (eds.): *Aspects of Tropical Mycology*. – Cambridge University Press, Cambridge.
- OBERWINKLER, F. 1994: Genera in a monophyletic group: the Dacrymycetales. – *Mycol. Helvet.* **6**: 35–72.
- OBERWINKLER, F. 2014: Dacrymycetes. – In: MCLAUGHLIN, D.J. & J.W. SPATAFORA (eds.): *The Mycota, VII. Systematics and Evolution, Part A*. 2nd ed. – Springer-Verlag, Berlin.
- PADILLA-VELARDE, E.E., G. ZARCO-VELAZCO, L. GUZMÁN-DÁVALOS & R. CUEVAS-GUZMÁN 2016: Primera contribución al conocimiento de macromicetos de la vertiente norte del cerro El Cípol, en la costa sur de Jalisco. – *Acta Bot. Mex.* **114**: 137–167.

- PÉREZ-MORENO, J. & L. VILLARREAL 1988: Los hongos y myxomycetes del estado de Chiapas, México. Estado actual del conocimiento y nuevos registros. – *Mic. Neotrop. Aplic.* **1**: 97–133.
- PÉREZ-SILVA, E. & M. ESQUEDA-VALLE 1992: First records of jelly fungi (Dacrymycetaceae, Auriculariaceae y Tremellaceae) from Sonora, Mexico. – *Mycotaxon* **44**: 475–483.
- POMPA-GONZÁLEZ, A., E. AGUIRRE-ACOSTA, A.V. ENCALADA-OLIVAS, A. DE ANDA-JÁUREGUI, J. CIFUENTES et al. 2011: Los macromicetos del Jardín Botánico de ECOSUR "Dr. Alfredo Barrera Marín", Puerto Morelos, Quintana Roo. – *Corredor Biológico Mesoamericano México Serie Diálogos*, Número 6, CONABIO, Mexico City.
- PORTUGAL, D., E. MONTIEL, L. LÓPEZ & V.M. MORA 1985: Contribución al conocimiento de los hongos que crecen en la región de El Texcal, estado de Morelos. – *Rev. Soc. Mex. Mic.* **20**: 401–412.
- QUÍÑONES-MARTÍNEZ, M. & F. GARZA-OCAÑAS 2015: Hongos silvestres comestibles de la Sierra Tarahumara de Chihuahua. – Universidad Autónoma de Ciudad Juárez, Ciudad Juárez.
- RAYMUNDO, T., M. CONTRERAS, S. BAUTISTA-HERNÁNDEZ, R. DÍAZ-MORENO & R. VALENZUELA 2012: Hongos tremeloides del bosque Las Bayas, municipio de Pueblo Nuevo, Durango, México. – *Polibotánica* **33**: 85–103.
- REID, D.A. 1974: A monograph of the British Dacrymycetales. – *Trans. Br. Mycol. Soc.* **6**: 433–494.
- RODRÍGUEZ, O. 2013: El género *Pluteus* (Agaricales, Pluteaceae) en México. – *Rev. Mex. Biodiv.* **84** (supl. Micología): 128–151.
- RODRÍGUEZ, O., M. HERRERA-FONSECA, M.R. SÁNCHEZ-JÁCOME, I. ÁLVAREZ & R. VALENZUELA et al. 2010: Catálogo de la micobiota del bosque de La Primavera, Jalisco. – *Rev. Mex. Mic.* **32**: 29–40.
- SALINAS-SALGADO, E., R. VALENZUELA, T. RAYMUNDO, M. CIPRIANO-SALAZAR, B. CRUZ-LAGUNAS, et al. 2012: Macromicetos del bosque tropical caducifolio en el municipio de Cocula, Guerrero, México. – *Polibotánica* **34**: 137–155.
- SÁNCHEZ-GARCÍA, M., J. CIFUENTES & P.B. MATHENY 2013: Revisión taxonómica del género *Melanoleuca* en México y descripción de especies nuevas. – *Rev. Mex. Biodiv.*: S111–S127.
- SÁNCHEZ-JÁCOME, M.R. & L. GUZMÁN-DÁVALOS 2011: Hongos citados para Jalisco, II. – *Bol. IBUG* **16**: 25–60.
- SEIFERT, K.A. 1983: Decay of wood by the Dacrymycetales. – *Mycologia* **75**: 1011–1018.
- SHIROUZU, T., D. HIROSE & S. TOKUMASU 2007: Sequence analyses of the 28S rRNA gene D1/D2 region suggest *Dacrymyces* (Heterobasidiomycetes, Dacrymycetales) is polyphyletic. – *Mycoscience* **48**: 388–394.
- SHIROUZU, T., D. HIROSE & S. TOKUMASU 2009: Taxonomic study of the Japanese Dacrymycetes. – *Persoonia* **23**: 16–34.
- SHIROUZU, T., D. HIROSE & S. TOKUMASU 2012: Host tree-recurrence of wood-decaying Dacrymycetes. – *Fungal Ecol.* **5**: 562–570.
- SHIROUZU, T., D. HIROSE, F. OBERWINKLER, N. SHIMOMURA, N. MAEKAWA et al. 2013: Combined molecular and morphological data for improving phylogenetic hypothesis in Dacrymycetes. – *Mycologia* **105**: 1110–1125.
- SHIROUZU, T., T. OSONO & D. HIROSE 2014: Resource utilization of wood decomposers: mycelium nuclear phases and host tree species affect wood decomposition by Dacrymycetes. – *Fungal Ecol.* **9**: 11–16.

- SIERRA, S. 2000: Estudio taxonómico y monográfico del orden Dacrymycetales (Fungi) en México. – Ph. D. thesis. Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City. 144 p.
- SIERRA, S. & J. CIFUENTES 1993: Contribución al estudio taxonómico de los hongos tremeloides (Heterobasidiomycetes) de México. – *Rev. Mex. Mic.* **9**: 119–137.
- SIERRA, S. & J. CIFUENTES 2005: A new species of *Dacryopinax* from Mexico. – *Mycotaxon* **92**: 243–250.
- SIERRA, S. & J. CIFUENTES 2009: Primer registro del género *Cerinomyces* (Fungi: Dacrymycetales) en México. – *Rev. Mex. Biodiv.* **80**: 853– 855.
- SIERRA, S., J. CIFUENTES, I. RODRÍGUEZ-GUTIÉRREZ, L. IZQUIERDO-SAN AGUSTÍN, S. CASTRO-SANTIUSTE et al. 2012: Hongos tremeloides (Heterobasidiomycetes) de la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche, México. – *Rev. Mex. Biodiv.* **83**: 23–30.
- SIERRA, S., J. CIFUENTES, O.M. ECHEVERRÍA-MARTÍNEZ & S. CASTRO-SANTIUSTE 2013: Basidiospore ultrastructure of some Dacrymycetales from Mexico. – *Mycotaxon* **123**: [409–417](#).
- SWANN, E.C. & J.W. TAYLOR 1993: Higher taxa of Basidiomycetes: an 18S rRNA gene perspective. – *Mycologia* **85**: [923–936](#).
- TALBOT, P.H.B. 1954: Micromorphology of the lower Hymenomycetes. – *Bothalia* **6**: 249–299.
- TALBOT, P.H.B. 1968: Fossilized pre-Patouillardian taxonomy? – *Taxon* **17**: 620–628.
- TALBOT, P.H.B. 1973: Towards uniformity in basidial terminology. – *Trans. Br. Mycol. Soc.* **61**: 497–512.
- TEHLER, A. 1988: A cladistic outline of the Eumycota. – *Cladistics* **4**: 227–277.
- TÉLLEZ-BAÑUELOS, C., L. GUZMÁN-DÁVALOS & G. GUZMÁN 1988: Contribución al conocimiento de los hongos de la Reserva de la Biosfera de la Sierra de Manantlán, Jalisco. – *Rev. Mex. Mic.* **4**: 123–130.
- THIERS, B. [continuously updated] 2016: Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>. Consulted January 30, 2016.
- TOVAR-VELASCO, J.A. & R. VALENZUELA 2006: Los Hongos del Parque Nacional Desierto de los Leones. Primer Espacio de Conservación Biológica en México. – Gobierno del Distrito Federal, Mexico City.
- VALENZUELA, R., T. RAYMUNDO & M.R. PALACIOS 2004: Macromicetos que crecen sobre *Abies religiosa* en el Eje Neovolcánico Transversal. – *Polibotánica* **18**: 32–52.
- VALENZUELA, R., T. RAYMUNDO & J. CIFUENTES 2013: El género *Inonotus* s.l. (Hymenochaetales, Agaricomycetes) en México. – *Rev. Mex. Biodiv.* **84** (supl. Micología): 70–90.
- VARELA, L. & J. CIFUENTES 1979: Distribución de algunos macromicetos en el norte del estado de Hidalgo. – *Bol. Soc. Mex. Mic.* **13**: 75–88.
- VILLARRUEL-ORDAZ, J.L. & J. CIFUENTES 2007: Macromicetos de la cuenca del río Magdalena y zonas adyacentes, Delegación La Magdalena Contreras, México, D.F. – *Rev. Mex. Mic.* **25**: 59–68.
- VILLARRUEL-ORDAZ, J.L., E. CANSECO-ZORRILLA & J. CIFUENTES 2015: Diversidad fúngica en el municipio de San Gabriel Mixtepec, región Costa de Oaxaca, México. – *Rev. Mex. Mic.* **41**: 55–63.

WELDEN, A.L. & G. GUZMÁN 1978: Lista preliminar de los hongos, líquenes y mixomicetos de las regiones de Uxpanapa, Coatzacoalcos, Los Tuxtlas, Papaloapan y Xalapa (parte de los estados de Veracruz y Oaxaca). – Bol. Soc. Mex. Mic. **12**: 59–102.

WELDEN, A.L. & P.A. LEMKE 1961: Notas sobre algunos hongos mexicanos. – Bol. Soc. Bot. Mex. **26**: 1–24.

WORRALL, J.J., S.E. ANAGNOST & R.A. ZABEL 1997: Comparison of wood decay among diverse lignicolous fungi. – *Mycologia* **89**: 199–219.

Manuscript submitted October 10, 2016; accepted March 10, 2017

Capítulo II

***Dacryopinax* (Fungi: Dacrymycetales) in Mexico**

***Dacryopinax* (Fungi: Dacrymycetales) in Mexico**

SANDRA CASTRO-SANTIUSTE¹, SIGFRIDO SIERRA², LAURA GUZMÁN-DÁVALOS³, JOAQUÍN CIFUENTES⁴, THOMAS EVANS³, CÉSAR RAMIRO MARTÍNEZ-GONZÁLEZ¹, HERNÁN ALVARADO-SIZZO¹ & ISOLDA LUNA-VEGA^{1*}

¹*Laboratorio de Biogeografía y Sistemática, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Av. Universidad 3000, Coyoacán, 04510, Mexico City, Mexico*

²*Laboratorio de Taxonomía de Hongos Tremelloides (Heterobasidiomycetes), Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Av. Universidad 3000, Coyoacán, 04510, Mexico City, Mexico*

³*Laboratorio de Micología, Departamento de Botánica y Zoología, Universidad de Guadalajara, Apdo. Postal 1–131, 45101, Zapopan, Jal., Mexico*

⁴*Laboratorio de Biodiversidad y Taxonomía de Hongos, Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Av. Universidad 3000, Coyoacán, 04510, Mexico City, Mexico*

*Correspondence author: luna.isolda@gmail.com

Abstract

A taxonomical revision of the *Dacryopinax* species in Mexico is presented in detail. Historically, only four species were known in the country: *Dacryopinax elegans*, *D. lowyi*, *D. spathularia*, and *D. yungensis*. *Dacryopinax martinii* is reported for the first time from

Mexico. Taxonomical descriptions and remarks for all the species, based on macro- and micro-morphology, as well as geographical distribution are included, except for *D. yungensis*, as its record corresponded to a misidentification of *D. spathularia*. We propose a new phylogeny including the taxonomic position and relationships of all species, based on ITS and LSU sequence data. Finally, a dichotomous key to identify the four species in Mexico is provided.

Key words: Dacrymycetes, jelly fungi, systematics

Introduction

Dacrymycetes is a class established by Doweld (2001), placed in subphylum Agaricomycotina and phylum Basidiomycota. It includes two orders, three families, 12 genera, and between 110 and 113 species sensu Shirouzu *et al.* (2013) and Oberwinkler (2014). The fungi that comprise this class are characterized by the presence of bifurcate basidia, with the exception of *Unilacryma unispora* (L.S. Olive 1958: 41) Shirouzu, Tokum. & Oberw. in Shirouzu *et al.* (2013: 1120), which has only one sterigma per basidium. Their basidiomes have a tough gelatinous to cartilaginous consistency, ranging from yellow and orange tones to brown, extremely variable in shape: resupinate, effuse, pulvinate, cylindrical, spathulate, cupulate, or dendroid (Shirouzu *et al.* 2009; Oberwinkler 2014). The hyphae have dolipore septa and a non-perforated parenthesesome (Wells 1994). All species are saprobionts and cause brown rot (Oberwinkler 1993; Shirouzu *et al.* 2009). *Dacryopinax* G.W. Martin (1948: 116) belongs to the Dacrymycetaceae (Kirk *et al.* 2008; Shirouzu *et al.* 2013; Oberwinkler 2014) and was proposed by Martin (1948) to circumscribe the species with a pileate-stipitate to substipitate basidiome, and spathulate,

petaloid, or cochleariform-flabellate shape, that possess a unilateral hymenium, septate basidiospores, and abhymenium, generally, with marginal hyphae (Martin 1948, 1952; McNabb 1965b; Lowy 1971). The name of the genus derives from the Greek words *dacryon* = tear, droplet, or distillation, and *pinax* = plate, writing tablet, board, drawing, or painting, and refers to the form of the basidiome (Ulloa & Herrera 1994). Some of the species were previously classified in the genus *Guepinia* Fries (1825: 92). Phylogenetic research using molecular data including the species of *Dacryopinax* has been focused mainly on *D. elegans* (Berk. & M.A. Curtis 1849: 239) G.W. Martin (1948: 116) from the USA, *D. indacocheae* Lowy (1961: 848) from Venezuela, *D. spathularia* (Schwein. 1822: 92) G.W. Martin (1948: 116) from Japan and Taiwan, and *D. sphenocarpa* Shirouzu & Tokum. in Shirouzu *et al.* (2009: 29) from Japan (Weiß & Oberwinkler 2001; Shirouzu *et al.* 2007, 2009, 2013). These species do not form a monophyletic group. Recently, McLaughlin *et al.* (2016: 460) described *D. primogenitus* D.J. McLaughlin & E.G. McLaughlin, which had its complete genome sequenced. The other species have not been included in phylogenetic analyses and DNA sequences of these species are not available in GenBank. Kirk *et al.* (2008) considered the existence of nearly 15 species worldwide and the Index Fungorum registered 22 accepted names.

The main objective of this study was to add macro- and micro-morphological knowledge, as well as biogeographic and ecological information of the *Dacryopinax* species growing in Mexico, as well as elucidate their phylogenetic position and taxonomic relationships.

Material and methods

Morphological studies

An exhaustive revision of published literature on the genus and its species was carried out, as well as an inspection of specimens in the following herbaria: ENCB, FCME, IBUG, LSUM, MEXU, and XAL (abbreviations according to Thiers 2016), and the Mycological Collection of the Universidad Autónoma de Zacatecas. Mycological expeditions were undertaken in Hidalgo, Mexico City, Puebla, and State of Mexico, from June to October 2015–2017, with the purpose of gathering fresh specimens belonging to the genus *Dacryopinax*. These fungi were collected and studied using conventional mycological techniques for macromycetes and some specific techniques for tremelloids (Martin 1952; Lowy 1971, 1980; Cifuentes *et al.* 1986; Sierra & Cifuentes 1993, 2005). For the color description of the basidiomes, we followed Wanscher & Kornerup (1991). Cuts were rehydrated in water and microscopic observations were made with 10% KOH and 1% phloxine. Measurements were taken under 1000× magnification. The main morphological characteristics of basidia, probasidia, metabasidia, sterigmata, basidiospores, conidiospores, marginal hyphae, and other structures were described in detail. We got 20 measures of each structure per specimen.

For determination, dichotomous keys and descriptions of this genus from Martin (1952), Kennedy (1958), Lowy (1961, 1965, 1971, 1980, 1981, 1987), McNabb (1965b), Mendiola & Guzmán (1973), and Courtecuisse & Lowy (1990) were utilized. The terminology used follows that suggested by Snell & Dick (1971) and Ulloa & Hanlin (2012) for macroscopic structures, and Vellinga (1988) for the microscopic ones.

Some specimens were observed under a JEOL JSM-5310LV scanning electron microscope and a differential interference contrast microscope. For the study with the scanning electron microscope, the material was arranged following Bozzola & Russell (1999), with certain modifications proposed by Espinosa-Matías & Villegas-Ríos (pers.

comm.), as follows: the tissue containing the spores was cut and wrapped in tissue paper. These samples were placed in microtubes, filled with warm water and kept there for 10 min. After that time, the water was discarded, and 2 ml 5% KOH was added for 15 min. Then the liquid was discarded and 2 ml of a series of alcohols was added every 15 min, starting with 20% ethanol (30, 40, 50, 60, 70, 80 and 90, until reaching 100% ethanol). Dehydration with alcohols 80%, 90% and 100% were repeated twice. Once dehydrated, the tissue e containing the spores was desiccated by means of a Balt-Tec CPD-030 critical point dryer. The dry tissue was mounted on aluminum stubs using double-sided tape and coated with gold-palladium using a Denton Vacuum Desk II sputter coater.

DNA extraction, PCR, and sequencing

Genomic DNA was extracted using the CTAB method (Martínez-González *et al.* 2017). The DNA was quantified with a Nanodrop 2000c (Thermo, USA). We prepared dilutions from each sample at 20 ng to amplify two nuclear ribosomal regions.

DNA sequence data were obtained from the large subunit (LSU) and the internal transcribed spacer (ITS1-5.8S-ITS2) regions of nuclear rRNA. We used the primer combination LR0R/LR5 (Vilgalys & Hester 1990) and ITS5/ITS4 (White *et al.* 1990). The mixture reaction for PCR was prepared in a final volume of 25 μ L containing: buffer of the enzyme 1x Taq DNA polymerase, 0.8 mM deoxynucleotide triphosphate (0.2 mM of each one), 100 ng DNA, 20 pmol of each primer, and 2 units of GoTaq DNA (Promega, USA). The amplification of each gene was undertaken through a denaturing cycle at 95°C for 4 min, 35 denaturing cycles of 95°C for 1 min, annealing for 1 min, and an extension at 72 °C for 2 min. All the PCR reactions were undertaken in a Peltier Thermal Cycler PTC-200 (BIORAD, Mexico). The amplifications were verified through electrophoresis in an agarose

gel at 1.5%, prepared with $1 \times$ TAE buffer (Tris Acetate-EDTA), and run at 87 V during 1 h. The gel was stained with GelRed (Biotium, USA) and the bands were visualized in an Infinity 3000 transilluminator (Vilber Lourmat, Germany). The amplified products were purified with the ExoSAP purification kit (Affymetrix, USA) following the manufacturer's instructions. They were quantified and prepared for the sequence reaction using a BigDye Terminator v.3.1 (Applied Biosystem). These products were sequenced in both directions using the same primers as in PCR, with an Applied Biosystem model 3500XL (Applied BioSystems, USA).

DNA sequences were visualized, edited, and assembled using BioEdit vs. 7.0.5 (Hall 1999). For each gene, consensus sequences were compared with those deposited in GenBank using the BLASTN 2.2.19 search algorithm (Zhang *et al.* 2000).

Phylogenetic analyses

The generated sequences of LSU and the ITS region from the Mexican species of *Dacryopinax* (*D. lowyi*, *D. martini*, and *D. spathularia*) are shown in Table 1. A matrix with the data of the most comprehensive Dacrymycetes phylogenetic treatment (i.e., Shirouzu *et al.* 2017; TreeBASE ID S19007) and our data was generated. We performed a manual alignment keeping the data partitioned in LSU, ITS1, 5.8S, and ITS2, obtaining a 1352 bp concatenated matrix, where our sequence extremes were clipped to fit those of the alignment from Shirouzu *et al.* (2017). Ambiguous regions due to problems in the alignment were excluded and gaps were not considered in the phylogenetic analyses. The molecular substitution models for each partition were evaluated according to the Akaike information criterion in JModelTest 2 (Darriba *et al.* 2012). The most fitted models were the TIM2 with gamma-distributed rate heterogeneity among sites (+ Γ , four rate categories)

and a proportion of invariant sites (+I) (LSU), K80+ Γ (ITS1), TN93ef+ Γ (5.8S), and TPM2uf+ Γ (ITS2). Both Maximum Likelihood (ML) and Bayesian Inference (BI) analyses were performed using these individual models for each partition. The ML phylogenetic analysis was performed in RAxML-NG (Stamatakis 2014; Kozlov *et al.* 2018). Branch support was calculated using 1000 bootstrap pseudo-replicates. The Bayesian analysis was performed in BEAST 2 (Bouckaert *et al.* 2014), consisting in three independent runs for 10 million generations, sampling every 1000 and discarding the first million as burnin. Both trees and log files were combined and resampled using Logcombiner 2.4.8, whereas chain convergence was assessed by analyzing the effective sample size (>200) in Tracer 1.6 (Rambaut *et al.*, 2014). Finally, the posterior probability (PP) was calculated in Tree Annotator 2.4 (Rambaut & Drummond 2016).

Results

In Mexico, only four species of *Dacryopinax* were found: 1) *D. elegans* in Campeche, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, State of Mexico, Tabasco, Veracruz, and Yucatán (36 published records); 2) *D. lowyi* in Mexico City, Michoacán, Morelos, State of Mexico, and Tlaxcala (20 published records); 3) *D. spathularia* in Campeche, Chiapas, Chihuahua, Mexico City, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Quintana Roo, Sonora, State of Mexico, Tamaulipas, and Veracruz (89 published records). 4) *D. martinii* in Jalisco (two new records), adding up to four known species in Mexico (Figure 1). *Dacryopinax yungensis*, reported from Sonora by Pérez-Silva & Esqueda-Valle (1992), turned out to be *D. spathularia* after a macro- and micromorphological revision of the specimen (MEXICO).

Sonora: Municipality of Yécora, Mesa Grande, 15 August 1991, *Pérez-Silva et al.* 205, MEXU 22901!).

Taxonomy

Dacryopinax G.W. Martin, *Lloydia* 11: 116 (1948).

Basidiome cylindric when young, stipitate to substipitate, cup-shaped, spathulate, petaloid, lobulate, or even morchelloid pileus when mature; consistency tough-gelatinous to cartilaginous. Sterile parts of the pileus and the stipe normally covered with a layer of thick-walled marginal hyphae (hairs). Hymenium unilateral, smooth, folded, or papillate. Basidiospores curved-cylindrical, aseptate when immature, uniseptate to triseptate when mature, germination by germ tubes or conidia. Probasidia cylindrical to clavate; metabasidia aseptate, bifurcate; sterigmata cylindrical, attenuated at the tip when mature. Type species: *Dacryopinax elegans* (Berk. & M.A. Curtis 1849: 239) G.W. Martin (1948: 116).

Observations: Kennedy (1958) described the context of the basidiome as follows:

“composition homogeneous, of thick-walled fibrous hyphae with bulbous septa”. McNabb (1965b) refuted to consider it for the entire genus by mentioning that only two species (*D. indacocheae* and *D. dennisii*) could be included under the definition of Kennedy (1958). McNabb (1965b) mentioned the wide variation in basidiome shape, and that the internal organization of *Dacryopinax* was not as clearly defined as that of *Calocera* (Fr. 1821: 485) Fries (1828: 233) and *Heterotextus* Lloyd (1922: 1151). On the other hand, Donk (1941) and Nannfeldt (1947) mentioned some similarity between the context of the *Dacryopinax* and some species of *Calocera*.

Key for species of *Dacryopinax* present in Mexico

- 1a Basidiospores normally with one septum when mature ... **2**
- 1b Basidiospores normally with three septa when mature ... **3**
- 2a Basidiomes yellow-orange; stipe with marginal hyphae ... *D. spathularia*
- 2b Basidiomes salmon colored; stipe glabrous ... *D. martinii*
- 3a Inflated vesicles or bulbous hyphae present in the context ... *D. lowyi*
- 3b Inflated vesicles or bulbous hyphae absent in the context ... *D. elegans*

Dacryopinax elegans (Berk. & M.A. Curtis 1849: 239) G.W. Martin (1948: 116). Figs. 1a and 2

Basidiome 3–17 mm long, pileate-stipitate, tough-gelatinous or cartilaginous, reddish golden (6C7) to dark brown (6F7) when fresh, brown (7E6) to dark brown (7F7) when dry. Pileus 3–20 mm in diameter, campanulate, cochlear, or flabelliform; some with wavy to lobulate margin in mature specimens; sterile side velutinous, with yellowish to brownish hairs. Stipe up to 10 × 1–3 mm, cylindrical, eccentric, dorsally attached, velutinous, with yellowish to brownish hairs. Hymenium unilateral on the internal side of the cup, smooth, glabrous.

Basidiospores 12–17 × 4–6 μm, Q = 2.83–3, phaseoliform, aseptate to transversally triseptate, with thick septa, hyaline, guttulate, smooth, thick-walled; germination through conidia. Probasidia and metabasidia 45–57 (–63) × 4–5 μm, cylindrical, bifurcate when mature; sterigmata 15–20 × 3 μm, cylindrical, attenuated at the apex, hyaline, guttulate. Marginal hyphae (hairs) of abhymenium and stipe 4–5 μm wide, cylindrical, tortuous,

septate, thick-walled, hyaline to yellowish; content purple with phloxine. Subhymenium hyphae with bulbous septa.

Specimens examined:—MEXICO. Campeche: Municipality of Calkini, between Tankuche and El Remate, 10 m, 20°30'29'' N, 90°14'32'' W, November 1981, *G. Guzmán 21330* (ENCB!). Chiapas: highway Ocozucuaula-Malpasó, km 21.5, 600-700 m, 16°53'38'' N, 93°27'07'' W, 4 September 1979, *G. Ocampo 10* (FCME 10512!). Jalisco: Municipality of Autlán, Sierra de Manantlán, Las Joyas property, El Laurelito, 1900 m, 19°38'33'' N, 104°15'25'' W, 14 October 1985, *L. Guzmán-Dávalos 2946* (IBUG!). Municipality of La Huerta, Estación Biológica Chamela, 100 m, 19°30'00'' N, 105°3'00'' W, 18 October 2009, *S. Castro-Santiuste s/n* (FCME 27539!). Municipality of Mazamitla, Sierra de Mazamitla, 2000 m, 19°54'28'' N, 103°01'01'' W, 12 October 1989, *F.A. Acevedo 5* (IBUG!). Municipality of Puerto Vallarta, estero Boca Negra, 0 m, 19°39'42'' N, 105°15'17'' W, 2 August 1997, *R. Ramírez-Delgadillo 4136* (IBUG!). Municipality of Zapopan, Bosque Pedagógico del Agua, 1570 m, 20°43'11'' N, 103°24'36'' W, 27 September 2014, *C. Hernández-Ávila 4* (IBUG!). Morelos: Municipality of Cuernavaca, Salto de San Antón, 1500 m, 18° 55' 28'' N, 99°14'36'' W, 6 July 1991, *L. Guzmán-Dávalos 5272* (IBUG!). Municipality of Tepoztlán, 5 km W of Tepoztlán, 1600 m, 18°58'43'' N, 99°09'20'' W, 16 August 1970, *G. Guzmán 8112* (ENCB!). Nayarit: Municipality of Tepic, Reserva Ecológica del Cerro San Juan, La Capilla, 2020 m, 21°28'5'' N, 105°0'23'' W, 29 August 1991, *L. Pérez-Ramírez 1494* (FCME 27540!). Oaxaca: between Tuxtepec and the paper factory, at edge of the highway heading towards Oaxaca, 50 m, 18°02'12'' N, 96°09'56'' W, 2 August 1976, *G. Guzmán 16139* (ENCB!); Cerro de Sebastopol, SW of Tuxtepec, 170 m, 18°1'25'' N, 96°10'52'' W, 2 August 1976, *J. Pérez Ortiz 65* (ENCB!); 5 km before Bethania, highway Tuxtepec-Palomares, 100 m,

17°56'36'' N, 96°2'10'' W, 26 July 1977, *J. Pérez Ortiz 711* (ENCB!). Puebla:
 Municipality of Huitamalco, Limonateno, 100 m, 19°54'53'' N, 97°17'51'' W, 11
 February 1970, *F. Ventura 490* (ENCB!). Tabasco: Municipality of Teapa, Puyacatengo,
 Universidad Autónoma de Chapingo, Centro Regional Universitario del Sureste, 80 m,
 17°31'41'' N, 92°55'52'' W, 20 October 1991, *S. Sierra 46* (FCME 4523!). Veracruz:
 Municipality of Coatzacoalcos, Allende, area of Coatzacoalcos, 16 m, 18°8'58'' N,
 94°22'39'' W, 14 May 1955, *G. Guzmán 70* (ENCB!); Municipality of Minatitlán, 14 km E
 of the lagoon road to Uxpanapa, then 7 km N on the road towards Belisario Domínguez, 10
 m, 17°13'54'' N, 94°24'08'' W, 2 July 1987, *R. Fernández 4005* (ENCB!); Municipality of
 Montepío, Estación Biológica de Los Tuxtlas, road Catemaco-Montepío, 400 m,
 18°35'06'' N, 95°04'26'' W, 9 July 1972, *G. Guzmán 10202-B* (ENCB!); San Martín
 volcano, E slope of the Vaxin hill, area of Los Tuxtlas, 1900 m, 18°31'34'' N, 95°10'22''
 W, 1977, *G. Guzmán 10353* (ENCB!); Montepío, 30 m, 18°38'32'' N, 95°5'35'' W, 20
 May 1969, *T. Herrera s/n* (ENCB!); 21 June 1969, *T. Herrera* (MEXU 6377!); 4 July
 1969, without collector (MEXU! 6378); Balzapote, road from Catemaco to Montepío, 50
 m, 18°36'56'' N, 95°04'21'' W, 1 November 1982, *G. Rodríguez 1202* (ENCB!); Los
 Tuxtlas, 400 m, 18°35'06'' N, 95°04'26'' W, 24 October 1991, *S. Sierra 59* (FCME
 4546!); Municipality of San Andrés Tuxtla, near the lake of Catemaco, 370 m, 18°24'59''
 N, 95°7'17'' W, 19 July 1962, *B. Lowy 112* (MEXU 1292!); Estación Biológica Los
 Tuxtlas 156 m, 18°35'01'' N, 95°04'30'' W, 12 September 2006, *L. Guzmán-Dávalos*
10019 (IBUG!). Municipality of Totutla, El Mirador, 1000 m, 19°11'58'' N, 96°58'51'' W,
 23 March 1972, *F. Ventura 5446* (ENCB!); Municipality of Uxpanapa, S from N° 2
 settlement X- 66 trail in the Uxpanapa region, 90 m, 17°13'54'' N, 94°37'30'' W, 19 July
 1976, *G. Guzmán 15774* (ENCB!); La Laguna towards the Uxpanapa camp, 105 m,

17°15'51'' N, 94°32'47'' W, 15 July 1976, *G. Guzmán 15821* (ENCB!); 2 km SW of Jilotepec, highway Xalapa to Naolinco, 2830 m, 19°36'07'' N, 96°57'26'' W, 16 October 1983, *G. Guzmán 24164* (XAL!); between Orizaba and Fortín, 1000 m, 18°53'15'' N, 97°2'20'' W, 7 July 1972, *G. Guzmán 10117* (ENCB!). Yucatán: Municipality of Mérida, Zona Arqueológica de Dzibilchaltún, 8 m, 21°5'29'' N, 89°35'45'' W, 18 November 1981, *G. Guzmán 21214* (ENCB!).

Habit, habitat, and distribution:—Gregarious to fasciculate, on decaying wood, in *Quercus* forests, deciduous forests with *Liquidambar*, high-elevation evergreen forests, deciduous lowland forests, cloud forests, and coffee or cocoa plantations, at elevations from sea level to 2800 m, from February to November. Collected in Mexico in the states of Campeche, Chiapas, Jalisco, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Tabasco, Veracruz, and Yucatán.

Remarks:—Lowy (1971) described basidiospores of 12–15 × 5–6 µm; in the examined material some spores were up to 2 µm longer. *Dacryopinax elegans* is usually found in tropical zones; however, it may be present at higher elevations, such as cloud forests, which are typically present in humid and temperate regions (Luna-Vega *et al.* 2007). This species has also been recorded in the states of Guerrero, Michoacán, Quintana Roo, and State of Mexico (Castro-Santiuste *et al.* 2017).

Dacryopinax lowyi S. Sierra & Cifuentes (2005: 244). Figs. 1b and 3

Basidiome up to 35 mm long, pileate-stipitate, gelatinous-cartilaginous, reddish gold (6C7) when young, with grayish orange tones (6B4), apricot (5B6), raw sienna (6D7), to brick red (7D6) when mature; with age becoming brownish orange (7C5). Pileus 2–35 mm in diameter, spathulate to cupulate, mature specimens with lobulate margin; sterile side velutinous under magnifying lens. Stipe 2–25 × 3–10 mm, cylindrical, eccentric, velutinous

under magnifying lens. Hymenium unilateral on the internal side of the cup, smooth, occasionally papillate.

Basidiospores $13\text{--}17 \times 5.6\text{--}7.5 \mu\text{m}$, $Q = 2.2\text{--}2.7$, ellipsoid to oblong or obovoid, some lacrymoid or phaseoliform, aseptate to transversally triseptate, with thin septum, hyaline to yellowish, guttulate, smooth, thin-walled; germination by conidia of $2\text{--}3 \times 1.4\text{--}2 \mu\text{m}$, subglobose. Probasidia $53\text{--}77$ (≈ 82.5) $\times 2.5\text{--}4.5 \mu\text{m}$, cylindrical, hyaline to yellowish, guttulate. Metabasidia $58\text{--}76$ (≈ 84) $\times 3\text{--}5 \mu\text{m}$, cylindrical, hyaline, guttulate; sterigmata $19\text{--}35 \times 2\text{--}4.5 \mu\text{m}$, cylindrical, with attenuate apex, becoming bifurcate, hyaline, guttulate.

Elements from the sub-abhymenium (bulbous hyphae) $25\text{--}42 \times 15\text{--}25 \mu\text{m}$, globose to subglobose forming chains, hyaline to yellowish, thick-walled, purple in phloxine.

Marginal hyphae (hairs) from abhymenium and stipe up to $100 \times 6 \mu\text{m}$, cylindrical, thick-walled; content purple in phloxine.

Specimens examined:—MEXICO. Mexico City: Delegation Milpa Alta, 4.5 km NW of Tlaloc volcano, 3156 m, $19^{\circ}07'22''$ N, $99^{\circ}03'31''$ W, 26 August 2015, *S. Castro-Santiuste* 295 (FCME 27543!); highest elevation of El Tulmiac, $19^{\circ}08'11''$ N, $99^{\circ}06'58''$ W, 19 June 2015, *A. Gutiérrez-Sánchez* 122 (FCME 27544!); El Tulmiac, $19^{\circ}07'44''$ N, $99^{\circ}07'02''$ W, 8 August 2013, *D. Guzmán-Ramírez* 9–10 (FCME 27546!–27617!); Manitas Pintadas, $19^{\circ}08'45''$ N, $99^{\circ}04'59''$ W, 9 September 2015, *A. Gutiérrez-Sánchez* 109 (FCME 27545!); 2 km NW of Ocusacayo volcano, $19^{\circ}09'16''$ N, $99^{\circ}04'49''$ W, 19 September 2008, *S. Sierra* 2008–33 (FCME 27547!); Atlimeya, slopes of Tlaloc volcano, $16^{\circ}06'58''$ N, $99^{\circ}03'18''$ W, 14 August 2009, *S. Sierra* 2009–8 (FCME 27548!); 6 September 2012, *S. Sierra* 2012–16 (FCME 27549!); Delegation Tlalpan, km 32 highway Mexico City-Cuernavaca, near the Morelos state limit, 2900 m, $19^{\circ}11'18''$ N, $99^{\circ}9'52''$ W, 21 July 1968, *G. Guzmán* 6753 (ENCB!); Mezontepec, San Miguel Ajusco, $19^{\circ}09'59''$ N,

99°16'03'' W, 28 September 2016, *A. Gutiérrez-Sánchez* 232 (FCME 27550!). State of Mexico: Municipality of Amanalco de Becerra, km 39 highway Toluca-Amanalco-Valle de Bravo, settlement of Agua Bendita, 2750 m, 19°15'50'' N, 99°56'25'' W, 7 June 1990, *S. Sierra* 14 (FCME 3184!). Municipality of Amecameca, km 14 highway Amecameca-Tlamacas, near Barranca de Ameyalco, 19°04'00'' N, 98°41'23'' W, 15 July 1993, *S. Sierra* 165 (FCME 20406!); Municipality of Ixtapaluca, Zoquiapan Station, 19°17'18'' N, 98°41'08'' W, 26 September 2015, *A. Gutiérrez-Sánchez* 100 & 107 (FCME 27551, 27618!); 24 September 2016, *S. Sierra* 16–63 (FCME 27552!); Municipality of Jalatlaco, km 11 highway Jalatlaco-Ajusco, 19°11'21'' N, 99°20'28'' W, 3 August 1988, *L. Pérez-Ramírez* 901 (FCME 4562!); Municipality of Ocuilan, Lagunas de Zempoala, 3 km W of Sta. Martha, 3100 m, 19°3'45'' N, 99°23'50'' W, 18 September 1977, *C. Flores* s/n (ENCB!); Laguna Quila, 2490 m, 19°2'54'' N, 99°19'3'' W, 26 September 1996, *S. Sierra* 625 (FCME 20407!); Municipality of Salazar, Cerro Cabezas, 3100 m, 19°18'10'' N, 99°21'4'' W, 9 September 1962, *M. Ruiz-Oronoz* s/n (LSUM!); Municipality of Temascaltepec, km 54 highway Toluca-Temascaltepec, deviation towards El Polvorín, 2200 m, 19°5'43'' N, 99°58'26'' W, 23 July 1988, *A. Pompa-González* 44 (FCME 14317!); highway Toluca-Temascaltepec, deviation towards La Peñuela, 3000 m, 19°10'34'' N, 99°51'3'' W, 23 July 1982, *G. Guzmán* 21680 (ENCB!). Michoacán: Municipality of Angangueo, behind the station of the Reserva Especial de la Biósfera Mariposa Monarca, 18°39'46'' N, 100°16'03'' W, 21 July 2000, *S. Sierra* 773 (holotype, FCME 17489!); Llano de Las Papas, 19°34'37'' N, 100°15'53'' W, 15 July 1999, *S. Sierra* 725 & 728 (FCME! 17025, 17020!); 4 August 1999, *S. Sierra* 733 (FCME 17014!); Llano Villalobos, 19°40'10'' N, 100°16'24'' W, 12 September 1998, *E. Pellicer-González* 81 (FCME 15079!); 26 September 1998, *S. Sierra* 698 (FCME 15030!); Municipality of

Ciudad Hidalgo, km 186 highway Toluca-Morelia, 19°45'38'' N, 100°47'40'' W, 29 July 1983, *E. Paez Aguirre s/n* (FCME 11569!); Municipality of Zinapécuaro, Zona de Protección Forestal Los Azufres, Laguna Larga, 19°47'60'' N, 100°41'08'' W, 3 July 1987, *C. Núñez-Mariel s/n* (FCME 13863!). Morelos: Municipality of Huitzilac, Parque Nacional Lagunas de Zempoala, near the Ojotongo lagoon, 3000 m, 19°3'9'' N, 99°18'41'' W, 28 June 1967, *G. Guzmán 5728* (ENCB!); Tres Marías, at the edge of the highway, in a small cedar forest, 2750 m, 19°2'36'' N, 99°14'5'' W, 7 August 1968, *G. Guzmán 6901* (ENCB!). Tlaxcala: Municipality of Tlaxco, Parque Recreativo El Rodeo, cerro El Peñón, 2800 m, 19°39'56'' N, 98°12'44'' W, 14 August 1992, *S. Sierra 96* (FCME 4847!).

Habit, habitat, and distribution:—Gregarious to fasciculate, on decaying wood, in *Abies*, *Abies-Pinus*, and *Cedrus* forests, at an elevation higher than 3000 m, from July to September. Known from Mexico City, Michoacán, Morelos, State of Mexico, and Tlaxcala.

Remarks:—This species shares the presence of vesicles in the sub-abhymenium with *D. primogenitus* and *D. yungensis*, differing in the size of the basidiospores (*D. primogenitus* 8.5–10 × 3–3.5 μm, *D. yungensis* 10–13 × 5–6 μm) and the length of basidia (23–49 μm in *D. primogenitus*; 28–46 μm in *D. yungensis*). The last two species mentioned have been collected in angiosperm forests (Lowy 1961, Pérez-Silva & Esqueda-Valle 1992; McLaughlin *et al.* 2016), whereas *D. lowyi* has only been reported in coniferous forests (*Abies*, *Pinus*, and *Juniperus*) (Sierra & Cifuentes 2005). This latter species presents a limited distribution within Mexico, commonly found only in the Trans-Mexican Volcanic Belt, which is an area of great complexity, both environmentally as well as in its origins, containing over 30 different types of climate, and predominantly conifer forests (Espinosa & Ocegueda 2007).

Dacryopinax martinii Lowy (1971: 127). Figs. 1c and 4

Basidiome up to 20 mm long, pileate, stipitate to substipitate, gelatinous-subcartilaginous, light to intense salmon pink when fresh, turning yellowish orange on drying, lighter at the tip. Pileus up to 10 mm wide, spatulate to flabelliform, with wavy margin in mature specimens, glabrous. Stipe $15 \times 3\text{--}4$ mm, in some cases substipitate, glabrous, yellowish red. Hymenium unilateral, smooth or with small undulations.

Basidiospores $9\text{--}11$ ($\text{--}12$) $\times 4\text{--}5$ μm , $Q = 1.8\text{--}3.0$, curved-cylindrical to elongated, aseptate or uniseptate, with thin septum, yellowish, smooth, thin-walled; germination by germ tube. Probasidia $34\text{--}47 \times 4\text{--}5$ μm , cylindrical. Metabasidia $37\text{--}45$ ($\text{--}47$) $\times 4\text{--}5$ μm , narrowly claviform, becoming bifurcate, aseptate, hyaline; sterigmata $9\text{--}13 \times 3\text{--}4$ μm , cylindrical, hyaline, guttulate. Context hyphae up to 3 μm wide, some wider near the septa, known as bulbous septa.

Specimens examined:—MEXICO. Jalisco: Municipality of Talpa de Allende, W of the Cumbre de los Arrastrados, Ojo de Agua del Cuervo, 1750 m, $20^{\circ}13'1''$ N, $104^{\circ}45'22''$ W, 1 October 2005, *L. Guzmán-Dávalos* 9855 (IBUG!), *M.G. Torres-Torres* 682 (IBUG!).

Habit, habitat, and distribution:—Caespitose, on decaying wood, in cloud forest (*Abies*, *Acer*, *Podocarpus*), 1750 m elevation. Until now, only known from Jalisco state.

Remarks:—Lowy (1971) reported basidiospores of (8--) $9\text{--}12 \times 4.5\text{--}5.5$ μm , subcylindrical to subovoid, with one septum, and germination via a germ tube, and hyphae with bulbous septa, all of which concurred with the characters of the examined specimens. It was originally described from a specimen from Colombia (Anchicayá), in high tropical forests; it was also found in Brazil (Paraná) in tropical vegetation. This represents a new record for Mexico in cloud forest.

Dacryopinax spathularia (Schwein.) G.W. Martin (1948: 116) Figs. 1d and 5

Basidiome 5–30 mm long, pileate-stipitate, gelatinous-cartilaginous, yellowish orange, golden yellow (5B7), light orange (5A3) to dark orange (5A8), mature specimens darkening to brownish orange (6C6–6C8), with the base remaining whitish. Pileus up to 23 mm wide, cylindrical when young to spathulate-flabelliform or half infundibuliform when mature; margin lobulate in mature specimens; sterile side velutinous, with whitish hairs. Stipe 4–12 × 1–3 mm, cylindrical, eccentric, velutinous, with whitish hairs, more evident on the base. Hymenium unilateral, smooth or striate. Sterile areas of the basidiome with whitish marginal hyphae visible also without a magnifying lens.

Basidiospores 7–12 × 3–6.5 μm, Q = 1.8–2.3, oblong to subcylindrical, phaseoliform, aseptate to transversely uniseptate, with thin septum, hyaline to yellowish, smooth, guttulate; germination by conidia 3–6 × 3 μm, globose to ellipsoid, hyaline. Probasidia 22.5–27 × 3 μm, cylindrical to subclavate, hyaline, guttulate. Metabasidia 24–30 (–31.5) × 3–4.5 μm, becoming bifurcate; sterigmata 9–16.5 × 1.5–4.5 μm, cylindrical, attenuated at the apex, hyaline, guttulate. Marginal hyphae (hairs) of abhymenium and stipe bigger than 100 × 3–5 μm, cylindrical, flexuose, septate, hyaline to yellowish, very thick-walled, content dying with phloxine.

Specimens examined:—MEXICO. Campeche: Municipality of Escárcega, Campo Experimental Forestal El Tormento, 50 m, 18°36'37'' N, 90°46'03'' W, 24 October 1978, *E. Molar & M. Rodríguez* 9 (ENCB!); Municipality of Calakmul, Archeological Zone of Calakmul, 260 m, 18°06'35'' N, 89°48'17'' W, 2 November 2001, *S. Sierra* 991 (FCME 18815!). Municipality of Carmen, Ciudad del Carmen, Muelles Semarnat, 0 m, 18°39'17'' N, 91°50'37'' W, 4 November, *S. Sierra* 992 (FCME 18761!). Chihuahua: Municipality of

Urique, region of Barrancas del Cobre, NE of Cerocahui, Cerro del Gallego, 2000 m, 27°14'13'' N, 107°56'23'' W, 12 August 2008, *L. Guzmán-Dávalos 10392* (IBUG!); Barrancas del Cobre region, Divisadero Barrancas to Piedra Volada road, 2500 m, 27°13'29'' N, 108°0'59'' W, 13 August 2008, *L. Guzmán-Dávalos 10402* (IBUG!).

Durango: Municipality of SÚchil, La Michilía Biosphere Reserve, Piedra Herrada, 2500 m, 22°46'55'' N, 104°13'34'' W, 15 August 1984, *G. Rodríguez 3896* (IBUG!). Guanajuato: Municipality of Villagrán, Camino Viejo al Puerto, 22 September 1996, *Sierra 619* (FCME 27779!). Guerrero: Municipality of Chilpancingo, highway Atoyac-Filo de Caballo, deviation towards Edén, 8 July 1982, *J. Cifuentes 1220* (FCME 12217!); Rincón Viejo, near Chilpancingo, 17°18'09'' N, 99°29'10'' W, 23 September 1962, *H. Kruse s/n* (MEXU 3402!); Municipality of Chichihualco, km 4.5 between El Carrizal and Atoyac, 17°36'34'' N, 99°49'34'' W, 2 August 1980, *M. Muñoz Carreto* (FCME 10021!); Municipality of Mochitlán, El Rincón dam, 17°17'41'' N, 99°29'42'' W, 17 July 1982, *A. Silva* (FCME 11022!); Municipality of Tlapa, km 128 highway Chilpancingo-Tlapa, bridge before the junction with the road towards Zapotitlán, 17°34'47'' N, 98°57'21'' W, 10 July 1981, *A. Casas s/n* (FCME 1434!); Municipality of Tixtla de Guerrero, highway Chilpancingo-Chilapa, El Ahuejote, 17°34'42'' N, 99°16'20'' W, 11 July 1981, *A. Casas* (FCME 1439!); *R. Sierra* (FCME 1490!); Municipality of Zihuatanejo, Zihuatanejo beach, 17°37'44'' N, 101°32'44'' W, 3 August 1973, *E. Pérez-Silva* (MEXU 9202!). Jalisco: Municipality of Tequila, Tequila volcano, towards the microwave station, km 11, 2169 m, 20°29'9'' N, 103°31'4'' W, 31 August 2013, *S.J. Montes Lomelí 15* (IBUG!). Municipality of Zapopan, near Guadalajara, Baños La Primavera, 20°42'31'' N, 103°34'32'' W, July 1961, *G. Guzmán 2849* (ENCB!); Pinar de La Venta, S side of highway Guadalajara-Tepic, 20°42'54'' N, 103°31'40'' W, 15 August 1975, *G. Guzmán 12390* (ENCB!); Bosque

Pedagógico del Agua, 1700 m, 20°43'10'' N, 103°24'30'' W, 13 September 2014, *M.E. Pérez Vázquez 26* (IBUG!). Municipality of Zapotlán El Grande, road Ciudad Guzmán-San Andrés Ixtlán, El Corralito, 19°49'35'' N, 103°26'52'' W, 24 August 1974, *G. Guzmán 11937* (ENCB!); Municipality of La Huerta, Estación Biológica Chamela, 100 m, 19°30'0'' N, 105°3'0'' W, 18 October 2009, *S. Castro-Santiuste s/n* (FCME 27539!). Michoacán: Municipality of Charo, Parque Nacional Insurgente José Ma. Morelos, 19°39'49'' N, 101°00'14'' W, 9 September 1983, *A. García Aguayo s/n* (FCME 11531!). Municipality of Nuevo Parangaricutiro, San Juan Nuevo, 19°25'08'' N, 102°08'07'' W, 2 August 1980, *R. Sánchez 258* (ENCB!); deviation towards Angangueo, S hillside cerro La Pirámide, 19°31'04'' N, 100°22'49'' W, 28 July 1980, *J. Cifuentes 585* (FCME 1950!); Pontezuelas, km 219–220 highway Morelia-Toluca, 19°41'03'' N, 101°00'40'' W, 14 September 1980, *J. Cifuentes 964* (FCME 01419!); km 117 highway Zinapécuaro-Maravatío, 19°50'43'' N, 100°43'58'' W, 11 September 1983, *R.E. Santillán 433* (ENCB!); *R. Valenzuela 2520* (ENCB!). Morelos: Municipality of Cuautla, 18°48'49'' N, 98°57'54'' W, July 1966, *M. Fernández 110* (ENCB!); Municipality of Jiutepec, El Texcal, E of Tejalpa, 18°54'01'' N, 99°09'10'' W, 28 September 1980, *D. Portugal 243* (ENCB!). Municipality of Tepoztlán, highway Cuernavaca-Cuautla, 5 km W of Tepoztlán, 18°58'43'' N, 99°09'20'' W, 3 September 1967, *F. Hernández-Monter 15* (ENCB!); 7 July 1968, *E. Camacho 38* (ENCB!); *G. Guzmán 6685* (ENCB!); 16 August 1970, *G. Guzmán 8111* (ENCB!); Tepozteco, 19°00'02'' N, 99°06'06'' W, 20 September 1962, *E. Pérez* (MEXU 1079!); old highway Mexico City-Cuautla, 3 km S of Amador Salazar, Cañón de Lobos, 18°51'40'' N, 99°07'06'' W, 12 September 1973, *G. Guzmán 11424* (ENCB!); 3 km N of Santa Catarina Tlalmantli, 19°00'02'' N, 98°08'30'' W, 7 November 1984, *D. Portugal 924* (ENCB!).

Nayarit: Municipality of Tepic, cerro San Juan, La Noria, 21°29'05'' N, 104°59'25'' W, 30

August 1991, *S. Sierra 35* (FCME 4069!); La Capilla, 21°28'05'' N, 105°00'23'' W, 29
 August 1991, *J. Rodríguez Castañeda & L. Pérez-Ramírez 1467* (FCME 3903!); km 28.5
 highway Tepic-Mazatlán near the junction with the road towards Junatán and Limón,
 21°38'27'' N, 105°01'17'' W, 6 September 1983, *G. Rodríguez 2698* (ENCB!). Oaxaca:
 Municipality of Huautla de Jiménez, San Agustín, near Huautla de Jiménez, 18°07'37'' N,
 96°50'22'' W, 10 July 1969, *B. Gómez-Lepe & T. Herrera* (MEXU 7348!); Municipality of
 Salina Cruz, 16°10'35'' N, 95°11'32'' W, 22 September 1960, *E.M. Frías* (ENCB!;
 MEXU 1679!); highway Tuxtepec-Ixtlán de Juárez, between La Esperanza and Llano de las
 Flores, 17°35'32'' N, 96°23'48'' W, 4 August 1976, *G. Betancourt 63 & 66* (ENCB!);
 highway to Chiltepec, near Valle Nacional, 17°45'33'' N, 96°18'52'' W, 26 September
 1980, *G. Guzmán 19016* (ENCB!); highway Tuxtepec-Oaxaca, Vista Hermosa, 17°37'54''
 N, 96°20'32'' W, 26 September 1980, *R. Suárez 9* (ENCB!). Puebla: Municipality of
 Zacapoaxtla, rancho San Gabriel, 1928 m, 19°53'58'' N, 97°32'03'' W, 3 September 2016,
S. Castro-Santiuste s/n (FCME 27553!). Querétaro: Municipality of Pinal de Amoles, La
 Cuesta, 3 km S of Escalerilla, 21°11'25'' N, 99°33'28'' W, 15 July 1983, *G. Rodríguez*
1974 (ENCB!). Quintana Roo: Municipality of Benito Juárez, crocodile hatchery "Croco
 Cun", 16 m, 20°52'56'' N, 86°53'13'' W, 31 December 1993, *L. Guzmán-Dávalos 5820*
 (IBUG!). Veracruz: Municipality of Atzalán, La Calavera, 19°47'07'' N, 97°13'35'' W, 28
 April 1978, *F. Ventura 15236* (ENCB!); Municipality of San Andrés Tuxtla, Balzapote,
 18°36'56'' N, 95°04'21'' W, 17 November 1979, *J. Cifuentes 332* (FCME 1951!); San
 Martín Volcano, Los Tuxtlas zone, E slope of Cerro Vaxin, 18°34'28'' N, 95°12'31'' W,
 11 July 1972, *G. Guzmán 10343* (ENCB!); road from Catemaco to Montepío, Balzapote,
 18°36'56'' N, 95°04'21'' W, 1 November 1982, *G. Rodríguez 1186* (ENCB!) & *1239*
 (ENCB!, XAL!). Municipality of Catemaco, Limaxtla, 18°27'16'' N, 95°02'01'' W, 12

July 1964, *T. Herrera s/n* (MEXU 1863!); highway Catemaco-Las Margaritas, 3 km ahead of Coyama, Tebanca, 18°25'51'' N, 95°00'31'' W, 2 November 1982, *S. Chacón 868* (ENCB!); *R. Valenzuela 955* (ENCB!); Municipality of Uxpanapa, Uxpanapa region, S of settlement 2, X-66 trail, 17°13'54'' N, 94°37'30'' W, 14 July 1976, *A. López 660* (ENCB!); 14 July 1976, *J. Pérez 39* (ENCB!); near the camp Hermanos Cedillo, 17°15'46'' N, 94°36'42'' W, 13 July 1976, *G. Guzmán 15741* (ENCB!); SE from camp Hermanos Cedillo, SW of the 104 trail, 17°13'48'' N, 94°35'20'' W, 17 March 1976, *G. Guzmán 15567* (ENCB!); E from camp Hermanos Cedillo, NE zone, trail 86, 17°15'26'' N, 94°34'38'' W, 18 March 1976, *G. Guzmán 15583* (ENCB!); highway between Orizaba and Fortín, 18°53'15'' N, 97°2'20'' W, 8 July 1972, *G. Guzmán 10134 & 10138* (ENCB!); 3 km N of Jaltipán, 17°59'48'' N, 94°41'53'' W, 8 September 1976, *J. Pérez 400* (ENCB!).

Zacatecas: Municipality of Tlaltenango, sierra de Morones, Los Fresnos, 2622 m, 21°42'20'' N, 103°10'09'' W, 21 September 2016, *J. Briones 6* (IBUG!); Sierra de Morones, 2037 m, 21°43'41'' N, 103°12'44'' W, 22 October 2017, *J. Briones 8* (IBUG!).

Municipality of Monte Escobedo, Río Bolaños, 1360 m, 22°07'23.8'' N, 103°32'36.4'' W, 15 September 2014, *M. Haro s/n* (Mycological Collection of the Universidad Autónoma de Zacatecas).

Habit, habitat, and distribution:—Gregarious to fasciculate, on decaying wood; in oak, oak-pine, cloud, tropical deciduous, and evergreen tropical forests, and in disturbed areas, such as meadows or coffee plantations, ranging from sea level to 2600 m, from March to November. This species has been collected and recorded from Campeche, Chiapas, Chihuahua, Guerrero, Jalisco, Mexico City, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Quintana Roo, Sonora, State of Mexico, Tamaulipas, and

Veracruz (Castro-Santiuste *et al.* 2017). We present a new record for the states of Durango, Guanajuato, and Zacatecas.

Remarks:—In the majority of the studied specimens, the macroscopic morphology is very similar, usually spatulate to flabelliform. The microscopic revision ascertains that all specimens belong to the same species, since they fit the descriptions of Martin (1952), McNabb (1965b), Lowy (1971), and Courtecuisse and Lowy (1990). Lowy (1971) mentioned morphological variations due to the place of provenance of each specimen; in tropical climate zones they are usually spatulate, whereas in temperate climate zones they tend to be cylindrical-ramified. This species presents a wide distribution throughout the American continent (Alvarenga & Xavier-Santos 2017; Lowy 1959; Mycoportal 2019). McNabb (1965b) makes a reference to its unusual geographic distribution, with a broad distribution in both hemispheres, but it never has been found in Europe.

Discussion

The class Dacrymycetes constitutes a monophyletic clade, although some genera (i.e., *Calocera*, *Dacrymyces* Nees (1816: 89), and *Dacryopinax*) are polyphyletic, as Shirouzu *et al.* (2013, 2017) suggested earlier. The species of these three genera are scattered throughout the phylogeny (Shirouzu *et al.* 2009, 2013, McLaughlin *et al.* 2016).

Dacryopinax is morphologically defined by the presence of thick-walled marginal hyphae in the stipe and in the sterile parts of the pileus, and with a unilateral hymenium (McNabb 1965b). *Calocera* presents an amphigenous hymenium and cylindrical basidiomes (McNabb 1965a), characteristics that separate it from *Dacryopinax*.

In our phylogenetic analysis, *D. martinii* and *D. primogenitus* were closely related species (PP=1, BS=100), to the point that they could be a single species; this issue requires formal study. Both species have generally a flabelliform basidiome but they differ in color: *D. martinii* has salmon tones and *D. primogenitus* orange-reddish tones. The size of the basidiospores also differs, slightly larger in *D. martinii*. Both species are related to *D. indacocheae*; the three species share similar basidiome morphology but differ in color.

Dacryopinax lowyi was related to *Dacrymyces novae-zelandiae* McNabb (1973: 493), *D. san-augustinii* Kobayashi (1939: 122), and *D. variisporus* McNabb (1873: 504) with pulvinate and sessile basidiomes (Shirouzu et al. 2009). These four species form a highly supported clade (PP=1, BS=100). The basidiome morphology did not support the molecular relationship obtained in this study. The placement of *Dacryopinax lowyi*, *D. elegans* and *D. sphenocarpa* within different *Dacrymyces* clades, are examples of the polyphyletic nature of the genera of *Dacrymycetaceae*.

Currently, in Mexico, only four species of the 15 considered by Kirk *et al.* (2008) worldwide are present, suggesting that species diversity in this genus is low in this country, or that the collecting efforts have not been enough so far. On the other hand, *Dacryopinax* has a relatively small number of species, in comparison to other closely related genera, such as *Dacrymyces* (Shirouzu *et al.* 2013) with 115 known species (Index Fungorum, 2018). It is probable that the collecting expeditions were not done in the whole season when these basidiomes usually develop. In this study, the sampling was based on specimens collected throughout the rainy season (June–October), with exception of some specimens collected from November to May, in the dry season. The presence of specimens from this genus in Mexico's dry season could indicate that species of *Dacryopinax* may be found throughout

the year in some vegetation types, such as the cloud forest, thus the search effort for basidiomes of species belonging to this genus must increase.

The geographical distribution of this genus in Mexico showed a great heterogeneity of habitats in which the species of *Dacryopinax* can develop. Collecting efforts have been undertaken in temperate and tropical forests. There were collections from cloud forests as well, which from a physiognomic point of view are very heterogeneous because they include forests of low, medium, and high stature, with both evergreens, as well as deciduous trees (Rzedowski 1996). These cloud forests must be explored with a higher frequency before the anthropogenic influences modify their biodiversity even further (Luna-Vega *et al.* 1999; Hu & Riveros-Iregui 2016).

Acknowledgments

Else Vellinga and two anonymous reviewers made useful and valuable suggestions to our manuscript. To the curators and personnel of the consulted herbaria: Elvira Aguirre, Florencia Ramírez-Guillén, Gastón Guzmán†, Lilia Pérez-Ramírez, Mark Mayfield, Meredith Blackwell, Patrocinio del Pilar Miranda Delgado, and Ricardo Valenzuela. To Daniela Lara and Julieta Briones for providing specimens. Julio César Ramírez drew the maps. The images from the scanning electron microscope were taken by Silvia Espinosa Matías in the Laboratorio de Microscopía Electrónica de Barrido from the Facultad de Ciencias, UNAM. This project was financed by PAPIIT-DGAPA IV201015, CONACyT 2015–01–207, and CONACyT 413867. The first author acknowledges the Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM for the scholarship awarded.

References

- Alvarenga, R.L., & Xavier-Santos, S. (2017) New records of Dacrymycetes (Fungi: Basidiomycota) from the Cerrado Biome (Brazilian Savanna) and Midwest Region, Brazil. *Check List* 13: 335–342. [https://doi: 10.15560/13.4.335](https://doi.org/10.15560/13.4.335)
- Berkeley, M.J. & Curtis, M.A. (1849) Decades of fungi. Decades XXIII-XXIV. North and South Carolina Fungi. *Hooker's Journal of Botany and Kew Garden Miscellany* 1: 234–239.
- Berkeley, M.J. (1873) Notices of North American fungi. *Grevillea* 2: 3–7.
- Bozzola, J.J. & Russell, L.D. (1999) *Electron microscopy. Principles and techniques for biologists*. Jones & Bartlett Publishers, Sudbury, Massachusetts, 670 pp.
- Bouckaert, R., Heled, J., Kühnert, D., Vaughan, T., Wu, W., Wu, C.H., Xie, D., Suchard, M.A., Rambaut, A. & Drummond, A.J. (2014) BEAST 2: a software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS Computational Biology* 10: e1003537. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1003537>
- Castro-Santiuste, S., Sierra, S., Guzmán-Dávalos, L. & Luna-Vega, I. (2017) A review of the taxonomy and species diversity in Dacrymycetes (Fungi, Basidiomycota) in Mexico. *Nova Hedwigia* 105: 365–384. https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2017/0417
- Cifuentes, J., Villegas, M. & Pérez-Ramírez, L. (1986) Hongos. In: Lot, A. & Chiang, F. (Eds.) *Manual de Herbario*. Consejo Nacional de la Flora de México, A.C., Mexico City, pp. 55–64.

- Courtecuisse, R. & Lowy, B. (1990) Elements for a mycological inventory of the vicinity of "Saut Pararé" (Arataye River) and "Nouragues Inselberg" (French Guiana) III. Heterobasidiomycetidae. *Mycotaxon* 39: 329–344.
- Darriba, D., Taboada, G. L., Doallo, R., & Posada, D. (2012) jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9: 772.
<https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>
- Donk, M.A. (1941) Nomina generica conservanda and confusa for Basidiomycetes (Fungi). *Bulletin of the Botanic Gardens Buitenzorg* 3: 155–197.
- Doweld, A. (2001) *Prosyllabus tracheophytorum, tentamen systematis plantarum vascularium (Tracheophyta)*. Geos, Moscow, 114 pp.
<https://doi.org/10.2307/4135533>
- Espinosa, D. & Ocegueda, S. (2007) Introducción. In: Luna-Vega, I., Morrone, J.J. & Espinosa, D. (Eds.) *Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana*. Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, pp. 113–178.
<https://doi.org/10.20937/atm.2016.29.03.01>
- Fries, E.M. (1821) *Systema Mycologicum: Sistens Fungorum Ordines, Genera et Species, Huc Usque Cognitas, Quas ad Normam Methodi Naturalis Determinavit*, Vol. 1. Lund. <http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.5378>
- Fries, E.M. (1825) *Systema Orbis Vegetabilis* 1: i–viii, 1–374.
- Fries, E.M. (1827) *Stirpes agri femsionensis* 5: p 67.
- Fries, E.M. (1828) *Elenchus Fungorum, sistens Commentarium in Systema Mycologicum* (Greifswald) 1: i, 1–238.

- GenBank (2013) Genetic sequence database. National Center for Biothechnology information. <http://www.ncbi.nih.gov/Genbank/index.html> (accessed February 2 2019).
- Hall, T.A. (1999) BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41: 95–98.
- Hu, J. & Riveros-Iregui, D.A. (2016) Life in the clouds: are tropical montane cloud forests responding to changes in climate? *Oecologia* 180: 1061–1073.
<https://doi.org/10.1007/s00442-015-3533-x>
- Index Fungorum Partnership (2018) Available from:
<http://www.indexfungorum.org/names/names.asp> (accessed February 2 2018).
- Kennedy, L.L. (1958) The genera of the Dacrymycetaceae. *Mycologia* 50: 874–895.
<https://doi.org/10.2307/3755911>
- Kirk, P.M., Cannon, P.F., David, J.C. & Stalpers, J.A. (eds) (2008) *Ainsworth and Bisby's dictionary of the Fungi*. CAB International, Wallingford. 771 pp.
<https://doi.org/10.1108/09504120910969104>
- Kobayasi, Y. (1939) On the Dacrymyces-group (Fungorum ordinis Tremellalium studia monographica IV). *Science Reports of the Tokyo Bunrika Daigaku*, Sect. B 4: 105-128.
- Kozlov, A., Darriba, D., Flouri, T., Morel, B. & Stamatakis, A. (2018) RAxML-NG: a fast, scalable, and user-friendly tool for maximum likelihood phylogenetic inference. *bioRxiv* 447110. <https://doi.org/10.1101/447110>
- Lloyd, C.G. (1922) Mycological Notes 66. *Mycological Writings* 7: 1137-1168.

- Lowy, B. (1959)[1961] New or noteworthy Tremellales from Bolivia. *Mycologia* 51: 840–850. <https://doi.org/10.2307/3755834>
- Lowy, B. (1965) Estudio sobre algunos Tremellales de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 29: 19–33. <https://doi.org/10.17129/botsci.1086>
- Lowy, B. (1971) Tremellales. *Flora Neotropica, Monograph no. 6*. Hafner, New York, 153 pp.
- Lowy, B. (1980) Tremellales. *Flora Neotropica, Monograph no. 6 (Supplement)*. The New York Botanical Garden, New York, 19 pp.
- Lowy, B. (1981) A new species in *Dacryopinax* from Brazil. *Mycotaxon* 13: 428–430.
- Lowy, B. (1987) New Brazilian Heterobasidiomycetes. *Mycotaxon* 29: 11–19.
- Luna-Vega, I., Alcántara, O., Espinosa, D. & Morrone, J. J. (1999). Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemicity to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography* 26: 1299-1305.
- Luna-Vega, I., Alcántara, O., Contreras-Medina, R. & Ruiz-Jiménez, C.A. (2007) Composición y estructura del bosque mesófilo de montaña de Ocuilan, estado de México-Morelos. *In*: Luna-Vega, I., Morrone, J.J. & Espinosa, D. (Eds.). *Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana*. Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, pp. 113–178.
<https://doi.org/10.24850/j-tyca-2018-01-01>
- Martin, G.W. (1948) New or noteworthy tropical fungi. IV. *Lloydia* 11: 111–122.
- Martin, G.W. (1952) *Revision of the North Central Tremellales*. J. Cramer, State University of Iowa, 122 pp.

- Martínez-González, C.R., Ramírez-Mendoza, R., Jiménez-Ramírez, J., Gallegos-Vázquez, C. & Luna-Vega, I. (2017). Improved method for genomic DNA extraction for *Opuntia* Mill. (Cactaceae). *Plant Methods* 13: 82.
<https://doi.org/10.1186/s13007-017-0234-y>
- McLaughlin, D.J., Healy, R.A., Kumar, T.K.A., McLaughlin, E.G., Shirouzu, T. & Binder, M. (2016) Cultural and cytological characterization of *Dacryopinax primogenitus*, a new species in the Dacrymycetes with a fully sequenced genome. *Mycologia* 108: 457–468. <https://doi.org/10.3852/15-229>
- McNabb, R.F.R. (1965a) Taxonomic studies in the Dacrymycetaceae. II. *Calocera* (Fries) Fries. *New Zealand Journal of Botany* 3: 31–58.
<https://doi.org/10.1080/0028825X.1965.10428712>
- McNabb, R.F.R. (1965b) Taxonomic studies in the Dacrymycetaceae. III. *Dacryopinax* Martin. *New Zealand Journal of Botany* 3: 59–72.
<https://doi.org/10.1080/0028825X.1965.10432062>
- McNabb, R.F.R. (1973) Taxonomic studies in the Dacrymycetaceae. VIII. *Dacrymyces* Nees ex Fries. *New Zealand Journal of Botany* 11: 461–524.
<https://doi.org/10.1080/0028825X.1973.10430296>
- Mendiola, G. & Guzmán, G. (1973) Las especies de Tremellales conocidas en México. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología* 7: 89–97.
- MyCoPortal. 2019. <http://mycoportal.org/portal/index.php> (Accessed on September 15 2019).
- Nannfeldt, J.A. (1947) *Sphaeronaema rufum* Fr., a misunderstood member of Dacrymycetaceae. *Svensk Botanisk Tidskrift* 41: 321–338.

- Nees Von Esenbeck, C.G.D. (1816) *Das System der Pilze and Schwämme*. Würzburg
2: 329 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.46990>
- Oberwinkler, F. (1993) Diversity and phylogenetic importance of tropical
Heterobasidiomycetes. *In*: Isaac, S., Frankland, J.C., Watling, R. & Whalley,
A.J.S. (Eds.) *Aspects of Tropical Mycology*. Cambridge University Press,
Cambridge, pp. 121–148.
- Oberwinkler, F. (2014) Dacrymycetes. *In*: McLaughlin, D.J. & Spatafora, J.W. (Eds.)
The Mycota VII. Systematics and Evolution, Part A. Springer-Verlag, Berlin,
pp. 357–372.
- Olive, L.S. (1958) Latin diagnoses of earlier described species of Tremellales.
Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society 74: 41.
- Pérez-Silva, E. & Esqueda-Valle, M. (1992) First records of jelly fungi
(Dacrymycetaceae, Auriculariaceae and Tremellaceae) from Sonora, Mexico.
Mycotaxon 44: 475–483.
- Persoon, C.H. (1794) Neuer Versuch einer systematischen Einteilung der Schwämme.
Neues Magazin für die Botanik 1: 63–128.
- Rambaut, A., Suchard, M.A., Xie, D. & Drummond, A. (2014) Tracer 1.6. URL:
<http://beast.bio.ed.ac.uk/tracer>
- Rambaut, A. & Drummond, A. (2016) TreeAnnotator v. 2.4.3. 2016. See
<http://beast.bio.ed.ac.uk/TreeAnnotator>
- Rzedowski, J. (1996) Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques
mesófilos de montaña de México. *Acta Botanica Mexicana* 35: 25–44.
<https://doi.org/10.21829/abm35.1996.955>

- Schweinitz, L.D. (1822) Synopsis fungorum Carolinae Superioris. *Schriften der Naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig* 1: 92.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.4047>
- Shirouzu, T., Hirose, D. & Tokumasu, S. (2007) Sequence analyses of the 28S rRNA gene D1/D2 region suggest *Dacrymyces* (Heterobasidiomycetes, Dacrymycetales) is polyphyletic. *Mycoscience* 48: 388–394.
<https://doi.org/10.1007/s10267-007-0378-0>
- Shirouzu, T., Hirose, D. & Tokumasu, S. (2009) Taxonomic study of the Japanese Dacrymycetes. *Persoonia* 23: 16–34.
<https://doi.org/10.3767/003158509X468443>
- Shirouzu, T., Hirose, D., Oberwinkler, F., Shimomura, N., Maekawa, N. & Tokumasu, S. (2013) Combined molecular and morphological data for improving phylogenetic hypothesis in Dacrymycetes. *Mycologia* 105: 1110–1125. <https://doi.org/10.3852/12-147>
- Shirouzu, T., Hosaka, K., Nam, K. O., Weir, B. S., Johnston, P. R., & Hosoya, T. (2017). Phylogenetic relationships of eight new Dacrymycetes collected from New Zealand. *Persoonia* 38: 156–169.
<https://doi.org/10.3767/003158517x695280>
- Sierra, S. & Cifuentes, J. (1993) Contribución al estudio taxonómico de los hongos tremeloides (Heterobasidiomycetes) de México. *Revista Mexicana de Micología* 9: 119–137.
- Sierra, S. & Cifuentes, J. (2005) A new species of *Dacryopinax* from Mexico. *Mycotaxon* 92: 243–250.

- Snell, W.H. & Dick, A. (1971). *A glossary of mycology*. Harvard University Press, Cambridge, 181 pp.
- Stamatakis, A. (2014). RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30: 1312–1313.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu033>
- Thiers, B. (continuously updated) (2016). *Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available from: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (Accessed: February 2 2018).
- Ulloa, M. & Hanlin, R. (2012). *Illustrated Dictionary of Mycology*, Second Edition, American Phytopathological Society, 784 pp.
- Ulloa, M. & Herrera, T. (1994). *Etimología e iconografía de géneros de hongos*. Serie: Cuadernos del Instituto de Biología, 21. Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, 300 pp.
<https://doi.org/10.22201/ib.9786073009072e.2018>
- Vellinga, E.C. (1988). Glossary. In: Bas, C., Kuyper, T.H.W., Noordeloos, M.E. & Vellinga, E.C. (Eds.) *Flora agaricina Neerlandica*. Vol I. Balkema, Rotterdam, 182 pp. [https://doi.org/10.1016/s0953-7562\(09\)80703-x](https://doi.org/10.1016/s0953-7562(09)80703-x)
- Vilgalys, R. & Hester, M. (1990). Rapid genetic identification and mapping of enzymatically amplified DNA from several *Cryptococcus* species. *Journal of Bacteriology* 172: 4238–4246. <https://doi.org/10.1128/jb.172.8.4238-4246.1990>
- Wanscher, J. & Kornerup, A. (1991) *Farver I Farver Bestemmelse af farver*. Politikens Forlag. 1st ed. København, 248 pp.

- Weiß, M. & Oberwinkler, F. (2001). Phylogenetic relationships in Auriculariales and related groups—hypotheses derived from nuclear ribosomal DNA sequences. *Mycological Research* 105: 403–415.
<https://doi.org/10.1017/S095375620100363X>
- Wells, K. (1994) Jelly fungi, then and now! *Mycologia* 86: 18–48.
<https://doi.org/10.2307/3760717>
- White, T.J., Bruns, T.D., Lee, S. & Taylor, J.W. (1990) Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenies. *In*: Innis, M.A., Gelfand, D.H., Sninsky, J.J. & White, T. (Eds.) *PCR Protocols: a guide to methods and applications*. Academic Press, San Diego, pp. 135–322.
<https://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-372180-8.50042-1>
- Zhang Z., Schwartz S., Wagner L. & Miller W. (2000). A greedy algorithm for aligning DNA sequences. *Journal of Computational Biology* 7: 203–214.
<https://doi.org/10.1089/10665p270050081478>

Figure and legends

FIGURE 1. Geographic records based on herbarium data of some species of *Dacryopinax* known in Mexico, black dots. **a** *D. elegans*, **b** *D. lowyi*, **c** *D. martinii*, and **d** *D. spathularia*.

FIGURE 2. *Dacryopinax elegans*. **a–b** Fresh basidiomes (a, photo by Sierra; b, photo by Ramírez-López). **c** Dried basidiomes (photo by Sierra). **d** Triseptate basidiospores (photo by Sierra). **e** Abhymenial marginal hyphae (photo by Sierra). **f** Immature basidiospore attached to the sterigma (SEM) (photo by Castro-Santiuste). **g** Triseptate basidiospores (SEM) (photo by Castro-Santiuste).

FIGURE 3. *Dacryopinax lowyi*. **a–e** Fresh basidiomes (photos by Sierra). **d** Velutinous stipe. **f** Aseptate, to triseptate basidiospores (photos by Sierra). **g** Zone of spherical cells at the base of the abhymenial marginal hyphae (photo by Sierra). **h** Uniseptate to triseptate basidiospores (SEM) (photos by Castro-Santiuste). **i** Conidia (SEM) (photo by Castro-Santiuste).

FIGURE 4. *Dacryopinax martinii*. **a–b** Fresh basidiomes (a, photo by Fanti; b, photo by Guzmán-Dávalos). **c** Dried basidiomes (photo by Sierra). **d** Rehydrated basidiomes (photo by Sierra). **e** Aseptate to uniseptate basidiospores (photos by Sierra). **f** Bulbous septa (photos by Sierra). **g** Aseptate basidiospores (SEM) (photo by Castro-Santiuste). **h** Uniseptate basidiospore (SEM) (photo by Castro-Santiuste). **i** Uniseptate basidiospore with two germ tubes (gt) (SEM) (photo by Castro-Santiuste).

FIGURE 5. *Dacryopinax spathularia*. **a–b** Fresh basidiomes (photos by Castro-Santiuste). **c** Aseptate to uniseptate basidiospores (photos by Sierra). **d** Abhymenial marginal hyphae (SEM) (photo by Castro-Santiuste). **e–g** Uniseptate basidiospores (SEM) (photos by Castro-Santiuste).

FIGURE 6. Maximum likelihood (ML) best tree based on the concatenated LSU+ ITS1–5.8S–ITS2 regions of the Dacrymycetales included in Shirouzu *et al.* (2017) (TreeBASE ID: S19007), with newly included American *Dacryopinax* specimens (shown in boldface). Support values Bayesian Posterior Probabilities (>0.90)/ ML bootstrap (>70%) are shown above the branches.

TABLE 1. Specimens of *Dacryopinax* sequenced and/or used in the phylogenetic analyses, vouchers and GenBank accession numbers.

| Species | Voucher | Country | GenBank accession | | Source |
|---------------------------------|------------|------------|-------------------|------------|-------------------------|
| | | | ITS | LSU | |
| <i>Dacryopinax lowyi</i> | FCME 27549 | Mexico | MN733713 | MN733724 | This study |
| <i>Dacryopinax lowyi</i> | FCME 27544 | Mexico | MN733714 | MN733725 | This study |
| <i>Dacryopinax lowyi</i> | FCME 27618 | Mexico | MN733712 | MN733723 | This study |
| <i>Dacryopinax martinii</i> | IBUG 682 | Mexico | MN733715 | MN733726 | This study |
| <i>Dacryopinax martinii</i> | IBUG 9855 | Mexico | MN733716 | MN733727 | This study |
| <i>Dacryopinax spathularia</i> | FCME 27779 | Mexico | MN733709 | MN733720 | This study |
| <i>Dacryopinax spathularia</i> | FCME 27539 | Mexico | MN733711 | MN733722 | This study |
| <i>Dacryopinax spathularia</i> | FCME 27553 | Mexico | MN733710 | MN733721 | This study |
| <i>Dacryopinax primogenitus</i> | MIN862738 | Costa Rica | KT251038.1 | KT251039.1 | McLaughlin et al., 2016 |

FIGURE 1

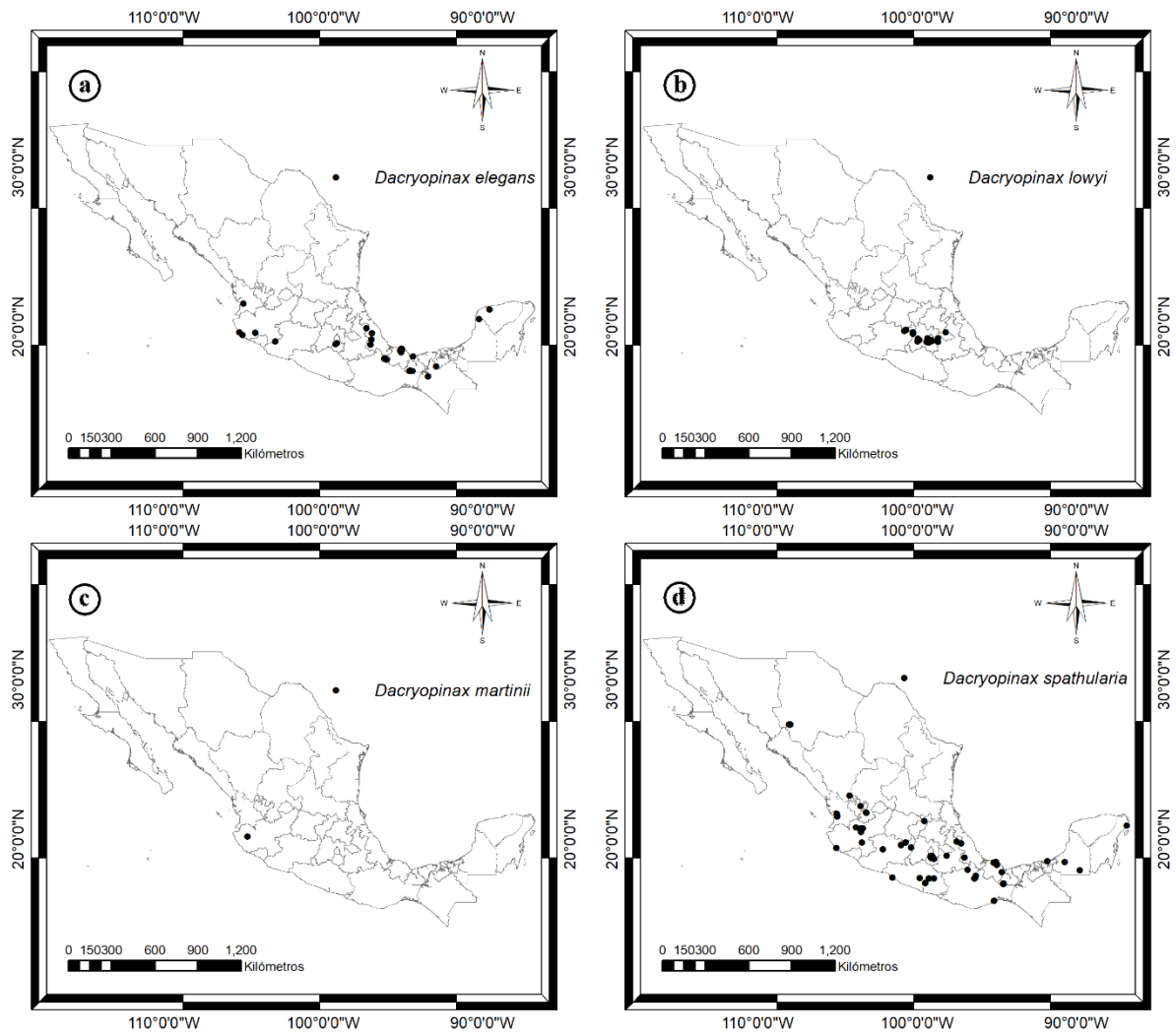


FIGURE 2

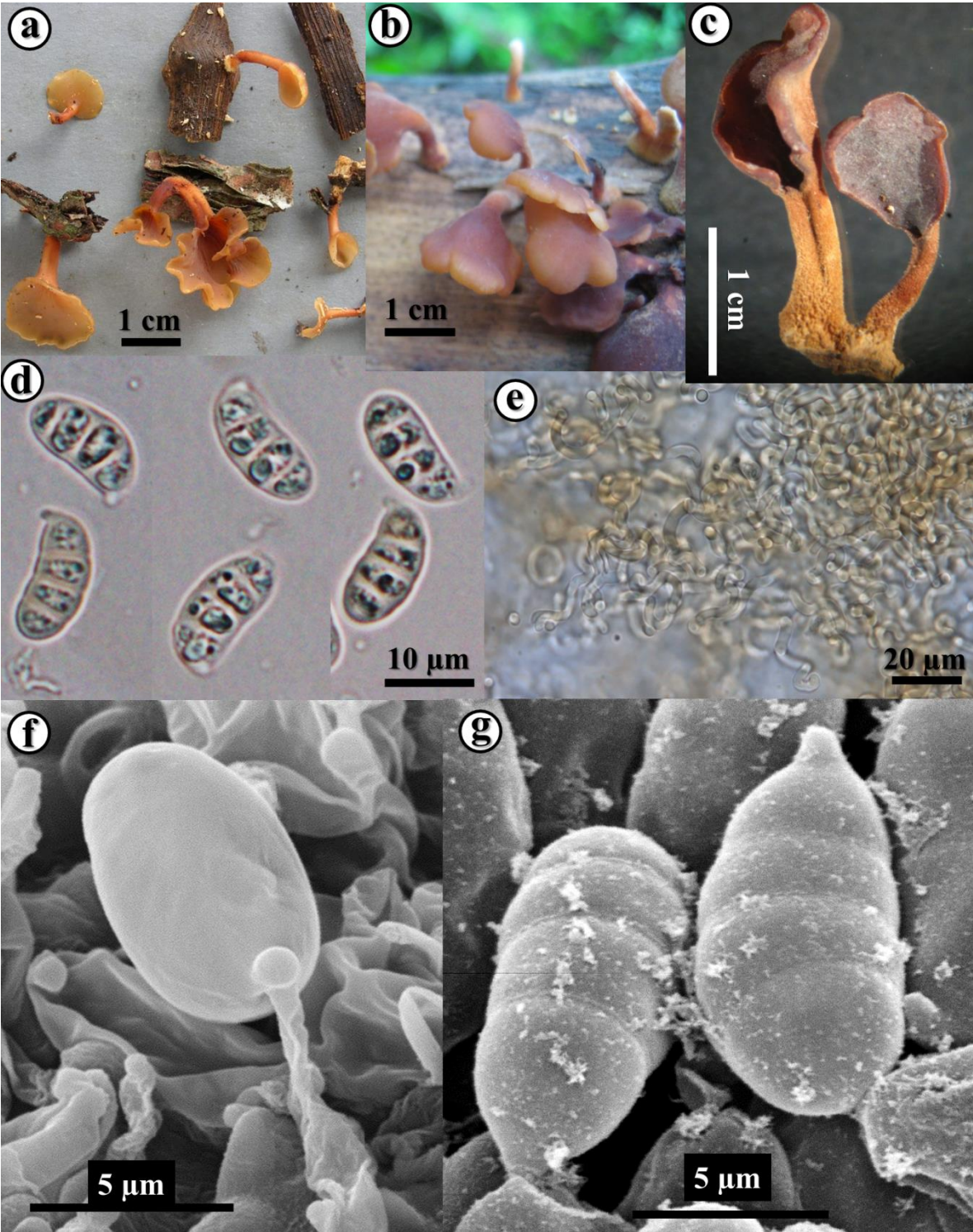


FIGURE 3

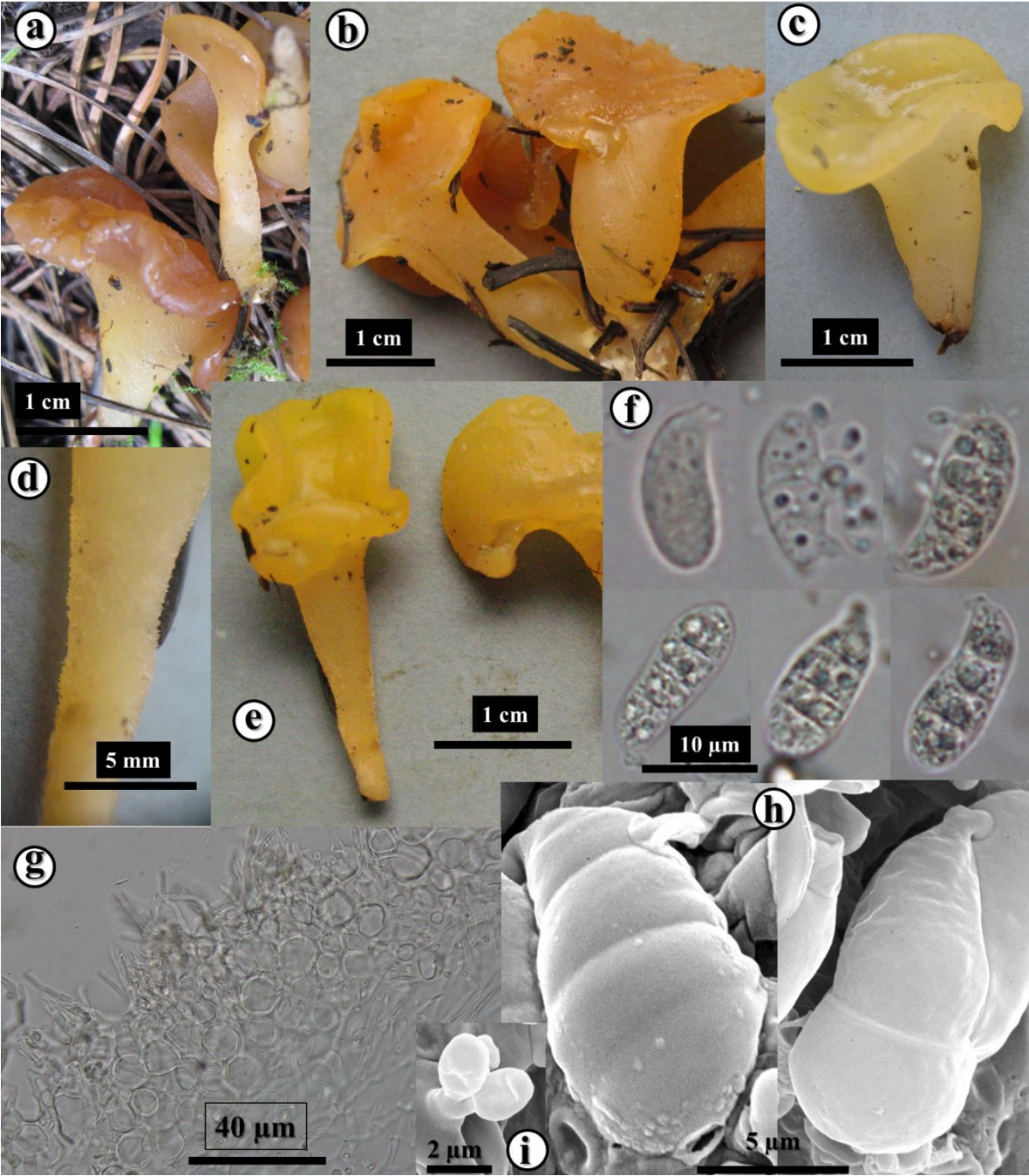


FIGURE 4

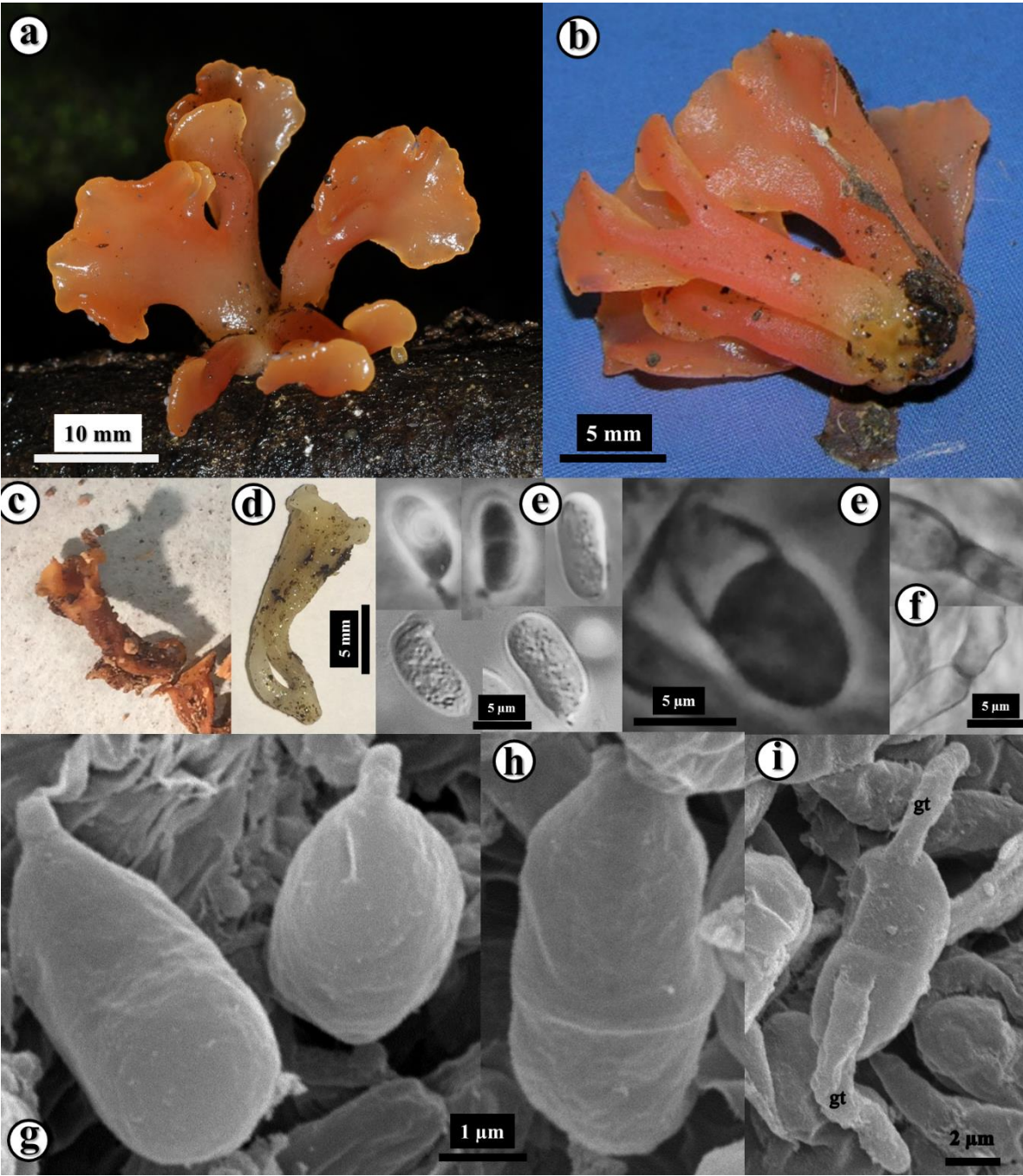


FIGURE 5

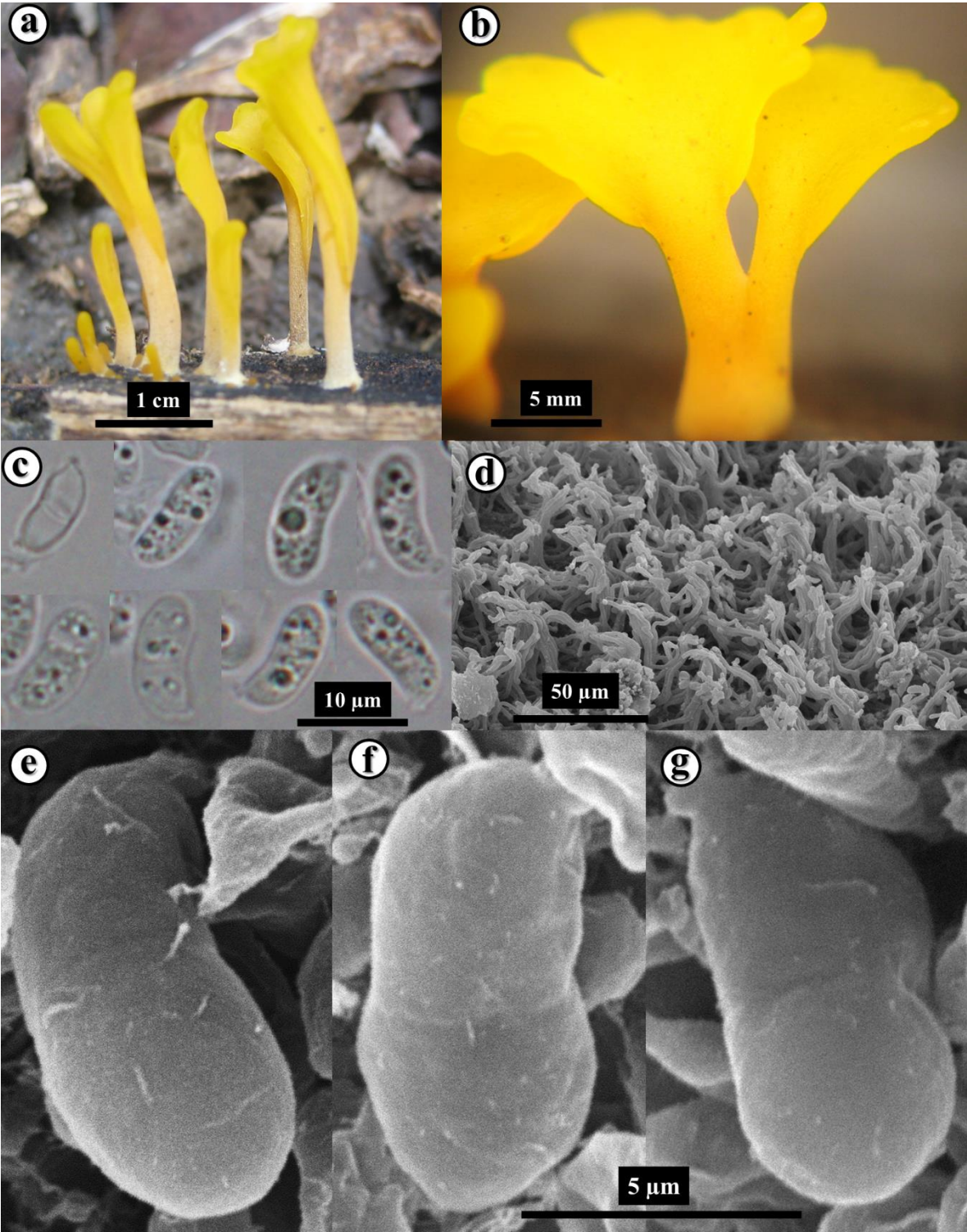
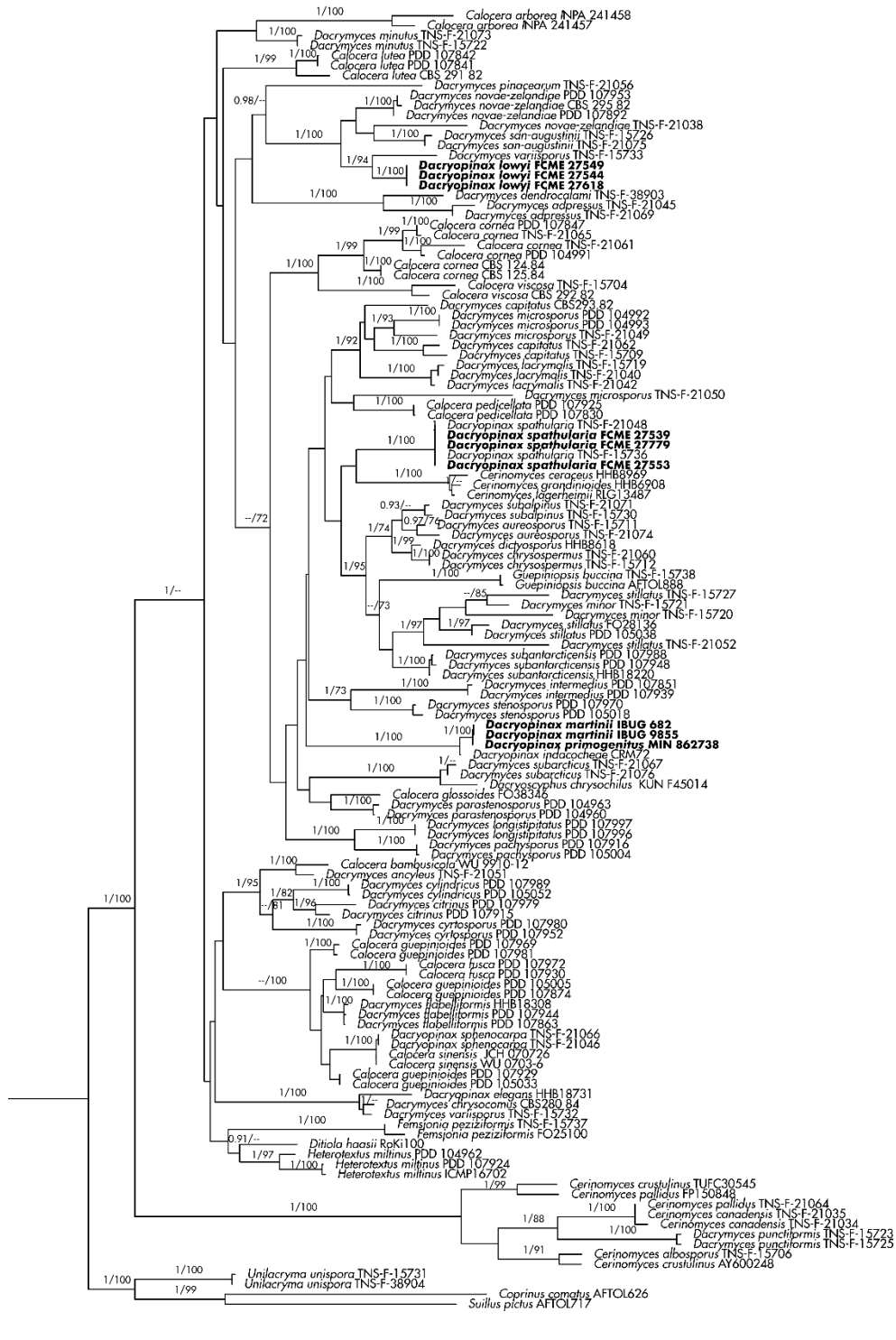


FIGURE 6



Capítulo III

Métodos biogeográficos, ecológicos e históricos en el análisis de hongos: bases conceptuales y aplicaciones

Métodos biogeográficos, ecológicos e históricos en el análisis de hongos: bases conceptuales y aplicaciones

Se sabe que la distribución de las especies no es azarosa y que sigue patrones que responden a diferentes factores actuales o pasados. Ideas como las de Darwin de una “geografía estable” donde se llevaba a cabo dispersiones a larga distancia han sido superadas (Llorente 1991; Wen et al. 2013). La biogeografía es una ciencia en constante evolución que ha permitido estudiar, analizar y entender la distribución de los organismos en el tiempo y espacio geográfico. La biogeografía moderna consta de métodos propios, muchos de ellos criticados y superados en tiempos recientes.

El desarrollo de propuestas teóricas, nuevas metodologías y programas de computación han hecho posible la notable evolución de la biogeografía como una disciplina moderna. Por ejemplo, la biogeografía cuantitativa ha provisto de un conjunto de técnicas útiles en la descripción y análisis biogeográficos, que junto a las herramientas computacionales, han acelerado aún más el avance de esta disciplina (Murguía y Rojas 2001).

Desde la época de Augustin P. de Candolle (1779-1841) se ha abordado el estudio de las distribuciones desde dos enfoques: el ecológico y el histórico, cuyos métodos parten del reconocimiento de diferentes patrones de distribución (Cox y Moore 1993). La separación entre biogeografía ecológica e histórica tiene que ver con los factores de tiempo y espacio a diferentes escalas, por lo que el punto de vista ecológico trata a la distribución en escalas locales y tiempos muy breves, mientras que el enfoque histórico estudia los patrones en escalas espaciales muy amplias y en tiempo geológico (O'Malley 2008).

La biogeografía ecológica explica los modelos actuales y recientes al estudiar las interacciones entre los organismos y los factores del medio ambiente, y la biogeografía histórica estudia la reconstrucción de las secuencias de origen de los organismos, su dispersión, la extinción y la influencia de la deriva continental y de las glaciaciones sobre los modelos de distribución actual de los organismos (Cox y Moore 1993; Morrone y Escalante 2016). Los límites de ambos enfoques no siempre son claros, además de que

existen otras disciplinas que pueden cubrir aspectos relacionados, por ejemplo, la macroecología (Arita y Rodríguez 2001; Morrone y Escalante 2016), entre muchas otras. La división entre los enfoques ecológico e histórico es en ocasiones confusa, debido a que implica separar un continuo donde solo los extremos se identifican de manera clara. Además, ambos enfoques tienen un punto en común: intentan explicar la distribución actual de las especies.

De acuerdo al tipo de estudio u objetivo, algunos autores consideran que los enfoques pueden manejarse por separado, pero finalmente deben tratar de integrarse al establecer hipótesis conjuntas. La descripción de patrones generalmente se lleva a cabo bajo un enfoque ecológico y la comprensión de procesos es dado por el enfoque histórico; aun así patrones y procesos pueden ser abordados por ambos (Cox y Moore 1993). Actualmente diferentes autores han intentado superar esta separación, al pretender la incorporación de dichos enfoques en diferentes etapas, lo que conforma entonces una biogeografía integrativa (Morrone y Escalante 2016).

Enfoques

Desde los inicios de la biogeografía hasta la mitad del siglo XX, los estudios estaban dirigidos hacia la comprensión de la distribución de plantas y animales (O'Malley 2008), en donde eran poco comunes los trabajos que intentaran dilucidar los patrones de distribución de organismos inconspicuos como los hongos. Los avances en relación a la distribución de los hongos eran mencionados de manera secundaria en los trabajos taxonómicos, principalmente asociados a algún animal o planta. Uno de los primeros trabajos que aborda la distribución de hongos, desde una perspectiva global, es el de Bisby en 1943 intitulado "*Geographical distribution of fungi*" (Bisby 1943). Este autor considera que el clima es el factor más importante en la distribución de las plantas y, por lo tanto, también de los hongos asociados a ellas. Otra de sus aportaciones es cuantificar el número de hongos que se distribuyen en las distintas regiones del mundo, al hacer las primeras distinciones entre las zonas tropicales y templadas. Desde entonces, los estudios de distribución de hongos formaban parte de la Fitogeografía (Demoulin 1973). Es más tarde cuando surge el término

Micogeografía para englobar aquellos estudios que analizan los patrones y procesos en la distribución de los hongos (Walker 1983; Lichtwardt 1995). La historia de esta subdisciplina es relativamente corta en comparación con la zoogeografía y fitogeografía, y ha tenido un gran impulso a partir de la sistemática molecular (Wu et al. 2000; Lumbsch et al. 2008; Moncalvo y Buchanan 2008; Skrede et al. 2011).

Enfoques ecogeográficos: Gradientes de riqueza y su relación con el área

Los estudios de biodiversidad fueron los primeros en abordar la existencia de patrones de distribución. La cuantificación de la riqueza de especies es importante para la biogeografía, ya que permite conocer uno de los principales componentes de la diversidad biológica. En ocasiones es necesaria la comparación de la riqueza entre dos regiones geográficas y una medida utilizada para esta comparación es la similitud, que describe numéricamente el grado de semejanza entre diferentes áreas geográficas de acuerdo con la composición de especies y la abundancia relativa de las mismas (Magurran 2004). May (2002) lleva a cabo una comparación cualitativa de los hongos entre dos áreas de Australia (este y oeste). A partir de un listado de 491 macromicetos, obtiene que el 10.6 % de ellos presentan una distribución restringida para el área oeste. Generalmente en este tipo de estudios se recomienda el uso de diferentes índices para evaluar el parecido en cuanto a la composición de especies, o para evaluar la similitud en cuanto a la abundancia relativa de especies (Magurran 2004).

La mayoría de los autores consideran que la unidad de estudio en biogeografía es el área de distribución geográfica, la cual representa el espacio geográfico ocupado por un taxón (Morrone y Escalante 2016). La corología o areografía cobra una gran importancia en el sentido de analizar la forma, tamaño y estructura de las áreas de distribución geográficas (Morrone y Escalante 2016). Ortega y Navarro (2006) comparan diferentes áreas con base en la presencia y ausencia de algunas especies de Agaricales, Boletales y Russulales en la región de Andalucía, España. Por medio de un análisis de correspondencia, encuentran que las especies micorrizógenas son más afines a sectores corológicos con mayor oceanidad, por el contrario, las especies saprobias muestran afinidad con los sectores con una mayor

continentalidad. Estos autores mencionan que los hongos pueden ser usados para establecer similitudes y diferencias entre sectores corológicos presentes en una región geográfica. Este trabajo aporta argumentos que apoyan el uso de los hongos para análisis areográficos comparativos, aunque actualmente existe una tendencia hacia los estudios sustentados en herramientas moleculares.

A partir del estudio de las áreas de distribución de taxones se pueden reconocer áreas de riqueza y endemismo para diferentes zonas basadas en distintos organismos. En México, por ejemplo, se han utilizado los análisis de celdas (cuadrículas) para detectar la riqueza y endemismo de algunos grupos de plantas (Serrato et al. 2004; Contreras-Medina y Luna-Vega 2007). En hongos, González-Ávila et al. (2013) usan los criterios de Crisp et al. (2001) y Linder (2001), conocidos también como índices ponderado y ponderado corregido para reconocer patrones de riqueza y endemismo en especies del género *Phaeoclavulina*. Como parte de sus resultados encuentran que las áreas de mayor riqueza corresponden a la Sierra Madre Oriental y las Serranías Meridionales, mientras que las áreas que corresponden a las costas del Pacífico y las Serranías Transísmicas presentan a las especies con distribución restringida. En otro estudio, González-Ávila et al. (2016) aplican los mismos índices (Crisp et al. 2001; Linder 2001) para algunas especies del orden Gomphales y detectan dos patrones de distribución, uno montano (a elevaciones superiores a 1000 m en bosques de coníferas) y otro de tierras bajas (por debajo de 1000 m, en bosques tropicales). En este mismo trabajo reportan ocho especies endémicas a México.

Si dos o más especies de distribución continua muestran una gran coincidencia en su ubicación, tamaño y forma, se denominan endémicas y configuran un área de endemismo (Axelius 1991; Espinosa et al. 2001). El reconocimiento y delimitación de áreas de endemismo es uno de los pasos fundamentales para el análisis e interpretación de cualquier patrón biogeográfico. Existen diversos métodos para identificar las áreas de endemismo: se puede hacer de forma manual al superponer mapas de las áreas de distribución de diferentes taxones y ubicar su intersección geográfica, o utilizar índices como los mencionados anteriormente (Espinosa et al. 2001).

Uno de los métodos más empleados para identificar áreas de endemismo ha sido el análisis de parsimonia de endemismos (PAE) (Escalante y Morrone 2003). Este método básicamente consiste en trazar una cuadrícula sobre un mapa de la región a analizar, construir una matriz de datos de presencia/ausencia y aplicar un análisis de parsimonia para obtener un cladograma e identificar las áreas de endemismo. También se pueden identificar áreas de endemismo a través de un criterio de optimalidad, para ello se emplean algoritmos desarrollados en programas computacionales como el NDM/VNDM, que determinan los patrones de distribución sobre la base del concepto de áreas de endemismo. Este último método evalúa mediante un índice de endemidad cuántos y cuán endémicos son los taxones en un área particular (Szumik et al. 2004). Se han propuesto modificaciones al PAE, por ejemplo, el análisis cladista de distribuciones y endemismo (CADE), el cual incluye información filogenética (Porzecanski y Cracraft 2005). Otra variante del PAE es el análisis de parsimonia de endemismos con eliminación progresiva de caracteres (PAE-PCE) (Luna-Vega et al. 2000). A pesar de que existen diferentes métodos para la identificación de áreas de endemismo, no existe un consenso sobre cuál es mejor que otro, ya que cada uno tiene sus bondades y debilidades, incluso es probable que al emplear con un mismo conjunto de datos los distintos métodos se obtenga como resultado diferentes relaciones de área.

Cifuentes et al. (2004) llevan a cabo un estudio en la región sur de la Sierra Madre Oriental con algunos grupos de macromicetes. Con base en un análisis de parsimonia propuesto por Morrone (1994) encuentran una mayor concordancia con patrones fisiográficos de la zona, no así con patrones de vegetación. En su estudio mencionan que es factible la aplicación de este tipo de métodos para la delimitación de áreas de endemismo en hongos. Estrada-Torres y Wrigley de Basanta (2013) emplean un análisis PAE para generar hipótesis acerca de la relación entre 13 áreas geográficas del continente americano donde se tiene registro de especies de mixomicetes (organismos fungoides). Los autores plantearon que los factores geográficos históricos tienen efecto en la distribución de los mixomicetes y que muy pocas especies pueden ser consideradas cosmopolitas. Finalmente, reconocen que los patrones biogeográficos de estos organismos son consistentes con las regiones biogeográficas propuestas por Morrone (2006). Del Olmo-Ruiz et al. (2017) muestran la relevancia del uso

de metodologías en el reconocimiento de áreas de endemismo. A partir de una extensa base de datos de hongos de bosques templados húmedos de montaña del Neotrópico y con base en análisis bayesianos y parsimonia de endemismos, estos autores analizan la distribución y endemidad fúngica. Como resultado obtienen que la riqueza de especies de hongos es mayor en Costa Rica y México. Para México, estos análisis muestran como áreas de endemidad a tres regiones de la Faja Volcánica Transmexicana y una región de la parte sur de Veracruz.

En el análisis de la diversidad y en la identificación de patrones se realizan preguntas acerca de los procesos causales que generaron los patrones, algunas de las explicaciones tienen un fundamento principalmente ecológico. Por ejemplo, en los procesos de inmigración, colonización y extinción (biogeografía de islas) y en los cambios climáticos (teoría de refugios pleistocénicos) (Whittaker y Fernández-Palacio 2007; Morrone y Escalante 2016).

La biogeografía de islas propone que el número de especies que habitan en una isla representa un equilibrio dinámico entre las tasas opuestas de inmigración y extinción (Morrone y Escalante 2016). Esta teoría se basa en dos fundamentos: las tasas de inmigración y extinción llegan eventualmente a un equilibrio y existe una correlación entre el área de la isla y el número de especies que contiene (Whittaker y Fernández-Palacio 2007; Morrone y Escalante 2012, 2016). De acuerdo con Whittaker y Fernández-Palacio (2007) existen dos tipos de islas: islas verdaderas e islas “virtuales”, esta última hace referencia a parches discretos de hábitat rodeados por ambientes diferentes. El primer trabajo sobre biogeografía de islas en hongos es el de Andrews et al. (1987) titulado “*Fungi, leaves, and the Theory of Island Biogeography*”. Para el estudio utilizan hojas de manzano como islas “virtuales” para analizar la dinámica de hongos, empleando una fórmula matemática que describe la relación especies-área. La comparación de dos islas muestra que se alcanzó un equilibrio en el número de especies y se produce una rotación en la composición de especies. Los autores consideran que los sucesos de inmigración y extinción están fuertemente relacionados con el número de especies presentes en cada “isla”. En un estudio con hongos ectomicorrizógenos, Peay et al. (2010b) intentan encontrar

la relación en la dispersión entre árboles de un mismo grupo "islas de árboles", con el objetivo de medir la riqueza de especies en estas "islas" y como cambia con la distancia. Mediante análisis de regresión univariados y multivariados, encuentran que la riqueza de especies disminuye con la distancia. Estos autores concluyen que a pesar de que los esporomas producen un gran número de esporas con alto potencial de dispersarse largas distancias, la dispersión no es tan significativa como se creía en el pasado. En resumen, el enfoque de la biogeografía de islas no ha sido muy utilizado en los estudios micogeográficos. Su uso ha sido muy controvertido por la "simplicidad" en su metodología y por dejar fuera otros procesos como las interacciones entre especies (Morrone y Escalante 2016).

Una de las aplicaciones de los Sistemas de Información Geográfica (SIG) es la construcción de modelos para predecir la distribución geográfica de las especies a partir de registros de recolecta. Estos modelos son herramientas útiles en la predicción de distribuciones potenciales (Illoldi y Escalante 2008). Un área potencial se define como el área que podría ocupar el taxón en estudio dado sus exigencias ecológicas (Morrone y Escalante 2012). Se han desarrollado una infinidad de modelos que tienen como objetivo comprender algunas de las dimensiones ambientales y ecológicas en las que se encuentra un taxón. Entre los modelos más conocidos están BIOCLIM (Busby 1991), GARP (Stockwell 1999) y Maxent (Phillips y Dudík 2008), mismos que emplean diferentes algoritmos matemáticos que permiten modelar con alta precisión el nicho ecológico de los taxones (Illoldi y Escalante 2008). Szczepanska et al. (2015) estudian dos especies de líquenes raros en Europa, a través del algoritmo de Maxent para modelar su distribución potencial. Estos autores encuentran que las montañas y la parte oriental de los Alpes conforman los hábitats más adecuados para la existencia de estas especies, distribución influenciada por todas aquellas variables relacionadas con la precipitación. También con el algoritmo de Maxent, Yuan et al. (2015) modelan la distribución de tres especies de hongos de importancia medicinal en China. Observan que las variables que más afectan su distribución son la temperatura y la precipitación.

El uso de modelos de distribución también son herramientas idóneas cuando solo se cuenta

con datos provenientes de colecciones fúngicas. Estos centros de información constituyen una fuente fundamental de datos, sobre todo de aquella información que difícilmente se podría obtener en la actualidad. Wollan et al. (2008) utilizan 1020 registros de macromicetes provenientes de colecciones biológicas del norte de Europa, con el objetivo de identificar las variables ambientales que mejor explicaran las distribuciones de macromicetes mediante el modelaje con Maxent. Para ellos la temperatura es el factor clave en la distribución de macromicetes.

Los modelos predictivos se basan en el análisis de las condiciones ambientales de los sitios donde existen ciertas especies (en este caso de hongos); involucran aspectos importantes de evolución, conservación y de otras disciplinas, como es el caso de la epidemiología. Por ejemplo, *Cryptococcus gattii* es una levadura causante de infecciones en animales, incluyendo al hombre. En el caso de Canadá, Mak et al. (2010) llevan a cabo un estudio mediante el algoritmo GARP, para identificar el nicho ecológico de *C. gattii* en Columbia Británica. Estos resultados sirven al departamento de Salud Pública para aumentar el conocimiento público y médico de la enfermedad criptocócica en aquellas regiones donde estaba presente el patógeno. Un caso similar es el del hongo patógeno de anfibios *Batrachochytrium dendrobatidis*. Con el uso de modelos de nicho ecológico se ha llegado a conocer su distribución y a poder reconocer aquellos “refugios climáticos” de poblaciones de anfibios en riesgo (James et al. 2015).

Los factores abióticos se encuentran entre los elementos más importantes en la distribución de las especies; entre ellos, el clima juega un papel relevante a diferentes escalas espaciales (Hernández-Pérez et al. 2011). Explorar los efectos del cambio climático es uno de los objetivos en el análisis de Desprez-Loustau et al. (2007) con hongos patógenos de coníferas. Para ello emplean modelos estadísticos y el modelo CLIMEX (Sutherst et al. 1996) para hacer simulaciones de escenarios de cambio climático a futuro. Estos autores sugieren que el calentamiento será favorable para la mayoría de las especies de hongos involucradas, especialmente aquellas para las que la supervivencia invernal es un factor limitante.

Biogeografía histórica

Con la introducción de la teoría de la deriva continental, la tectónica de placas y la metodología basada en filogenias, la biogeografía histórica evoluciona de manera conceptual y metodológica. El enfoque histórico se ha abordado tradicionalmente desde tres puntos de vista diferentes: el dispersalista, la panbiogeografía y la vicarianza-cladista. Estos enfoques han sido discutidos ampliamente por autores como Bueno-Hernández y Llorente (1991), Craw et al. (1999), Croizat (1964), Luna-Vega (2008), Morrone y Escalante (2016) y Nelson y Platnick (1981).

Dispersalismo

La biogeografía dispersalista tiene como objetivo descubrir los centros de origen y las rutas de dispersión de los taxones. Los centros de origen representan áreas de extensión limitada donde evolucionan los taxones y a partir del cual se dispersan al azar (Bueno-Hernandez y Llorente 1991; Morrone y Escalante 2012). Las habilidades de dispersión son los mecanismos básicos que permiten a los organismos llegar a áreas distantes y las barreras proporcionan el aislamiento necesario para la diferenciación evolutiva. Para ubicar los centros de origen se emplean algunos criterios como: el área donde se encuentra el fósil más antiguo, el área con el mayor número de individuos y mayor tamaño de una especie (Morrone y Escalante 2012), entre muchos otros. Un ejemplo del enfoque dispersalista tradicional es la explicación de cuando América del Norte estuvo conectada con Eurasia a través de Beringia y recibió numerosos inmigrantes holárticos (Morrone y Escalante 2016). En el caso de los hongos, un ejemplo son los hongos ectomicorrizógenos asociados con *Alnus* que presentan patrones biogeográficos que sugieren una migración conjunta con su huésped de Eurasia, a través del puente terrestre de Beringia y llegando hasta el sur de América, con nuevas especies que evolucionan a lo largo de la ruta de dispersión (Kennedy et al. 2011).

Una variante del dispersalismo es la biogeografía filogenética (Ball 1976; Hennig 1968; Brundin 1972), misma que se propuso como un método para reconstruir la historia

biogeográfica de un taxón monofilético a través de un cladograma, con el objetivo de comprender su movimiento en el espacio (Morrone y Escalante 2016). Un ejemplo de la aplicación de esta variante es el análisis de Skrede et al. (2011), quienes emplearon análisis filogenéticos, métodos bayesianos y DIVA (análisis de dispersión-vicarianza) con algunas especies del género *Serpula*. Estos autores consideran que el centro de origen de este género es América del Norte y que después se dispersa a Eurasia. Hace aproximadamente 14 millones de años, existen bosques boreales continuos a través de Beringia, por lo tanto, parece probable que *S. lacrymans* tiene una distribución continua desde el norte de América del Norte hacia Eurasia y por procesos de vicarianza la variedad *lacrymans* se diferencia de la variedad *shastensis*. Finalmente, las poblaciones del norte quedan aisladas después de haberse separado estas masas continentales.

Otra implementación del dispersalismo es la búsqueda de áreas ancestrales, a partir de determinar cuáles son las áreas más basales en un cladograma y cuántas veces aparecen representadas en el mismo (Morrone y Escalante 2016). Hosaka et al. (2008) emplean la reconstrucción de áreas ancestrales al postular un origen australiano o gondwaniano de algunos miembros del orden Hysterangiales. Sánchez-Ramírez et al. (2015a) reconstruyen las áreas ancestrales para el complejo de *Amanita caesarea*, por lo que proponen su origen en los trópicos africanos hace aproximadamente 56 millones de años, seguido por una migración hacia el norte con la expansión de los bosques tropicales de hoja ancha, que ocurrieron durante un período de calentamiento y, aproximadamente hace 4-8 millones de años, una migración a través de Beringia a América del Norte, con una posterior migración hacia América Central.

Otra variante de la escuela dispersalista y de gran auge en los últimos años es la filogeografía, la cual se define como el análisis espacial de linajes génicos de especies cercanamente relacionados (Morrone y Escalante 2016). Los estudios filogeográficos al integrar conceptos y técnicas de genética molecular, genética de poblaciones y demografía, proveen información sobre cómo una serie de eventos, ya sea geológicos y/o ambientales, moldean la historia evolutiva de los taxones (Knowles 2009). Este campo ha sido integrado recientemente en la micogeografía (Lumbsch et al. 2008). Por ejemplo, la filogeografía

estadística considera a la coalescencia como una propuesta para estimar los parámetros genéticos de la población y probar hipótesis de eventos históricos (Knowles 2009). Un estudio con una metodología compleja donde combinan métodos bayesianos, modelos climáticos, reconstrucción de áreas ancestrales, tasas de diversificación y modelos de regresión fue realizado por Sánchez-Ramírez et al. (2015b), donde documentan las respuestas al cambio climático pasado al emplear un modelo multiespecífico coalescente para delimitar especies y probar hipótesis sobre las consecuencias de los ciclos glaciales en la disposición espacial de la diversidad del complejo *Amanita caesarea*. Con respecto al método, estos autores mencionan el alto potencial del uso del modelo coalescente multiespecífico en análisis filogeográficos comparativos y evaluaciones de diversidad que incluyan especies ancestrales.

Mucha de la complejidad de los estudios filogeográficos radica en gran medida en la metodología matemática; debe considerarse que este campo tiene como reto para el investigador robustecer su conocimiento matemático y estadístico, pues se corre el riesgo de la elección o aplicación incorrecta de ciertos parámetros, o la mala interpretación de resultados debidas al desconocimiento del marco teórico detrás del método empleado.

La biología molecular también se emplea para calcular las tasas evolutivas y las edades de los clados (Crisp 2001; Halling et al. 2008; O'Malley 2008). Al asumir que la tasa de evolución molecular es constante en el tiempo es posible inferir un reloj molecular basado en la acumulación de cambios moleculares (Morrone y Escalante 2016). Hibbett (2001) lleva a cabo un estudio del género *Lentinula* presente en el “Viejo y Nuevo mundo”, a partir de DNA y reloj molecular calibrado con evidencia fósil. Se sugiere que la disyunción entre linajes del “Viejo y Nuevo mundo” fue resultado de vicarianza, al fragmentarse una gran masa de tierra (Laurasia) y que probablemente solo existió un evento de dispersión a larga distancia, entre Australia y Nueva Zelanda.

Panbiogeografía y biogeografía de la vicarianza

La panbiogeografía es una de las escuelas que explica la distribución disyunta (condición del área de distribución geográfica de un taxón fragmentada (Morrone y Escalante 2012) bajo un enfoque vicariancista, en donde se refuta la tesis principal de la corriente dispersalista. La vicarianza es un proceso que involucra la aparición de una barrera que permite la fragmentación de la distribución de una especie ancestral, donde las especies descendientes evolucionan en aislamiento (Craw et al. 1999; Morrone y Escalante 2012). La metodología base ha sido la obtención de trazos individuales (líneas que conectan las diferentes localidades donde se distribuye un taxón), trazos generalizados (superposición de trazos individuales de distintos taxones) y nodos (área donde dos o más trazos generalizados se superponen), estos últimos de gran relevancia debido a que son sitios de gran riqueza biológica desde un punto de vista histórico (Contreras-Medina y Eliosa 2001; Grehan 2001). No obstante, al no hacer uso de filogenias y por la debilidad de sus criterios cuantitativos, ha sido fuertemente criticada. Utilizando el enfoque panbiogeográfico, González-Ávila et al. (2017) presentan un análisis de trazos del orden Gomphales. A partir de la intersección de 43 trazos individuales, identifican seis trazos generalizados y 10 nodos panbiogeográficos localizados a lo largo de la Faja Volcánica Transmexicana, que coinciden con lo previamente reportado por Torres-Miranda y Luna-Vega (2006) como una zona altamente compleja desde el punto de vista biótico y abiótico.

El desarrollo de la sistemática filogenética permite la aplicación de métodos diferentes al estudio de la distribución geográfica, que aunados a las ideas vicariancistas de la panbiogeografía condujeron al desarrollo de la biogeografía de la vicarianza-cladista (Espinosa y Llorente 1993; O'Malley 2008). A partir de hipótesis filogenéticas se obtienen cladogramas individuales de áreas para generar un cladograma general de área, con el objetivo de obtener hipótesis sobre las relaciones históricas de las áreas bajo análisis (Contreras-Medina y Eliosa 2001). Este enfoque enfatiza a la vicarianza como proceso clave y minimiza el impacto de la dispersión y algunas veces de la extinción.

Wu et al. (2000) usan la filogenia molecular de las especies del género *Suillus* para inferir

sus patrones biogeográficos. En su análisis incluyen especies del este de Asia y del este de América del Norte, y utilizan un algoritmo de parsimonia en la construcción de cladogramas de áreas. Estos autores encuentran que especies como *S. spraguei* y *S. decipiens* de China y Estados Unidos forman un grupo monofilético fuertemente apoyado y que existe una estrecha relación filogenética entre ambas áreas geográficas. De manera contraria, Mueller et al. (2001) también a través de un algoritmo de parsimonia con especies de *Armillaria*, *Xerula* y *Suillus*, no muestran una relación cercana entre las especies del este de América del Norte y el este de Asia, a excepción de las especies de *Suillus*. El análisis filogenético con métodos bayesianos de *Tylopilus ballouii* permite a Halling et al. (2008) proponer un origen australiano y sugerir una dispersión a larga distancia como el evento causante de la amplia distribución de esta especie.

La micogeografía ha estado fuertemente influenciada por ideas dispersionistas, siendo la dispersión a larga distancia la explicación más utilizada para interpretar la “supuesta” amplia distribución de los hongos (Demoulin 1973; Peay et al. 2010). Poco a poco ha ido cambiando la creencia de que la gran mayoría de los hongos son cosmopolitas y que la dispersión es el proceso imperante. Moncalvo y Buchanan (2008) en su trabajo con *Ganoderma applanatum*, plantean la importancia de la dispersión a larga distancia como un evento modelador de la distribución; estos autores sugieren que la dispersión juega un papel más importante de lo que generalmente se admite para explicar la distribución de muchos hongos. Demoulin (1973) fue el primero en resaltar la importancia de la dispersión a larga distancia y la vicarianza como procesos modeladores de la distribución en especies del género *Lycoperdon*. En un estudio basado en evidencia filogenética y un análisis con base en cladogramas de área, se muestra que múltiples eventos de dispersión y vicarianza son responsables de los patrones de distribución observados en especies del género *Pleurotus* (Vilgalys y Sun 1994).

Davison et al. (2015) muestran resultados interesantes al evidenciar la efectividad de la dispersión a largas distancias. Estos autores utilizan 1014 muestras de hongos micorrizógenos arbusculares y determinan su distribución global. Se tiene la idea de que estos hongos presentan una capacidad limitada de dispersión, como algunos otros hongos

ectomicorrizógenos (Peay et al. 2010). A pesar de ello, encuentran que el 93% de las especies están presentes en más de un continente, el 3% están en los seis continentes y el 90% están en más de una zona climática. Estos resultados contrastan con el endemismo que muestran las plantas a escala global. Los autores sugieren que la biogeografía de estos hongos es impulsada por una dispersión inesperadamente eficiente, probablemente a través de vectores abióticos y bióticos, incluyendo humanos.

Talbot et al. (2014) estudian la actividad enzimática y composición de la comunidad de hongos del suelo de los bosques de pinos en Estados Unidos, en el que observan que las comunidades varían drásticamente en el espacio, lo que indica que muchas de las especies son endémicas, pero que la actividad enzimática fue similar en las diferentes comunidades fúngicas. Estas observaciones muestran que gran parte de la diversidad fúngica desempeña el mismo papel en los ciclos biogeoquímicos del suelo.

Referencias

- Andrews JH, Kinkel LL, Berbee FM, Nordheim EV (1987) Fungi, leaves, and the Theory of Island Biogeography. *Microb Ecol* 14:277–290.
- Arita HT, Rodríguez P (2001) Ecología geográfica y macroecología. In: Llorente J, Morrone JJ (eds) Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, DF,
- Axelius B (1991) Areas of distribution and areas of endemism. *Cladistics* 7:197–199.
- Ball IR (1976) Nature and formulation of biogeographical hypothesis. *Syst Zool* 24:407–430.
- Bisby GR (1943) Geographical distribution of fungi. *Bot Rev* 9:466–482.
- Brundin L (1972) Phylogenetics and biogeography. *Syst Zool* 21:69–79.
- Bueno-Hernandez A, Llorente J (1991) El centro de origen en la biogeografía. In: Llorente J (ed) Historia de la biogeografía: centros de origen y vicarianza. Facultad de Ciencias, UNAM, México, DF.

- Busby JR (1991) BIOCLIM-a bioclimate analysis and prediction system. *Plant Protection Quarterly* 61: 8–9.
- Cifuentes J, Villegas-Ríos M, García-Sandoval R, et al (2004) Distribución de macromicetos: una aproximación al análisis de áreas de endemismo. In: Luna-Vega I, Morrone JJ, Espinosa Organista D (eds) *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, DF, pp 355–374.
- Contreras-Medina R, Eliosa H (2001) Una visión panbiogeográfica preliminar de México. In: Llorente J, Morrone JJ (eds) *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, DF, pp 197–212.
- Contreras-Medina R, Luna-Vega I (2007) Species richness, endemism and conservation of Mexican gymnosperms. *Biodivers Conserv* 16:1803–1821.
- Cox CB, Moore PD (1993) *Biogeography. An ecological and evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Craw RC, Grehan J, Heads MJ (1999) *Panbiogeography: tracking the history of life*. Oxford University Press, Londres.
- Crisp MD (2001) Historical biogeography and patterns of diversity in plants, algae and fungi: introduction. *J Biogeogr* 28:153–155.
- Crisp MD, Laffan S, Linder HP, Monro A (2001) Endemism in the Australian flora. *J Biogeogr* 28:183–198.
- Croizat L (1964) *Space, time, form: the biological synthesis*. Publicado por el autor, Caracas.
- Davison J, Moora M, Öpik M, et al. (2015) Global assessment of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very low endemism. *Science* 349(6251):970–973.
- Del Olmo-Ruiz M, García-Sandoval R, Alcántara-Ayala O, et al. (2017) Current knowledge of fungi from Neotropical montane cloud forests: distributional patterns and composition. *Biodivers Conserv* 8:1–24.
- Demoulin V (1973) Phytogeography of the fungal genus *Lycoperdon* in relation to the Atlantic. *Nature* 242:123–125.
- Desprez-Loustau ML, Robin C, Reynaud G, et al. (2007) Simulating the effects of a climate-change scenario on the geographical range and activity of forest-pathogenic

- fungi. *Can J Plant Pathol* 29:101–120.
- Escalante T, Morrone JJ (2003) ¿Para qué sirve el análisis de parsimonia de endemismo? In: Morrone JJ, Llorente J (eds) Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, DF, pp 167–172.
- Espinosa D, Aguilar C, Escalante T (2001) Endemismo, área de endemismo y regionalización biogeográfica. In: Llorente J, Morrone JJ (eds) Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. CONABIO-UNAM, México, DF, pp 31–37.
- Espinosa D, Llorente J (1993) Fundamentos de biogeografías filogenéticas. Facultad de Ciencias, México, DF.
- Estrada-Torres A, Wrigley De Basanta D, Lado C (2013) Biogeographic patterns of the myxomycete biota of the Americas using a parsimony analysis of endemism. *Fungal Divers* 59:159–177.
- González-Ávila PA, Contreras-Medina R, Espinosa D, Luna-Vega I (2017) Track analysis of the order Gomphales (Fungi: Basidiomycota) in Mexico. *Phytotaxa* 316: 22–38.
- González-Ávila PA, Luna-Vega I, García-Sandoval R, Contreras-Medina R (2016) Distributional patterns of the order Gomphales (Fungi: Basidiomycota) in Mexico. *Trop Conserv Sci*.
- González-Ávila PA, Torres-Miranda A, Villegas-Ríos M, Luna-Vega I (2013) Species diversity and ecological patterns of *Phaeoclavulina* species in Mexico with implications for conservation. *North Am Fungi* 8:1–32.
- Grehan J (2001) Panbiogeografía y la biogeografía de la vida. In: Llorente J, Morrone JJ (eds) Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, DF, pp 181–196.
- Halling RE, Osmundson TW, Neves MA (2008) Pacific boletes: implications for biogeographic relationships. *Mycol Res* 112:437–447.
- Hennig W (1968) Elementos de una sistemática filogenética. Manuales EUDEBA, Buenos Aires.
- Hernández-Pérez E, González-Espinosa M, Trejo I, Bonfil C (2011) Distribución del género *Bursera* en el estado de Morelos, México y su relación con el clima. *Rev Mex*

- Biodivers 82:964–976.
- Hibbett DS (2001) Shiitake mushrooms and molecular clocks: historical biogeography of *Lentinula*. *J Biogeogr* 28:231–241.
- Hosaka K, Castellano MA, Spatafora JW (2008) Biogeography of Hysterangiales (Phallomycetidae, Basidiomycota). *Mycol Res* 112:448–462.
- Iloldi P, Escalante T (2008) De los modelos de nicho ecológico a las áreas de distribución geográfica. *Biogeografía* 3:7–12.
- James TY, Toledo LF, Rödder D, et al. (2015) Disentangling host, pathogen, and environmental determinants of a recently emerged wildlife disease: lessons from the first 15 years of amphibian chytridiomycosis research. *Ecol Evol* 5:4079–4097.
- Kennedy PG, Garibay-Orijel R, Higgins LM, Angeles-Arguiz R (2011) Ectomycorrhizal fungi in Mexican *Alnus* forests support the host co-migration hypothesis and continental-scale patterns in phylogeography. *Mycorrhiza* 21:559–568.
- Knowles LL (2009) Statistical phylogeography. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 40:593–612.
- Lichtwardt RW (1995) Biogeography and fungal systematics. *Can J Bot Can Bot* 73:731–737.
- Linder HP (2001) Plant diversity and endemism in sub-Saharan tropical Africa. *J Biogeogr* 28:169–182.
- Llorente J (1991) Historia de la biogeografía: centros de origen y vicarianza. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Lumbsch TH, Buchanan PK, May TW, Mueller GM (2008) Phylogeography and biogeography of fungi. *Mycol Res* 112:423–424.
- Luna-Vega I (2008) Aplicaciones de la biogeografía histórica a la distribución de las plantas mexicanas. *Rev Mex Biodivers* 79:217–241.
- Luna-Vega I, Alcántara-Ayala O, Morrone JJ, Espinosa D (2000) Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, Mexico. *Divers Distrib* 6:137–143.
- Magurran AE (2004) Measuring biological diversity. Blackwell Publishing, Oxford.
- Mak S, Klinkenberg B, Bartlett K, Fyfe M (2010) Ecological niche modeling of *Cryptococcus gattii* in British Columbia, Canada. *Environ Health Perspect* 118:653–658.

- May TW (2002) Where are the short-range endemics among Western Australian macrofungi? *Aust Syst Bot* 15:501–511.
- Moncalvo JM, Buchanan PK (2008) Molecular evidence for long distance dispersal across the Southern Hemisphere in the *Ganoderma applanatum-australe* species complex (Basidiomycota). *Mycol Res* 112:425–436.
- Morrone JJ (1994) On the identification of areas of endemism. *Syst Biol* 43:438–441.
- Morrone JJ (2006) Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annu Rev Entomol* 51:467–494.
- Morrone JJ, Escalante T (2012) *Diccionario de biogeografía*. Universidad Nacional Autónoma de México, DF.
- Morrone JJ, Escalante T (2016) *Introducción a la biogeografía*. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Mueller GM, Wu QX, Huang YQ, et al. (2001) Assessing biogeographic relationships between North American and Chinese macrofungi. *J Biogeo* 28:271–281.
- Murguía M, Rojas F (2001) *Biogeografía cuantitativa*. In: Llorente J, Morrone JJ (eds) *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, DF, pp 39–47
- Nelson G, Platnick NI (1981) *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. Columbia University Press, Nueva York.
- O'Malley MA (2008) “Everything is everywhere: but the environment selects”: ubiquitous distribution and ecological determinism in microbial biogeography. *Stud Hist Philos Biol Biomed Sci* 39:314–325.
- Ortega A, Navarro FB (2006) The mycobiota (Agaricales, Boletales, Russulales) from Andalusia (southern Spain): chorological and biogeographical analysis. *Nova Hedwigia* 83:233–247.
- Peay KG, Garbelotto M, Bruns TD (2010b) Evidence of dispersal limitation in soil microorganisms: isolation reduces species richness on mycorrhizal tree islands. *Ecology* 91:3631–3640.
- Phillips SJ, Dudík M (2008) Modeling of species distributions with Maxent: new

- extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography (Cop)* 31:161–175.
- Porzecanski AL, Cracraft J (2005) Cladistic analysis of distributions and endemism (CADE): using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. *J Biogeogr* 32:261–275.
- Sánchez-Ramírez S, Tulloss RE, Amalfi M, Moncalvo JM (2015a) Palaeotropical origins, boreotropical distribution and increased rates of diversification in a clade of edible ectomycorrhizal mushrooms (*Amanita* section *Caesareae*). *J Biogeogr* 42:351–363.
- Sánchez-Ramírez S, Tulloss RE, Guzmán-Dávalos L, et al. (2015b) In and out of refugia: historical patterns of diversity and demography in the North American Caesar's mushroom species complex. *Mol Ecol* 24:5938–5956.
- Serrato A, Ibarra-Manríquez G, Oyama K (2004) Biogeography and conservation of the genus *Ficus* (Moraceae) in Mexico. *J Biogeogr* 31:475–485.
- Skrede I, Engh IB, Binder M, et al. (2011) Evolutionary history of Serpulaceae (Basidiomycota): molecular phylogeny, historical biogeography and evidence for a single transition of nutritional mode. *BMC Evol Biol* 11:230.
- Stockwell D (1999) The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *Int J Geogr Inf Sci* 13:143–158.
- Sutherst RW, Floyd RB, Maywald GF (1996) The potential geographical distribution of the cane toad, *Bufo marinus* L. in Australia. *Conserv Biol* 10:294–299.
- Szczepańska K, Pruchniewicz D, Sołtysiak J, Kossowska M (2015) Lichen-forming fungi of the genus *Montanelia* in Poland and their potential distribution in Central Europe. *Herzogia* 28:697–712.
- Szumik CA, Goloboff PA, Linder P (2004) Areas of endemism: an improved optimality criterion. *Syst Biol* 53:968–977.
- Talbot JM, Bruns TD, Taylor JW, et al. (2014) Endemism and functional convergence across the North American soil mycobiome. *Proc Natl Acad Sci* 111:6341–6346.
- Torres-Miranda A, Luna-Vega I (2006) Análisis de trazos para establecer áreas de conservación en la Faja Volcánica Transmexicana. *Interciencia* 31:849–855.
- Vilgalys R, Sun BL (1994) Ancient and recent patterns of geographic speciation in the oyster mushroom *Pleurotus* revealed by phylogenetic analysis of ribosomal DNA sequences. *Proc Natl Acad Sci U S A* 91:4599–4603.

- Walker J (1983) Pacific mycogeography: deficiencies and irregularities in the distribution of plant parasitic fungi. *Aust J Bot Supplement Ser* 10:89–136.
- Wen J, Ree RH, Ickert-Bond SM, et al. (2013) Biogeography: where do we go from here? *Taxon* 65:912–927.
- Whittaker RJ, Fernández-Palacio JM (2007) *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*, 2a ed. Oxford University Press, Oxford.
- Wollan AK, Bakkestuen V, Kauserud H, et al. (2008) Modelling and predicting fungal distribution patterns using herbarium data. *J Biogeogr* 35:2298–2310.
- Wu Q-X, Mueller GM, Lutzoni FM, et al (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 Phylogenet Evol* 17:37–47.
- Yuan HS, Wei YL, Wang XG (2015) Maxent modeling for predicting the potential distribution of Sanghuang, an important group of medicinal fungi in China. *Fungal Ecol* 17:140–145.

Capítulo IV

Patrones de distribución, riqueza y caracterización básica del hábitat del orden Dracrymycetales en México

Patrones de distribución, riqueza y caracterización básica del hábitat del orden Dracrymycetales en México

Introducción

Los hongos gelatinosos son un grupo que se caracteriza por tener basidiomas flexibles con apariencia gelatinosa, todos ellos ubicados en el subphylum Agaricomycotina (Basidiomycota) y presentes en dos clases: Dacrymycetes y Tremellomycetes (Hibbett, 2007; Oberwinkler, 2014). La clase Dacrymycetes incluye dos órdenes, Dacrymycetales y Unilacrymales, con las familias Cerinomycetaceae, Dacrymycetaceae, Unilacrymaceae (Shirouzu *et al.*, 2013; Oberwinkler, 2014) y recientemente propuesta la familia Dacryonaemataceae (Zamora y Ekman, 2020).

El orden Dacrymycetales es un grupo relativamente pequeño con 13 géneros y cerca de 200 especies (Oberwinkler, 2014; Zamora & Ekman, 2020). Sinapomorfías morfológicas como la presencia de holobasidios bifurcados (excepto *Unilacryma unispora* que los tiene simples) y un parentosoma no perforado, son características que los reconocen como un grupo monofilético (Oberwinkler, 1994; Shirouzu *et al.*, 2013). Generalmente presentan basidiomas gelatinosos pero expresando una amplia variación en forma y tamaño, a excepción de la familia Cerinomycetaceae que presenta formas de crecimiento resupinadas (Mc Nabb, 1964). Tradicionalmente la clasificación a nivel de género en la familia Dacrymycetaceae se basa en la morfología del basidioma, formas típicas como cilíndricas, espatulados, pulvinados y turbinados caracterizan a los géneros *Calocera*, *Dacryopinax*, *Dacrymyces* y *Ditiola*, respectivamente (Mc Nabb, 1965^a, 1965^b, 1966, 1973; Oberwinkler, 1994; Shirouzu *et al.*, 2013).

Es frecuente observar que las especies del orden Dacrymycetales presentan en sus basidiomas coloraciones amarillentas a anaranjadas, debido a la presencia de carotenoides (Zamora & Ekman, 2020). Géneros como *Calocera*, *Dacrymyces* y *Dacryopinax* presentan colores amarillo brillante en la mayoría de sus especies, por ello características como forma y tamaño del basidioma son tomados en cuenta para la delimitación entre especies (Shirouzu *et al.*, 2009; 2017).

Todas las especies de la clase Dacrymycete son saprótrofas y causan pudrición café (Oberwinkler, 1994; Kirk *et al.*, 2001). Se considera que estas especies representan un linaje ancestral de basidiomicetos descomponedores de la madera y que divergieron hace aproximadamente 350 millones de años (Shirouzu *et al.*, 2013, 2020; Zamora y Ekman, 2020) La distribución a nivel mundial de las especies que comprenden a esta clase está determinada por el tipo de madera que degradan; Seifert (1983), McNabb (1965^{a, b, c}), Lowy (1971) y Shirouzu *et al.* (2009) refieren una distribución predominantemente en bosques de coníferas, sobre madera tanto de angiospermas como de gimnospermas. Especies como *Calocera cornea*, *Dacrymyces stillatus* y *Dacryopinax spathularia* tienen una distribución cosmopolita (McNabb, 1973; Shirouzu *et al.*, 2009, 2017), mientras que *Calocera lutea*, *Dacrymyces flabelliformis*, *Dacrymyces novae-zelandiae*, *Dacryopinax lowyi* y *Heterotextus miltinus* (Sierra & Cifuentes, 2005; Shirouzu, *et al.*, 2017) tienen distribuciones restringidas a la región australiana y a la provincia de la Faja Volcánica Transmexicana.

Las distribuciones geográficas de los hongos aún siguen siendo poco conocidas a pesar de su importancia para avanzar en la comprensión de los requisitos del hábitat, las interacciones de las especies y las funciones del ecosistema (Bazzicalupo *et al.*, 2019), en

este sentido, los datos resguardados en las colecciones micológicas cobran gran relevancia al ser una fuente de información taxonómica, geográfica y ecológica y que poco han sido utilizados para generar información más allá de listados fungísticos (Roy *et al.*, 2016). Así mismo, la aplicación de tecnologías de análisis como los sistemas de información geográfica permiten generar información que, a partir de datos de colectas, se tiene una idea más precisa de la riqueza y distribución de las especies (Lira, 2008).

Los macrohongos saprótrofos han sido poco abordados en estudios biogeográficos a diferencia de los hongos micorrizógenos (Kucuker y Baskent; 2015; Muzyka *et al.*, 2015; Roy *et al.*, 2016; Tedersoo *et al.*, 2010), en consecuencia, nosotros consideramos que las especies de la clase Dacrymycetes pueden ser sujetos a análisis dada su importancia ecológica como degradadores, información que puede ser relevante en el entendimiento de su biología y evolución. Así como en la generación de elementos críticos para la comprensión evolutiva en general de los principales linajes descomponedores de madera. El objetivo de este trabajo fue realizar un estudio areográfico, a partir de datos de colecciones biológicas, para conocer los patrones de distribución y de riqueza de las especies del orden Dacrymycetales en México, así como presentar una caracterización fisiográfica básica del hábitat de sus especies que expliquen discontinuidades en sus distribuciones geográficas.

Métodos

Se revisaron 14 colecciones micológicas en los siguientes herbarios: EBUM, ECOSUR, ECO-TA-HO, ENCB, FCME, FEZA, HEMIM, IBUG, ITCV, IZTA, LSUM, MEXU, TLXM y XAL (Thiers, 2016). Se buscaron registros de la clase Dacrymycetes en la literatura especializada mediante una revisión bibliográfica exhaustiva a partir de

colecciones bibliográficas (Scientia Fungorum) bases de datos de literatura académica (Web of Science, Scopus, Google Scholar), directorios de revistas (Latindex) y repositorios (SciELO). La revisión y acceso de las plataformas digitales se hicieron de manera constante durante los años de 2015 al 2020. Para adquirir el mayor número de registros posibles, se consultó la base de datos proporcionada por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) sobre la clase Dacrymycetes.

Se elaboró una base de datos a partir de todos los registros de las fuentes ya mencionadas. Los datos fueron agrupados en datos taxonómicos (familia, género, especie y autor), datos geográficos (estado, municipio, localidad, latitud y longitud), datos ecológicos (hábitat, vegetación asociada, ecorregión y fecha de colecta) y datos curatoriales (colector, número de colecta, herbario e institución). Los registros que no contaran con información geográfica fueron georreferenciados con ayuda de Google Earth (2018) con un error de georreferenciación menor a un segundo. La representación gráfica de la distribución geográfica de las especies se realizó mediante el software ArcView GIS versión 3.3.3 (ESRI, 1999).

La distribución de las especies y su cuantificación se analizó en función de cinco unidades de área diferentes: 1) Áreas Naturales Protegidas (ANP's) (CONANP, 2017) como una forma de conocer la presentación de las especies bajo algún esquema de protección federal; 2) cuadrículas de un grado de latitud y longitud, misma que es de uso común y reduce errores de mapeo (Contreras-Medina & Luna-Vega, 2007; González-Ávila *et al.*, 2016); 3) ecorregiones (INEGI, CONABIO & INE, 2008) con el fin de identificar áreas con base en sus rasgos característicos y que se relacione con la presencia de las especies de este estudio ; 4) entidad política, para conocer la diversidad y riqueza propia de cada estado y 5) provincias fisiográficas (Cervantes-Zamora *et al.*, 1990; CONABIO, 1997;

Morrone, 2017), conocer la relación entre la distribución de las especies con los aspectos geológicos y topográficos en las que se ha dividido el país.

Las localidades fueron sobrepuestas en un mapa de México a escala 1,250,000 generado por INEGI (2018). Para reconocer los patrones de riqueza de especies en cada sitio, las localidades en donde se ubicó a cada especie fueron sobrepuestas en la cuadrícula en el que fue dividido el país. Para ello, a cada cuadro se le asignó secuencialmente una numeración continua para su identificación.

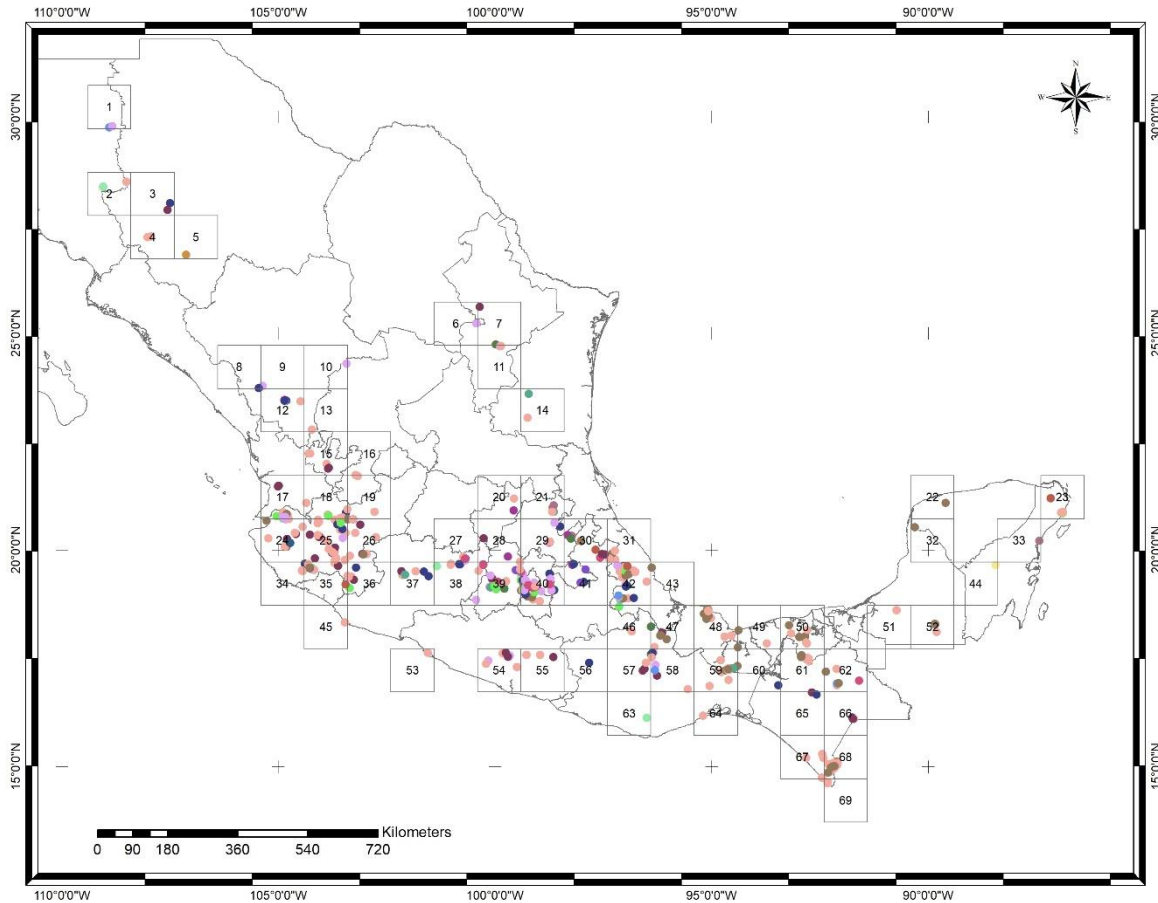
Para el análisis de las cuadrículas y mapas se utilizó el software Biodiverse 2.1 (Laffan *et al.*, 2010). En los análisis de elevación, latitud, precipitación y temperatura fueron incluidas 20 especies de la clase Dacrymycetes distribuidas en México (Cuadro 1). Se usaron diagramas de caja y bigotes como presentación visual para describir las características de elevación, latitud, precipitación y temperatura. Los límites máximos y mínimos fueron determinados para cada especie, así como la mediana y valores Q1, Q2 y Q3 (cuartiles), medidas que muestran la distribución y comportamiento de los datos. Los resultados se mostraron en gráficas cuyos intervalos de elevación fueron de 0–4500 m, de precipitación los intervalos fueron de 0–600 mm y de temperatura de 0–30°C. La latitud se acotó al territorio mexicano. Para el análisis de las variables ambientales, se descargaron datos de la plataforma de WorldClim (Fick & Hijmans, 2017). La información de WorldClim es generada a partir de la interpolación de datos promedios mensuales provenientes de entre 9,000 y 60,000 estaciones meteorológicas entre los años 1970 y 2000 (vers. 2; Fick & Hijmans, 2017; <http://www.worldclim.org/>) las capas de temperatura (mínimas, máximas y promedio) y las capas de precipitación total de los meses más lluviosos (junio-octubre). Finalmente, se determinaron los intervalos de elevación, latitud, precipitación y temperatura para cada especie.

Resultados

Se elaboró una base de datos con 1208 registros, se eliminaron 330 registros cuyos datos eran ambiguos, confusos o con poca precisión en las localidades, así mismo, se eliminaron registros cuyos taxones fueran repetidos. Finalmente, se obtuvo una base de datos con 878 registros que fueron utilizados para este análisis.

Actualmente están registrados ocho géneros y 20 especies de Dacrymycetales en México (Figura 1); de ellos, siete géneros abarcan 19 especies que pertenecen a Dacrymycetaceae, y el género monotípico restante pertenece a Cerinomycetaceae (Cuadro 1). El género con mayor número de especies en México es *Dacrymyces* con seis especies (Castro-Santiuste *et al.* 2017).

Figura 1. Mapa de distribución geográfica de las especies de la clase de Dacrymycetes en México. Los puntos de colores corresponden a las 20 especies distribuidas en el país.



Cuadro 1. Clasificación de las especies de la clase Dacrymycetes registradas en México.

| Familia | Género | Especie/ (no. Registro) |
|-----------------------------------|---|---|
| Cerinomycetaceae | <i>Cerinomyces</i> G.W. Martin | <i>Cerinomyces lagerheimii</i> (Pat.) McNabb /(1) |
| Dacrymycetaceae | <i>Arrhytidia</i> Berk. & M.A. Curtis | <i>Arrhytidia involuta</i> (Schwein.) Coker /(2) |
| | <i>Calocera</i> (Fr.) Fr. | <i>Calocera cornea</i> (Batsch) Fr. /(59) |
| | | <i>C. macrospora</i> Brasf. /(14) |
| | | <i>C. viscosa</i> (Pers.) Fr. /(100) |
| | | <i>Dacrymyces capitatus</i> Schwein. /(14) |
| | <i>Dacrymyces</i> Nees | <i>D. chrysospermus</i> Berk. & M.A. Curtis /(98) |
| | | <i>D. dictyosporus</i> G.W. Martin /(83) |
| | | <i>D. punctiformis</i> Neuhoff /(12) |
| | | <i>D. stillatus</i> Nees /(22) |
| <i>D. variisporus</i> McNabb /(1) | | |

| | | |
|--|-----------------------------------|--|
| | | <i>Dacryopinax elegans</i> (Berk. & M.A. Curtis) G.W. Martin /(88) |
| | <i>Dacryopinax</i> G.W. Martin | <i>D. lowyi</i> S. Sierra & Cifuentes /(34) |
| | | <i>D. martinii</i> Lowy /(2) |
| | | <i>D. spathularia</i> (Schwein.) G.W. Martin /(301) |
| | | <i>Ditiola radicata</i> (Alb. & Schwein.) Fr /(6) |
| | <i>Ditiola</i> Fr. | <i>Guepiniopsis buccina</i> (Pers.) L.L. Kenn. /(15) |
| | <i>Guepiniopsis</i> Pat. | <i>Heterotextus alpinus</i> (Earle) G.W.Martin /(20) |
| | <i>Heterotextus</i> Lloyd | |
| | | <i>H. peziziformis</i> (Berk.) Lloyd /(3) |
| | | |

Riqueza de especies

En 69 de 240 cuadros de 1°x 1° del territorio mexicano se registró al menos una especie de Dacrymycetales. (Figura 1). Las tres especies con mayor número de registros son *Dacryopinax spathularia* (301), *Calocera viscosa* (100) y *Dacrymyces chrysospermus* (98). Los sitios con mayor riqueza de especies corresponden a los cuadros 39 y 40 ubicados en la Faja Volcánica Transmexicana (FVT) (Ciudad de México, Estado de México, Michoacán y Morelos) y el cuadro 42 ubicado en la Sierra Madre Oriental (Veracruz) (Cuadro 2, Figura 1). Los cuadros 16, 22 y 32 presentan el menor número de riqueza, con uno a dos especies registradas que pertenecen a un género (Figura 1). Las especies con el menor número de registros son *Arrhytidia involuta* (2), *Cerinomyces lagerheimii* (1), *Dacrymyces variisporus* (1), *Dacryopinax martinii* (2), *Heterotextus luteus* (3) y *Heterotextus peziziformis* (3).

Cuadro 2. Cuadros con mayor riqueza, número de registros y de especies de Dacrymycetales en México.

| Cuadro | No. de registros | No. de especies | Especies |
|--------|------------------|-----------------|--|
| 40 | 154 | 15 | <i>Calocera cornea</i> , <i>C. macrospora</i> , <i>C. viscosa</i> , <i>Dacrymyces capitatus</i> , <i>D. chrysospermus</i> , <i>D. dictyosporus</i> , <i>D. punctiformis</i> , <i>D. stillatus</i> , <i>Dacryopinax elegans</i> , <i>D. lowyi</i> , <i>D. spathularia</i> , <i>Ditiola radicata</i> , <i>Guepinopsis buccina</i> , <i>Heterotextus alpinus</i> , <i>H. peziziformis</i> . |
| 39 | 64 | 13 | <i>Arrythidia involuta</i> , <i>Calocera cornea</i> , <i>C. macrospora</i> , <i>C. viscosa</i> , <i>Dacrymyces capitatus</i> , <i>D. chrysospermus</i> , <i>D. dictyosporus</i> , <i>D. punctiformis</i> , <i>D. stillatus</i> , <i>Dacryopinax elegans</i> , <i>D. lowyi</i> , <i>D. spathularia</i> , <i>Guepiniopsis buccina</i> . |
| 42 | 69 | 13 | <i>Arrythitia involuta</i> , <i>Calocera cornea</i> , <i>C. macrospora</i> , <i>C. viscosa</i> , <i>D. chrysospermus</i> , <i>D. punctiformis</i> , <i>Dacryopinax elegans</i> , <i>D. spathularia</i> , <i>Ditiola radicata</i> , <i>Guepiniopsis buccina</i> , <i>Heterotextus alpinus</i> , <i>H. luteus</i> , <i>H. peziziformis</i> . |

Las entidades políticas con el mayor número de géneros, especies y registros corresponden al Estado de México, Veracruz, Morelos y Jalisco, mientras que Campeche, Yucatán y Zacatecas son las entidades políticas con el menor número de especies y registros (Cuadro 3). En los estados de Aguascalientes, Baja California, Baja California

Sur, Colima, Guanajuato, San Luis Potosí y Sinaloa no se tienen registros de miembros de esta clase.

Cuadro 3. Número de géneros, especies y registros de Dacrymycetales en México por entidad política.

| Entidad política | Número de géneros | Número de especies | Número de registros |
|------------------|-------------------|--------------------|---------------------|
| Estado de México | 6 | 15 | 104 |
| Veracruz | 7 | 14 | 129 |
| Morelos | 6 | 12 | 69 |
| Ciudad de México | 4 | 10 | 39 |
| Michoacán | 4 | 9 | 45 |
| Durango | 4 | 8 | 19 |
| Jalisco | 3 | 8 | 197 |
| Oaxaca | 3 | 8 | 33 |
| Hidalgo | 5 | 7 | 15 |
| Tlaxcala | 4 | 7 | 38 |
| Puebla | 4 | 7 | 15 |
| Chiapas | 3 | 7 | 60 |
| Quintana Roo | 4 | 5 | 12 |
| Nayarit | 3 | 5 | 10 |
| Chihuahua | 3 | 5 | 8 |
| Sonora | 2 | 5 | 12 |

| | | | |
|------------|---|---|----|
| Nuevo León | 2 | 4 | 10 |
| Querétaro | 3 | 3 | 3 |
| Tabasco | 2 | 3 | 24 |
| Guerrero | 2 | 3 | 22 |
| Coahuila | 2 | 2 | 2 |
| Tamaulipas | 2 | 2 | 2 |
| Campeche | 1 | 2 | 8 |
| Zacatecas | 1 | 1 | 3 |
| Yucatán | 1 | 1 | 1 |

De acuerdo con las provincias fisiográficas, de las 88 que está dividido el país, en nueve se encontró al menos un registro, donde la FVT presentó el mayor número de registros, géneros y especies, seguido de la Sierra Madre del Sur. La Mesa del Centro fue la que presentó el menor número de registros y menor riqueza (Cuadro 4). Con respecto a la presencia de los géneros en las provincias biogeográficas (CONABIO, 1997; Morrone, 2017), la mayor parte de los registros se encuentran de nuevo en la FVT (Cuadro 5). Asimismo, las distribuciones de la mayoría de los registros coinciden con alguna Área Natural Protegida.

Cuadro 4. Número de géneros, especies y registros de Dacrymycetales en México por provincias fisiográficas.

| Provincia fisiográfica | Número de géneros | Número de especies | Número de registros |
|--------------------------------|-------------------|--------------------|---------------------|
| Cordillera Centroamericana | 3 | 4 | 51 |
| Faja Volcánica Transmexicana | 7 | 18 | 507 |
| Llanura Costera del Golfo Sur | 6 | 6 | 77 |
| Mesa del Centro | 1 | 1 | 1 |
| Península de Yucatán | 4 | 6 | 21 |
| Sierra Madre del Sur | 4 | 12 | 116 |
| Sierra Madre Occidental | 4 | 12 | 49 |
| Sierra Madre Oriental | 6 | 11 | 35 |
| Sierras de Chiapas y Guatemala | 3 | 7 | 22 |

Cuadro 5. Cuadros con registros de más de cinco especies de Dacrymycetales en México, indicando el área natural protegida, entidad y provincia biogeográfica a la que pertenecen.

| Cuadro | Número de géneros/especies | ANP's | Entidad política | Provincia biogeográfica |
|--------|----------------------------|--|--|---|
| 40 | 6/15 | Insurgente Miguel Hidalgo y Costilla; Desierto de los Leones; Lagunas de Zempoala; Corredor biológico Chichinautzin; El Tepozteco; Iztaccíhuatl-Popocatepetl | Ciudad de México, Estado de México, Morelos y Puebla | Faja Volcánica Transmexicana y Depresión del Balsas |

| | | | | |
|----|------|--|------------------------------|---|
| 39 | 5/13 | Mariposa Monarca; Bosencheve; Z.P.F.T.C.C. de los ríos Valle de Bravo, Malacatepec, Tilostoc y Temascaltepec; Nevado de Toluca | Estado de México y Michoacán | Faja Volcánica Transmexicana |
| 42 | 7/13 | Cofre de Perote; Cañón del Río Blanco | Veracruz | Sierra Madre Oriental, Oaxaca y Golfo de México |
| 1 | 5/8 | Norte de CADNR | Nayarit | Sierra Madre Occidental |
| 30 | 5/7 | Cuenca Hidrográfica del río Necaxa | Puebla e Hidalgo | Sierra Madre Oriental |
| 35 | 4/7 | Sierra de Manantlán / Jalisco | | Faja Volcánica Transmexicana |
| 41 | 4/7 | La Malinche | Tlaxcala | Faja Volcánica Transmexicana y Altiplano Sur |
| 37 | 4/6 | Sin coincidencia | Michoacán | Faja Volcánica Transmexicana |
| 18 | 3/6 | Sur de CADNR | Nayarit | Faja Volcánica Transmexicana |
| 25 | 3/6 | La Primavera y Sierra de Quila | Jalisco | Faja Volcánica Transmexicana |
| 27 | 3/6 | Sin coincidencia | Michoacán | Faja Volcánica Transmexicana |
| 38 | 3/6 | Cerro de Garnica; Insurgente José María Morelos | Michoacán | Faja Volcánica Transmexicana |
| 58 | 3/6 | Sin coincidencia | Oaxaca | Oaxaca y Sierra Madre del Sur |

Con respecto a las ecorregiones, las Sierras Templadas son las que albergan la mayoría de las especies de la clase Dacrymycetes, en contraste con las Elevaciones Semiáridas Meridionales con poca representatividad (Cuadro 6).

Cuadro 6. Número de géneros, especies y registros por ecorregiones de Dacrymycetales en México.

| Ecorregiones | Número de géneros/especies | Especies | Registros |
|-----------------------|----------------------------|--|-----------|
| Sierras Templadas | 7/19 | <i>Arrythidia involuta</i> , <i>Calocera cornea</i> , <i>C. macrospora</i> , <i>C. viscosa</i> , <i>Dacrymyces capitatus</i> , <i>D. chrysospermus</i> , <i>D. dictyosporus</i> , <i>D. punctiformis</i> , <i>D. stillatus</i> , <i>D. variisporus</i> , <i>Dacryopinax elegans</i> , <i>D. lowyi</i> , <i>D. martinii</i> , <i>D. spathularia</i> , <i>Ditiola radicata</i> , <i>Guepiniopsis buccina</i> , <i>Heterotextus alpinus</i> , <i>H. luteus</i> , <i>H. peziziformis</i> . | 666 |
| Selvas Cálido-Húmedas | 6/11 | <i>Calocera cornea</i> , <i>C. macrospora</i> , <i>C. viscosa</i> , <i>C. lagerheimii</i> , <i>Dacrymyces capitatus</i> , <i>D. dictyosporus</i> , <i>Dacryopinax elegans</i> , <i>D. lowyi</i> , <i>D. spathularia</i> , <i>Ditiola radicata</i> , <i>Guepiniopsis buccina</i> . | 162 |

| | | | |
|--|-----|---|----|
| Selvas Cálido-Secas | 4/8 | <i>Calocera cornea</i> , <i>C. macrospora</i> , <i>C. viscosa</i> , <i>Dacrymyces</i> <i>chrysospermus</i> , <i>D. dictyosporus</i> , <i>Dacryopinax elegans</i> , <i>D.</i> <i>spathularia</i> , <i>Guepiniopsis buccina</i> . | 37 |
| Elevaciones Semiáridas Meridionales | 3/4 | <i>Calocera viscosa</i> , <i>Dacrymyces</i> <i>chrysospermus</i> , <i>D. dictyosporus</i> <i>Dacryopinax spathularia</i> . | 12 |

De los más de 150 usos de suelo y vegetación (INEGI, 2016) presentes en México, los siete géneros están registrados en 35 tipos de vegetación. El bosque de pino-encino presentó el mayor número de registros (119), seguido del bosque de oyamel (109) y bosque de pino (86). Las selvas medianas y la vegetación secundaria tuvieron el menor número de registros (1-3).

Con respecto al intervalo altitudinal, *D. spathularia* tiene uno de los más amplios, de 0 a 3320 m s.n.m, seguido de *C. cornea*, de 5 a 3630 m s.n.m). Con excepción de las especies de un solo registro, *D. lowyi* tiene uno de los intervalos más reducido, de 2235 a 3490 m s.n.m. (Figura 2). Las gráficas con respecto a la latitud indican que los Dacrymycetales están mejor representados en la FVT (Fig. 3).

Figura 2. Intervalos de elevación sobre el nivel del mar de las especies de la clase Dacrymycetes. Los datos se muestran como el valor medio (x), Q1 y Q3 (cuartiles; líneas), y valores de elevación máximos y mínimos. Los puntos corresponden a registros fuera del comportamiento normal.

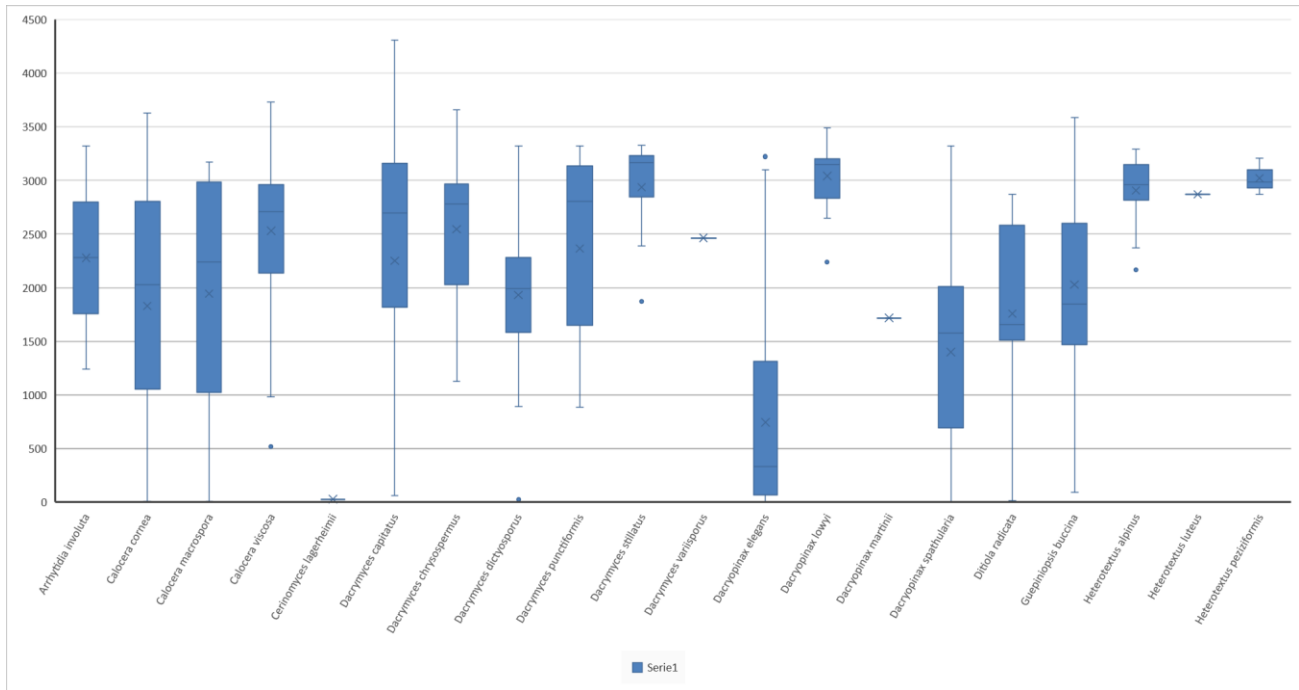
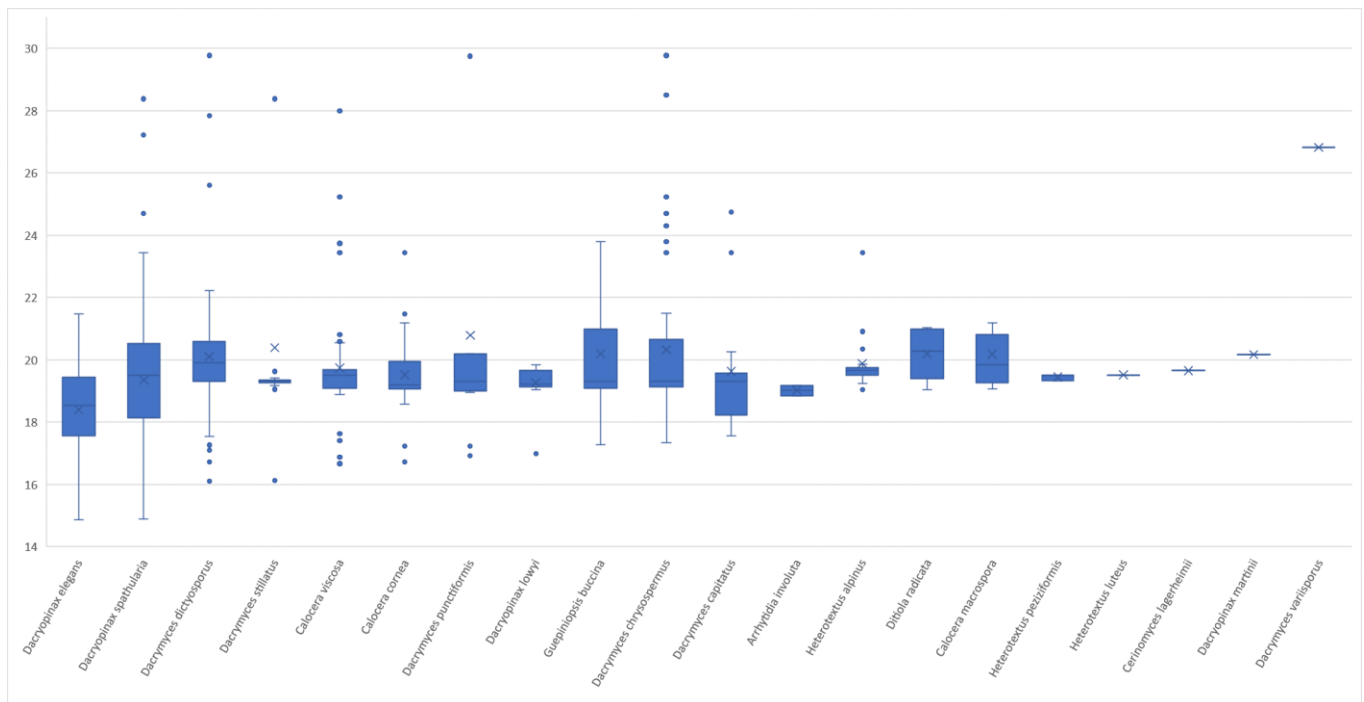


Figura 3. Intervalos en latitud de las especies de la clase Dacrymycetes.



Los intervalos de precipitación muestran que las especies de *Dacrymyces capitatus*, *Dacryopinax elegans* y *D. spathularia* presentan los intervalos más amplios. Especies como *Dacrymyces stillatus* y *Dacryopinax lowyi* presentan los intervalos más reducidos (Fig. 4). El resto de las especies se encuentran entre los 140 y 280 mm. De acuerdo a los intervalos de temperatura, las especies *Dacryopinax elegans* y *D. spathularia* se desarrollan por arriba de los 15°C hasta llegar a los 25°C. Las demás especies pueden crecer a temperaturas menores a 15°C y hasta 23°C (Fig.5).

Figura 4. Intervalos en precipitación de las especies de la clase Dacrymycetes.

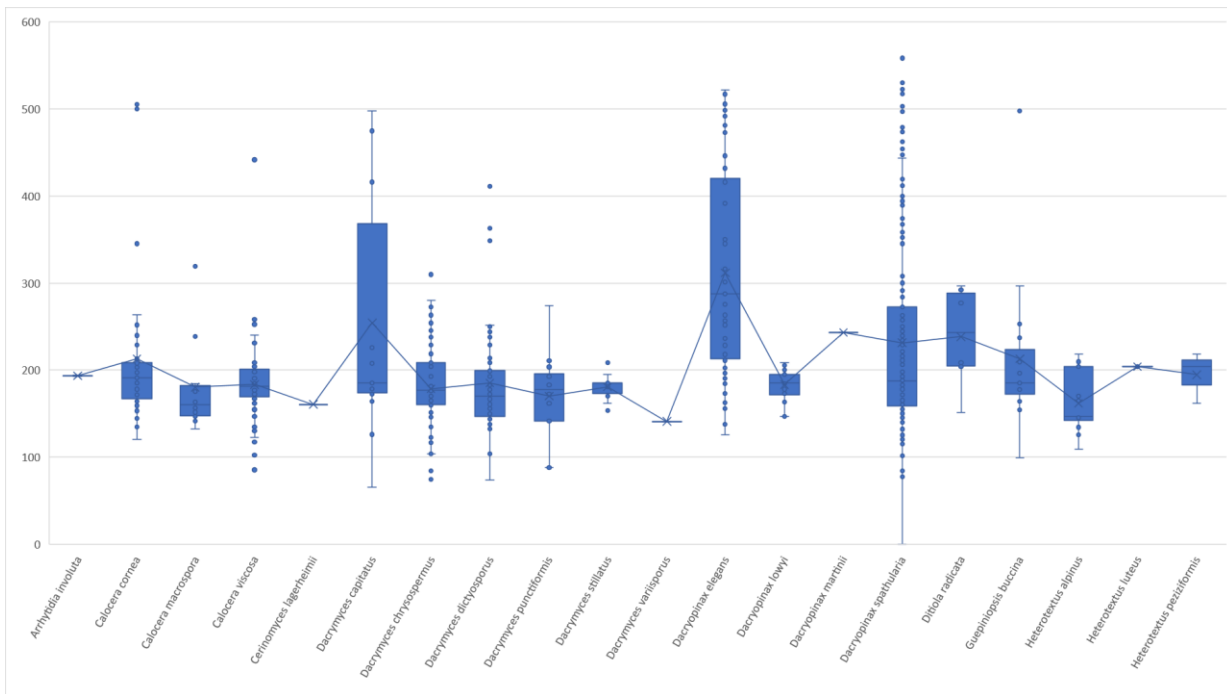
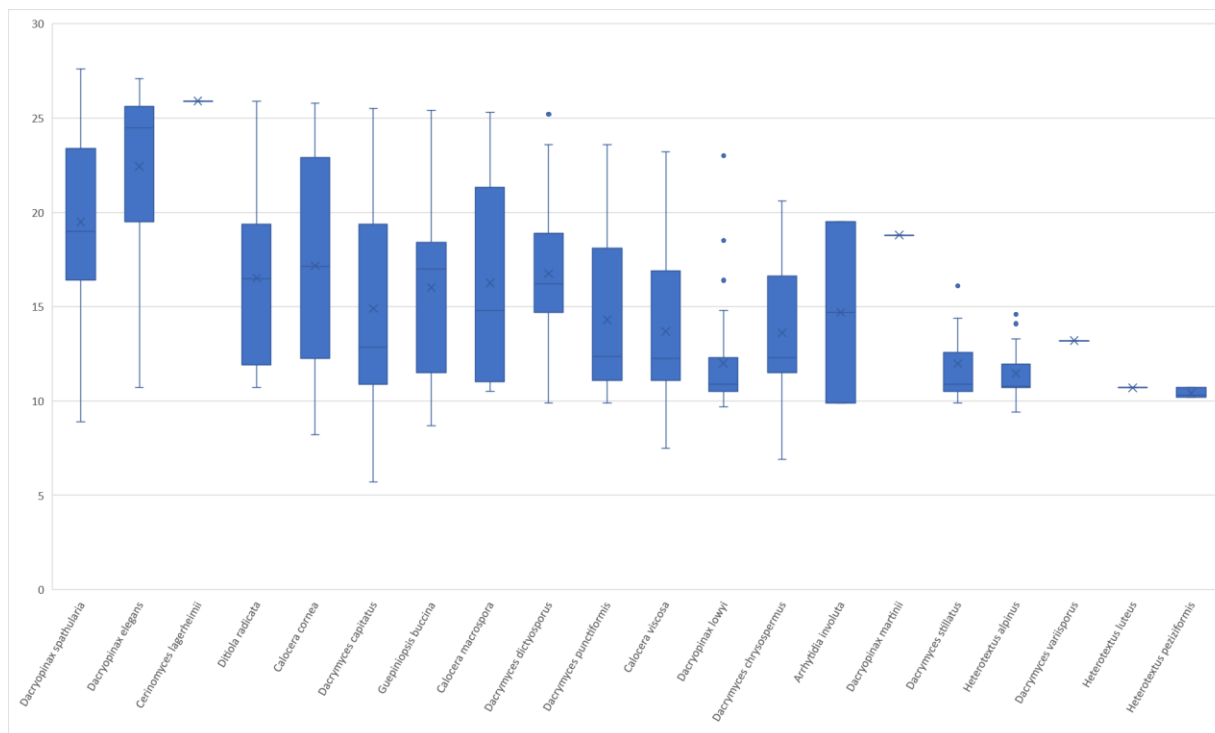


Figura 5. Intervalos en temperatura de las especies de la clase Dacrymycetes.



Discusión

Los datos obtenidos muestran que la riqueza de especies de Dacrymycetales está distribuida de manera heterogénea en el país, siendo la parte central de la FVT la que concentra el mayor número de registros y especies. Esta zona es importante ya que en ella está presente el 50% (439) de los registros, que corresponden a siete géneros (*Arrhytidia*, *Calocera*, *Dacrymyces*, *Dacryopinax*, *Ditiola*, *Guepiniopsis* y *Heterotextus*) y a 19 de las 20 especies registradas.

La FVT es un área muy compleja en origen y en medio físico, con casi todos los tipos de vegetación presentes, en la que predominan los bosques de coníferas (Espinosa *et al.*, 2007; Ferrari, 2000; Torres-Miranda y Luna-Vega, 2007). Esta cordillera está reconocida como centro de diversificación, endemismo y transición biogeográfica para una

gran variedad de taxones, como son aves, mamíferos, insectos, hongos, musgos y pinos (Contreras-Medina & Luna-Vega, 2007; Delgadillo, 2003; Farjon & Styles, 1997; Gámez *et al.*, 2012; García-Marmolejo *et al.*, 2008; García-Trejo & Navarro-Sigüenza, 2004; García-Vázquez *et al.*, 2009; González-Ávila *et al.*, 2018; Morrone, 2010; Navarro-Sigüenza *et al.*, 2007; Salinas-Moreno *et al.*, 2004).

En cuanto a los tipos de vegetación, la mayoría de los registros corresponden a bosques templados (bosques de pino-encino, oyamel y pino) y son los que predominan dentro de la FVT (Rzedowski, 2006), lo que refleja la marcada afinidad de estos hongos por estos tipos de vegetación (Shirouzu *et al.*, 2012). La presencia de la mayoría de las especies y los niveles altos de riqueza en la FVT también pueden ser debidos, en parte, a que son las áreas más recolectadas por los grupos de investigación en plantas (Delgadillo *et al.*, 2003), animales (Ríos-Muñoz y Espinosa-Martínez, 2019) y hongos (González-Ávila *et al.*, 2018), ya que en ella existe una gran representación de bosques de coníferas, donde se desarrollan la mayor parte de las especies de Dacrymycetales. Es un hecho que las especies de este orden tienen una menor representación en los bosques tropicales mexicanos; no obstante, probablemente el esfuerzo de recolecta ha sido menor en estos tipos de vegetación.

González-Ávila *et al.* (2016) en un análisis de la distribución del orden Gomphales, reportan dos patrones generales, uno de tierras bajas a elevaciones por debajo de los 1000 m en bosques tropicales y otro montano a elevaciones superiores de 1000 m en bosques de coníferas y que en su mayoría corresponde a la FVT. Los resultados obtenidos en este análisis coinciden con este tipo de patrón montano. En otro estudio de González-Ávila *et al.* (2018) consideran a la FVT como una zona biodiversa en especies del género *Clavariadelphus*, concentrándose en esta zona el 68.4 % de la diversidad total a nivel

mundial, así mismo, los autores señalan que la riqueza de especies está distribuida de forma heterogénea, donde las porciones central y oriental de la FVT son las que concentran el mayor número de registros. Situación similar ocurre en las especies de esta clase, donde la mayor distribución se ve en la FVT.

Calocera cornea, *Dacrymyces dictyosporus* y *Dacryopinax spathularia* son especies ampliamente distribuidas en diferentes tipos de ambientes y es probable que incluyan especies crípticas y que por lo tanto sean más de un linaje (Zamora y Ekman 2020). Existen investigaciones que sugieren que especies que se distribuyen ampliamente se tratan de más de una entidad taxonómica (Bensch *et al.*, 2010). En macrohongos, el mismo nombre científico se ha aplicado a poblaciones morfológicamente similares en Europa y América, no obstante, el taxón pertenece a diferentes especies (Petersen & Hughes, 2012).

Las entidades políticas que mostraron el mayor número de registros y riqueza coinciden con algunos de los principales centros universitarios y de investigación. Jalisco tiene 197 registros y el 97% de éstos fueron recolectados por investigadores adscritos a una institución universitaria de la entidad o a la cercanía, caso similar con el Estado de México y Veracruz, con 90% y 49% respectivamente, lo que podría sugerir que estas zonas son más ricas por un efecto secundario del esfuerzo de recolecta. Para precisar podría ser necesario un estudio que permita establecer si existe correlación entre la riqueza y el esfuerzo de recolecta, lo cual podría señalar qué tanto se estarían ocultando los patrones reales de distribución de estas especies.

La mayor parte de los registros que corresponden al Estado de México y Jalisco presentan una disparidad en cuanto a la riqueza de especies, ambas entidades se localizan en la FVT, no obstante, la mayor riqueza de especies se registra para el Estado de México donde la historia geológica y las condiciones orográficas confluyen con la complejidad de

las subprovincias de la Sierra Madre Oriental (Eguiluz *et al.*, 2000). Adicionalmente, los registros antropogénicos más antiguos se registran en la vertiente del Golfo de México y que corresponden a los primeros asentamientos humanos con el establecimiento de la cultura Olmeca hacia el año 1 500 a. C. (Caballero *et al.*, 2011), con ello los disturbios, como la abundancia de troncos caídos, pudieron favorecer el crecimiento y proliferación de especies saprótrofas lignícolas (Newbound *et al.*, 2010).

A pesar de que México ha sido grandemente explorado, existen entidades políticas que no reportan registros de esta clase, como son Aguascalientes, Baja California Norte, Baja California Sur, Colima, Guanajuato, San Luis Potosí y Sinaloa. Esto no es indicativo de que las especies de esta clase no se desarrollen en dichos estados, ya que todos ellos presentan en alguna parte de su territorio serranías en donde prosperan los bosques templados, tipos de vegetación en los que se desarrollan estos hongos.

La Áreas Naturales Protegidas como herramienta de conservación cumplen con varios objetivos, entre ellos, ser sitios de investigación científica (CONANP, 2017). En este trabajo, una gran parte de los registros de especies fueron recolectados en estas áreas, con ello se resalta la importancia en la conservación de estos espacios.

La mayoría de las especies de la clase Dacrymycetes se desarrollan en zonas templadas, como se muestra en este análisis, en donde la mayor parte de los registros correspondieron a la ecorregión de Sierras Templadas (sensu INEGI, CONABIO & INE, 2008), en donde estos hongos saprótrofos son descomponedores de madera (Seifert, 1983), sobre gimnospermas y angiospermas (McNabb, 1965^{a,b,c}, 1966, 1973; Lowy, 1980; Oberwinkler, 2014). En México sus principales hospederos corresponden a madera de pino, encino y oyamel, aunque no tienen hábitos estrictos para estos tipos de árboles, si bien, se ha observado que son más frecuentes en los bosques de coníferas. Como resultado de un

estudio de Shirouzu *et al.* (2012) con respecto a la recurrencia de hospederos en Dacrymycetes, indicaron que la composición de las especies arbóreas es un factor clave que determina la distribución de estas especies, siendo el grupo de árboles de hojas anchas y coníferas parte de la composición característica en la que ocurren las especies de Dacrymycetes.

Algunas especies de esta clase pueden tener cierta preferencia por algún tipo de sustrato dentro del bosque de coníferas, por ejemplo por *Pinus* y *Abies* (Shirouzu *et al.*, 2012; Oberwinkler, 2014) o en bosques de *Quercus* (Shirouzu *et al.*, 2012). En el presente estudio fue difícil determinar si existe esa preferencia debido a la ausencia de datos más precisos acerca del tipo de madera en el que se había desarrollado el ejemplar recolectado. Por ejemplo, *Calocera macrospora* y *Dacrymyces stillatus* se recolectaron para bosques de oyamel, pino y pino-encino; en este último tipo de vegetación no existe la certeza de saber si el ejemplar fue recolectado sobre madera de un pino o un encino, de esta manera no se puede asegurar que el tipo de hospedero se restringe a coníferas.

Los datos con respecto a la elevación corroboran que los Dacrymycetales están mejor representados en los bosques de montaña, entre los 1500 y los 3000 m s.n.m. (Figura 2). Son pocas las especies presentes en tierras bajas, entre ellas principalmente *D. elegans*, especie mejor representada en zonas de bosque tropical, como ya lo habían mencionado Sierra *et al.* (2012) y Alvarenga & Xavier-Santos (2015). Se ha observado que especies saprótrofas y ectomicorrizógenas presentan cambios en sus patrones altitudinales en respuesta al cambio climático, así mismo, las especies que se distribuyen hacia mayores altitudes pueden adaptarse mejor al estrés por temperatura y las heladas en comparación con las especies de baja altitud que experimentan condiciones más estables (Diez *et al.*, 2020). Organismos presentes en elevaciones más altas tienen intervalos de distribución más

amplios que aquellos que se encuentran en elevaciones más bajas (Ogwu *et al.*, 2019). De acuerdo a la clasificación de Rzedowski (2006) sobre la vegetación del bosque mesófilo de montaña, la mayor parte de las especies de la clase Dacrymycetes se encuentran en este ecosistema, sin embargo, algunos miembros de la misma clase también se desarrollan en bosques de coníferas a mayor altitud.

Los resultados con respecto a la latitud arrojaron que los Dacrymycetales están mejor representados en la FVT (Figura 3), a latitudes entre 19 y 21°, intervalo que coincide nuevamente con la ubicación de la FVT. Dicha diversidad es congruente con lo registrado para el género *Dendroctonus* (Salinas-Moreno *et al.*, 2004), el cual es parásito de coníferas, lo que refuerza la idea de la FVT como un área importante para estas gimnospermas en México (Contreras-Medina *et al.*, 2007).

La FVT es un conjunto de volcanes de diferentes edades que cruza el territorio mexicano de este a oeste, considerada de origen complejo (Ferrari, 2000; Mastretta-Yanes *et al.*, 2015). Ferrusquía-Villafranca (2007) sugirió que esta cordillera se ha formado durante los últimos 19 millones de años, en el Mioceno Medio. Se considera que las primeras especies pertenecientes a la clase Dacrymycetes tienen una edad estimada de 280-360 millones de años (Shirouzu *et al.*, 2013), por lo que la FVT puede considerarse como un centro de diversificación de estos hongos, como también ya había sido señalado para el género *Clavariadelphus* (González-Ávila *et al.*, 2018). Por medio de la geodiversificación de la FVT, el sustrato rocoso cambió junto con otros factores ambientales como la altitud y la latitud, lo que promovió cambios en la biota (Ferrusquía-Villafranca, 2007; Mastretta-Yanes *et al.*, 2015).

La humedad y temperatura son factores importantes que influyen en el crecimiento de los hongos, sobre todo, estos factores tienen un papel clave en el desarrollo de los

cuerpos fructíferos (Eveling *et al.*, 1990; Kauserud *et al.*, 2008; Jarvis *et al.*, 2017). En México la mayor parte de la precipitación ocurre durante el verano (Méndez-González *et al.*, 2008). Debido a ello, los datos de precipitación fueron tomados a partir de los meses de junio a octubre. De acuerdo a este estudio, la mayoría de las especies de esta clase desarrollan sus cuerpos fructíferos en un intervalo entre 100 y 300 mm. No existen datos precisos en cuanto a la cantidad de precipitación y su relación con el desarrollo de cuerpos fructíferos en otros grupos de hongos en México. En los trabajos donde se abordan aspectos ecológicos solo es mencionada la importancia de las variables climáticas en la fructificación (Velasco-Bautista *et al.*, 2010; Zamora-Martínez *et al.*, 2014). Las especies *Dacrymyces capitatus* y *Dacryopinax elegans* presentan los intervalos más amplios 180-380 mm y 200-410 mm respectivamente. *Dacrymyces capitatus* se encuentra creciendo en los bosques templados y a diferencia del resto de las especies que también se encuentran en estos bosques, ésta es la única que muestra una preferencia mayor en cantidades de precipitación. *Dacryopinax elegans* se caracteriza por desarrollarse en bosques tropicales donde la precipitación en verano es mayor con respecto a otros hábitats. Para la temperatura, las especies *Dacryopinax elegans* y *Dacryopinax spathularia* que presentan los intervalos más cálidos están en lugares donde las temperaturas son mayores como los bosques tropicales a diferencia de los bosques templados. Una situación similar ocurre con la precipitación, ya que en México no existen datos concisos acerca de intervalos de temperatura en el cual se desarrollen los esporomas de hongos silvestres. La información en cuanto a temperatura está enfocada a los hongos de importancia como modelo de estudio y a los hongos saprótrofos cultivados, por ejemplo, *Agaricus bisporus*, *Pleurotus ostreatus* y *Volvariella volvacea* comienzan la formación de sus basidiomas con un descenso en la temperatura y de manera general se ha observado que la fase de crecimiento micelial está

entre 20 y 25°C y la temperatura debe bajar a 16°C para inducir la producción de cuerpos fructíferos (Moore *et al.*, 2008; Sakamoto, 2018). La mayoría de los Dacrymycetes desarrollan sus esporomas a un intervalo de 12 a 18°C.

Conclusiones

Un estudio biogeográfico inicia con la recopilación de datos de distribución, los ejemplares obtenidos en recolectas se encuentran en colecciones científicas y éstos son las fuentes de información biológica más importante (James *et al.*, 2018) mientras más datos se compile no solo se podrá describir la distribución, sino que también podrán analizarse los patrones espaciales. Las explicaciones acerca de los patrones de distribución pueden ser muy variadas. Una de las hipótesis que tratan de explicar la variación de las especies en las áreas es la relación de la riqueza con gradientes ambientales como la altitud, grado de perturbación y diversidad de hábitats.

Las especies del orden Dacrymycetales habitan en su mayoría en bosques mesófilos de montaña y en bosques de coníferas, con una menor proporción en los tropicales. La mayoría de las especies ocasionan pudrición de la madera de encinos, pinos y abetos. La riqueza de especies de algunos grupos de hongos, plantas y animales que habitan en la FVT son congruentes entre sí, donde son comunes los bosques de *Pinus*, *Quercus* y *Abies*. Veracruz es la entidad política con el mayor número de géneros y el Estado de México en especies, mientras que Jalisco con el mayor número de registros. *Dacryopinax lowyi* es endémica de México de la FVT, mientras que *Dacryopinax spathularia* es la especie que presenta la distribución más amplia dentro del territorio nacional. Las variables ambientales como la precipitación y la temperatura, son factores importantes que influyen en la fructificación de los hongos.

Referencias

- Alvarenga R.L.M. & Xavier-Santos S. 2015. A checklist of Jelly Fungi (Agaricomycotina: Basidiomycota) recorded in Brazil. *Mycotaxon* 130: 1-14.
- Bensch K., Groenewald J.Z, Dijksterhuis J., Starink-Willemse M., Andersen B., Summerell B.A, Shin H-D., Dugan F.M, Schroers H-J., Braun U. & Crous P.W. 2010. Species and ecological diversity within the *Cladosporium cladosporioides* complex (Davidiellaceae, Capnodiales). *Studies in Mycology* 67:1-94.
- Bazzicalupo A.L., Whitton J. & Berbee M.L. 2019. Over the hills, but how far away? Estimates of mushroom geographic range extents. *Journal of Biogeography* 46: 1547-1557.
- Caballero M., Lozano- García M.S. & Ortega B. 2011. Impacto humano y cambio climático en la región de Los Tuxtlas y sus implicaciones paleoambientales en Mesoamérica. En: Escenarios de cambio climático: registros del Cuaternario en América Latina II, Caballero M. & Ortega B. (Eds.), UNAM. México, D.F.
- Castro-Santiuste S., Sierra S., Guzmán-Dávalos L. & Luna-Vega I. 2017. A review of the taxonomy and species diversity in Dacrymycetes (Fungi, Basidiomycota) in Mexico. *Nova Hedwigia* 105: 365-384.
- Cervantes-Zamora Y., Cornejo-Olgín S.L., Lucero-Márquez R., Espinoza-Rodríguez J.M., Miranda-Viquez, E. & Pineda-Velázquez A. 1990. "Provincias Fisiográficas de México". Extraído de Clasificación de Regiones Naturales de México II, IV.10.2. Atlas Nacional de México. Vol. II. Escala 1:4000000. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- CONANP. 2017. "Áreas Naturales Protegidas Federales de México. Mayo 2017", edición

1. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Ciudad de México.
- CONABIO.1997. Catálogo de metadatos geográficos. Metadato: “Provincias biogeográficas de México”. Escala 1:4 000 000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Ciudad de México, México.
- Contreras-Medina R. 2006. Los métodos de análisis biogeográfico y su aplicación a la distribución de las gimnospermas en México. *Interciencia* 31: 176-182.
- Contreras-Medina R. & Luna-Vega I. 2007. Species richness, endemism and conservation of Mexican gymnosperms. *Biodiversity and Conservation* 16: 1803-1821.
- Contreras-Medina R., Castañeda-Aguado D. & González-Zamora A. 2007. Gimnospermas. En: Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana, Luna I., Morrone J.J. & Espinosa D. (Eds.), UNAM. México, D.F.
- Delgadillo C. 2003. Patrones biogeográficos de los musgos de México. En: Morrone J. y J. Llorente (eds.). Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 307 pp.
- Delgadillo C., Ríos J.L.V. & Aranda P.D. 2003. Endemism in the Mexican flora: a comparative study in three plant groups. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 90: 25-34.
- Diez J., Kauserud H., Andrew C., Heegaard E., Krisai-Greilhuber I., Senn-Irlet, B., Hoiland K., Egli S. & Büntgen U. 2020. Altitudinal upwards shifts in fungal fruiting in the Alps. *Proceedings of the Royal Society B* 287: 20192348.
- Eguiluz S., Aranda M., & Marret, R. 2000. Tectónica de la Sierra Madre Oriental, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 53: 1-26.
- Espinosa D., Ocegueda S., Aguilar C., Flores-Villela O. & Llorente J. 2007. El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. En: Capital

- Natural de México. Vol. 1. Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO. México, D.F.
- ESRI. 1999. ArcView Gis vs. 3.2. Environmental Systems Research Institute Inc., California.
- Eveling D.W., Wilson R.N., Gillespie E.S. & Bataille A. 1990. Environmental effects on sporocarp counts over fourteen years in a forest area. *Mycological Research* 94: 998-1002.
- Ferrari L. 2000. Avances en el conocimiento de la Faja Volcánica Transmexicana durante la última década. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 53: 84-92.
- Ferrusquía-Villafranca I. 2007. Ensayo sobre la caracterización y significación biológica. En: *Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana*, Luna I., Morrone J.J. y Espinosa D. (Eds.), UNAM. México, D.F.
- Farjon A. & Styles B.T. 1997. *Pinus* (Pinaceae). *Flora Neotropica monograph* 75, The New York Botanical Garden, Bronx, New York.
- Fick S.E., & Hijmans R.J. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology* 37: 4302-4315.
- Gámez N., Escalante T., Rodríguez G., Linaje M. & Morrone J.J. 2012. Caracterización biogeográfica de la Faja Volcánica Transmexicana y análisis de los patrones de distribución de su mastofauna. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 258-272.
- García-Marmolejo G., Escalante T. & Morrone J.J. 2008. Establecimiento de prioridades para la conservación de mamíferos terrestres neotropicales de México. *Mastozoología Neotropical* 15: 41-65.
- García-Trejo E.A & Navarro- Sigüenza A.G. 2004. Patrones biogeográficos de la riqueza de especies y el endemismo de la avifauna en el oeste de México. *Acta Zoológica*

- Mexicana 20: 167-185.
- García-Vázquez U.O., Canseco-Márquez L., Gutiérrez-Mayén G. & Trujano-Ortega M. 2009. Actualización del conocimiento de la fauna herpetológica en el estado de Puebla, México. Boletín Sociedad Herpetológica Mexicana 17: 12-36.
- González-Ávila P.A, Luna-Vega I, García-Sandoval R. & Contreras-Medina R. 2016. Distributional patterns of the order Gomphales (Fungi: Basidiomycota) in Mexico. Tropical Conservation Science 9: 1-17.
- González-Ávila A., Villegas-Ríos M., Pérez-Trejo J.A., Contreras-Medina R. & Luna-Vega I. 2018. Riqueza y endemismo de las especies de *Clavariadelphus* (Clavariadelphaceae: Gomphales) en la Faja Volcánica Transmexicana. Revista Mexicana de Biodiversidad 89: 1176-1189.
- Google Inc. 2018. Google Earth versión 7.3.2.549.
- Hibbett D.S., Binder M., Bischoff J.F., Blackwell M., Cannon P.F., *et al.* 2007. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. Mycological research 111: 509-547.
- INEGI. 2016. Conjunto de datos vectoriales de uso de suelo y vegetación. Escala 1:250 000. Serie VI (Capa Union), edición: 1. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Aguascalientes.
- INEGI. 2018. Áreas geoestadísticas estatales 1:250000, edición: 1. Instituto Nacional de Estadística y Geografía, Aguascalientes.
- INEGI, CONABIO & INE. 2008. Ecorregiones Terrestres de México. Escala 1:1000000. México, D.F. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad & Instituto Nacional de Ecología.

- James S.A., Soltis P.S., Belbin L., Chapman A.D., Nelson G., Paul D.L., & Collins M. 2018. Herbarium data: Global biodiversity and societal botanical needs for novel research. *Applications in plant sciences* 6: e1024.
- Jarvis S.G., Holden E.M. & Taylor A.F. 2017. Rainfall and temperature effects on fruit body production by stipitate hydroid fungi in Inverey Wood, Scotland. *Fungal Ecology* 27: 137-140.
- Kauserud H., Stige L.C., Vik J.O., Økland R.H., Høiland K. & Stenseth N.C. 2008. Mushroom fruiting and climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 3811-3814.
- Kucuker D.M. & Baskent E.Z. 2015. Spatial prediction of *Lactarius deliciosus* and *Lactarius salmonicolor* mushroom distribution with logistic regression models in the Kızılcasu Planning Unit, Turkey. *Mycorrhiza* 25: 1-11.
- Laffan S.W., Lubarsky E. & Rosauer D.F. 2010. Biodiverse, a tool for the spatial analysis of biological and related diversity (version 2.1). *Ecography* 33: 643-647.
- Lira J. 2008. Sistemas de información geográfica y análisis espaciales: un método combinado para realizar estudios panbiogeográficos. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79: 281-284.
- Lowy B. 1971. Tremellales. *Flora Neotropica*, Monograph no. 6. Hafner. Nueva York.
- Lowy B. 1980. Tremellales. *Flora Neotropica*, Monograph no. 6 (Supplement). The New York Botanical Garden. Nueva York.
- Mastretta-Yanes A., Moreno-Letelier A., Piñero D., Jorgensen T.H., & Emerson B.C. 2015. Biodiversity in the Mexican highlands and the interaction of geology, geography and climate within the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Journal of Biogeography*, 42: 1586-1600.

- McNabb R.F.R. 1964. Taxonomic studies in the Dacrymycetaceae: I. *Cerinomyces* Martin. New Zealand Journal of Botany 2: 415-424.
- McNabb R.F.R. 1965a. Taxonomic studies in the Dacrymycetaceae: II. *Calocera* (Fries) Fries. New Zealand Journal of Botany 3: 31-58.
- McNabb R.F.R. 1965b. Taxonomic studies in the Dacrymycetaceae: III. *Dacryopinax* Martin. New Zealand Journal of Botany 3: 59-72.
- McNabb R.F.R. 1965c. Taxonomic studies in the Dacrymycetaceae: IV. *Guepiniopsis* Patouillard. New Zealand Journal of Botany 3: 159-167.
- McNabb R.F.R. 1966. Taxonomic studies in the Dacrymycetaceae: VII. *Ditiola* Fries. New Zealand Journal of Botany 4: 546-558.
- McNabb R.F.R. 1973. Taxonomic studies in the Dacrymycetaceae VIII. *Dacrymyces* Nees ex Fries. New Zealand Journal of Botany 11: 461-524.
- Méndez-González J., Návar-Cháidez J.D.J. & González-Ontiveros V. 2008. Análisis de tendencias de precipitación (1920-2004) en México. Investigaciones geográficas, 65: 38-55.
- Moore D., Gange A.C., Gange E.G. & Boddy L. 2008. Fruit bodies: their production and development in relation to environment. En British Mycological Society Symposia Series (Vol. 28, pp. 79-103). Academic Press.
- Morrone J.J. 2010. Fundamental biogeographic patterns across the Mexican Transition Zone: an evolutionary approach. Ecogeography 33: 355-361.
- Morrone J.J. 2017. Biogeographic regionalization of the Sierra Madre del Sur province, Mexico. Revista Mexicana de Biodiversidad 88:710-714.
- Muzyka S.M., Bondarenko O.V. & Makarova E.A. 2015. The impact of meteorological parameters on the biological productivity of mycorrhizal mushrooms in Eastern

- Siberia. *Journal of Species Research* 4: 169-172.
- Navarro-Sigüenza A.G., Lira-Noriega A., Peterson A.T., Oliveras-Delta A. & Gordillo-Martínez A. 2007. Diversidad, endemismo y conservación de las aves. En: Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana, Luna I., Morrone J.J. y Espinosa D. (Eds.), UNAM. México, D.F.
- Newbound M., Mccarthy M.A. & Lebel T. 2010. Fungi and the urban environment: A review. *Landscape and Urban Planning* 96: 138-145.
- Oberwinkler F. 1994. Genera in a monophyletic group: the Dacrymycetales. *Mycologia Helvetica* 6: 35-72.
- Oberwinkler F. 2014. Dacrymycetes. En: *Systematics and Evolution*, Springer. Berlin, Heidelberg.
- Ogwu M.C., Takahashi K., Dong K., Son, H.K., Moroenyane I., Waldman B. & Adams J.M. 2019. Fungal elevational Rapoport pattern from a high mountain in Japan. *Scientific Reports* 9: 1-10.
- Petersen R.H & Hughes K. 2012. The “Big Ditch” project: trans-Atlantic mushroom disjunction tested using multiple taxonomic tools. *Inoculum* 63:37-38.
- Ríos-Muñoz y Espinosa-Martínez. 2019. ¿qué es necesario considerar para utilizar de manera adecuada los modelos de nicho ecológico o modelos de distribución de especies?: cómo no caer en la tentación. *Revista Latinoamericana de Herpetología* 2: 5-14.
- Roy M., Schimann H., Braga-Neto R., Da Silva R.A., Duque J., *et al.* 2016. Diversity and distribution of ectomycorrhizal fungi from Amazonian lowland white-sand forests in Brazil and French Guiana. *Biotropica* 48: 90-100.
- Rzedowski J. 2006. *Vegetación de México*. 1ra edición digital, Comisión Nacional para el

Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F.

- Sakamoto Y. 2018. Influences of environmental factors on fruiting body induction, development and maturation in mushroom-forming fungi. *Fungal Biology Reviews* 32: 236-248.
- Salinas-Moreno Y., Guadalupe Mendoza M.A., Barrios M.A. Cisneros R., Macías-Sámano J. & Zuniga G. 2004. Areography of the genus *Dendroctonus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in Mexico. *Journal of Biogeography* 31: 1163-1177.
- Seifert K.A. 1983. Decay of wood by the Dacrymycetales. *Mycologia* 75: 1011-1018.
- Shirouzu T., Hirose, D. & Tokumasu S. 2009. Taxonomic study of the Japanese Dacrymycetes. *Persoonia* 23: 16-34.
- Shirouzu T., Hirose D. & Tokumasu S. 2012. Host tree-recurrence of wood-decaying Dacrymycetes. *Fungal Ecology* 5: 562-570.
- Shirouzu T., Hirose D., Oberwinkler F., Shimomura N., Maekawa N. & Tokumasu S. 2013. Combined molecular and morphological data for improving phylogenetic hypothesis in Dacrymycetes. *Mycologia* 105: 1110-1125.
- Shirouzu T., Hosaka K., Nam K.O., Weir B.S., Johnston P.R. & Hosoya T. 2017. Phylogenetic relationships of eight new Dacrymycetes collected from New Zealand. *Persoonia: Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi* 38: 156-169.
- Shirouzu T., Matsuoka S., Doi H., Nagata N., Ushio M. & Hosaka K. 2020. Complementary molecular methods reveal comprehensive phylogenetic diversity integrating inconspicuous lineages of early-diverged wood-decaying mushrooms. *Scientific reports* 10: 1-12.
- Sierra S. & Cifuentes J. 2005. A new species of *Dacryopinax* from Mexico. *Mycotaxon* 92: 243-250.

- Sierra S., Rodríguez-Gutiérrez I., Agustín I.S., Adriana L., Castro-Santiuste S., Cifuentes J. & Pérez-Ramírez L. 2012. Hongos tremeloides (Heterobasidiomycetes) de la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 23-30.
- Tedersoo L., May T.W. & Smith M.E. 2010. Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza* 20: 217-263.
- Thiers B. 2016. Index herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Recuperado en noviembre de <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>
- Torres-Miranda A. & Luna I. 2007. Hacia una síntesis panbiogeográfica. En: *Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana*, Luna I., Morrone J.J. & Espinosa D. (Eds.), UNAM. México, D.F.
- Velasco-Bautista E., Zamora-Martínez M.C., Pola C.N.D.P., Martínez-Valdez J.I. & Montoya A. 2010. Modelos predictivos de la producción de hongos silvestres comestibles en bosques de coníferas, Tlaxcala, México. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 1: 95-104.
- Zamora-Martínez M. C., González Hernández A., Islas Gutiérrez F., Cortés Barrera E.N. & López Valdez L.I. 2014. Distribución geográfica y ecológica de 13 especies de hongos silvestres comestibles en Oaxaca. *Revista mexicana de ciencias forestales*, 5: 76-93.
- Zamora J. C. & Ekman S. 2020. Phylogeny and character evolution in the Dacrymycetes, and systematics of Unilacrymaceae and Dacryonaemataceae fam. nov. *Persoonia* 44:161-205.

DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

Los hongos están profundamente involucrados en la evolución histórica y ecológica de muchos organismos, influyendo en los genomas de las plantas, presentes en la función del sistema inmune humano y en la química de los suelos (Peay *et al.*, 2016). A pesar de la influencia fúngica en los diversos procesos que involucra a prácticamente todos los seres vivos, estamos apenas comenzando a entender la magnitud de la grande diversidad de los macrohongos y microhongos.

El presente trabajo se divide en dos partes; la primera es sobre el conocimiento taxonómico en México, derivado de publicaciones a partir del primer registro de un hongo dacrimicetoide (Welden & Lemke, 1961), y un estudio taxonómico del género *Dacryopinax*. La segunda parte comprende una revisión de las metodologías biogeográficas aplicadas en el estudio de los hongos y un análisis biogeográfico descriptivo de las 21 especies conocidas hasta ahora para México de la clase Dacrymycetes. El conocimiento sistemático nos provee de una perspectiva general de la biodiversidad, al identificar, describir y nombrar especies (Morrone, 2013). La biogeografía por su parte, nos permite analizar esta biodiversidad bajo el contexto de su espacio geográfico al identificar patrones a diferentes escalas (Morrone & Escalante, 2016). Ambas disciplinas son necesarias para un entendimiento más completo de la biodiversidad y como ésta ha ido evolucionando a través del tiempo.

A pesar de que en la actualidad la sistemática se maneja a partir de una perspectiva filogenética, utilizando métodos basados en parsimonia y probabilísticos, con una preferencia hacia los caracteres moleculares (Morrone, 2013), sigue siendo necesario el trabajo taxonómico descriptivo, donde se genera un conocimiento básico de los taxones.

La biogeografía es una disciplina en la que a lo largo de los años se han revolucionado sus metodologías y ha avanzado con las nuevas tecnologías computacionales y de software, lo que le ha permitido su inclusión en otras disciplinas. Tanto la sistemática como la biogeografía han sido complementarias, la primera propone hipótesis desde la forma y la segunda desde el espacio, ambas en el mismo componente que es el tiempo y que finalmente nos llevan a una mejor comprensión de los aspectos evolutivos de la vida.

Los hongos gelatinosos, entre los que se encuentran los dacrimicetoides, han sido poco estudiados a nivel mundial, a pesar de ser una de las tres clases en que se divide el phylum Basidiomycota. En México, trabajos como los de Lowy (1965, 1971), Lowy & Guzmán (1979) y Sierra & Cifuentes (1993, 2005) son los más importantes sobre los miembros de esta clase, al contribuir con nuevos registros y nuevas especies. El resto de las contribuciones son inventarios fungísticos de alguna región que incluyen hongos dacrimicetoides.

A nivel mundial, los trabajos de Lowy (1961, 1971, 1980), McNabb (1964, 1965^{a, b, c, d, e}) y más reciente Oberwinkler (1993, 1994, 2014) y Shirouzu *et al.* (2007, 2009, 2012, 2013, 2017) han abordado de manera extensa a las especies de esta clase. De acuerdo al Index Fungorum (2019) existen 179 especies (nombres válidos); de ellas, en México están registradas 21 especies. Si se toma en cuenta la diversidad de ambientes que existen en el país sería de esperarse que este número fuese mayor. Por ejemplo, Shirouzu *et al.* (2007) reporta una diversidad de 28 especies en Japón, un país con una extensión territorial menor a México. A pesar de que en las colecciones científicas de México existe una buena representación de estas especies a su resguardo, la falta de datos es un impedimento para su correcta identificación, aunado a esto, la ausencia también de datos fenológicos y ecológicos dificulta las inferencias biogeográficas y, por ende, el reconocimiento de

patrones de distribución. La mayor parte de los registros de Shirouzu *et al.* (2009) corresponden a recolectas hechas por él, quien tiene un conocimiento previo que le facilitó la toma de datos en el hábitat y su consiguiente estudio de las especies de esta clase. Este estudio se llevó a cabo de manera distinta, ya que la mayor parte de los registros corresponden al material depositado en colecciones científicas o tomados directamente de las referencias bibliográficas.

En el primer estudio planteado en este trabajo “A review of the taxonomy and species diversity in Dacrymycetes (Fungi, Basidiomycota) in Mexico” se reportaron 21 especies de la clase Dacrymycetes. Se revisaron los caracteres macro y micromorfológicos de *Calocera coralloides* y *Dacryopinax yungensis*, la primera correspondió a *C. cornea* y la segunda a *D. spathularia*, así mismo, se citó como nuevo registro *D. martinii*. La diversidad de la clase Dacrymycetes en México es de 20 especies. El esfuerzo de recolecta debe intensificarse con la finalidad de incrementar el conocimiento de la diversidad de este grupo de hongos, así mismo, se debe poner especial atención en el reconocimiento de los caracteres micromorfológicos para evitar confusiones, pues los caracteres macromorfológicos resultan ser muy similares en todas las especies, como es el caso de los géneros *Calocera*, *Dacrymyces* y *Dacryopinax*.

Los hongos dacrimicetoides ocasionan pudrición marrón; sin embargo, también se les asocia con la capacidad de degradar lignina (pudrición blanca) (Shirouzu *et al.*, 2012). Debido a la capacidad de degradación de estos hongos (Worrall *et al.*, 1997; Shirouzu *et al.*, 2014), es muy probable que los podamos encontrar más ampliamente distribuidos, en este sentido, las zonas tropicales del país poco han sido exploradas. Comúnmente en estas zonas se ha recolectado *Dacryopinax elegans* y *D. spathularia*, con el primero mejor

representado en las selvas altas perennifolias. El resto de las especies generalmente se han recolectado en zonas templadas.

El género *Dacryopinax* con cuatro especies registradas en México, tiene formas espatuladas, clavadas o cocleariformes. *Dacryopinax spathularia* es la especie con el mayor número de recolectas de las 21 especies registradas en el país, está presente en la mayoría de los listados micológicos de México, se desarrolla desde el nivel del mar hasta 2600 m s.n.m. y crece en madera de angiospermas y gimnospermas. Es probable que incluya una especie críptica, en función de su bajo nivel de disparidad fenotípica (morfológica) y alto nivel de disparidad de requerimientos ecológicos. Es necesaria una investigación meticulosa sobre los especímenes recolectados de esta especie, con el apoyo de análisis de ultraestructura, datos moleculares, así como estudios de cultivo y compatibilidad.

Identificar y comprender los patrones biogeográficos de cualquier organismo es importante para entender su historia y más en una era de cambio global. Comparado con las plantas y animales, los estudios biogeográficos con hongos han sido los menos abordados (Lumbsch *et al.*, 2008). Una limitante es el avance lento en el conocimiento de la diversidad fúngica, más en los países latinoamericanos donde no se tiene una tradición histórica en la taxonomía de hongos y por consecuencia existe un menor conocimiento de esta diversidad. Tal es el caso de México, en donde se han realizado pocos trabajos que intenten dilucidar los patrones biogeográficos de las especies de hongos mexicanas (Cifuentes *et al.*, 2004; Estrada-Torres *et al.*, 2013; González-Ávila *et al.*, 2016, 2017, 2018; Del Olmo-Ruiz *et al.*, 2017; Sánchez-Ramírez *et al.*, 2015^a, 2015^b).

Se ha debatido si los hongos presentan patrones de distribución, ya que se tenía la creencia de que los hongos al estar “en todos lados y en todas partes” poco exhibían algún

tipo de patrón (Bisby, 1943). Los hongos no solo presentan patrones de distribución, sino que esta distribución está influenciada por factores climáticos, especificidad del huésped y hábitat (Ordynets *et al.*, 2018; Sato *et al.*, 2012; Tedersoo *et al.*, 2014). El modo de nutrición también es un factor que influye en la distribución de los hongos saprótrofos, ya que dependerá de la disponibilidad de sustratos diferentes. Se ha observado que en bosques secundarios donde existe una mayor diversidad de sustratos, hay también una mayor diversidad de hongos (Ye *et al.*, 2019). Las especies de los géneros *Dacrymyces* y *Dacryopinax* se han recolectado en vegetación secundaria; no obstante, se desconoce si se trata de especies cosmopolitas o su presencia se asocia a disturbios antropogénicos o naturales. Para futuros estudios será necesario correlacionar si existe una mayor diversidad en bosques bajo diferentes tipos de disturbios y dinámicas de la vegetación (Lunt & Spooner, 2005). Recientemente han surgido enfoques interdisciplinarios que permiten entender estas señales ecológicas y su relación con los patrones de distribución (Bürgi *et al.*, 2017).

La biogeografía es una ciencia muy heterogénea en sus conceptos y métodos. Como la ciencia interdisciplinaria que es, gran parte de sus métodos pueden ser llevados a cabo desde un enfoque histórico o de uno ecológico, pero lo más recomendable sería emplear ambos enfoques en diferentes etapas del análisis (Morrone & Escalante, 2016). La biología molecular y la bioinformática han sido de gran ayuda en el avance de la biogeografía moderna. Todos los métodos empleados en la biogeografía suelen tener pros y contras y resuelven diferentes aspectos de la distribución de los organismos. La selección del método dependerá básicamente de la pregunta que tenga el investigador en cuestión. Para un estudio micogeográfico, primero es necesario tener una buena o por lo menos aceptable taxonomía del taxón a analizar y una adecuada identificación de las especies antes de

generar hipótesis. Para el caso de los hongos este último punto ha generado dificultades debido a la plasticidad fenotípica que llegan a presentar muchos hongos. En este sentido, la biología molecular ha sido una herramienta muy útil, pues se ha visto que una especie definida morfológicamente puede englobar más de dos linajes distintos. Por lo tanto, especies con una morfología idéntica pueden presentar una amplia distribución, pero la mayoría de las veces son especies crípticas, consideradas como linajes completamente independientes.

Ante un escenario donde las herramientas moleculares están cada vez más ampliamente utilizadas ¿Hacia dónde va la micogeografía? Probablemente la respuesta vaya en dirección a las nuevas metodologías que responden a la nueva era genómica, y a medida que los datos sean más robustos y confiables se requerirá del desarrollo o mejoramiento de programas biogeográficos estadísticos.

Referencias

Bisby G.R. 1943. Geographical distribution of fungi. *The Botanical Review* 9: 466-482.

Bürgi M., Östlund L., & Mladenoff D.J. 2017. Legacy effects of human land use: ecosystems as time-lagged systems. *Ecosystems* 20: 94-103.

Cifuentes J., Villegas-Ríos M., García-Sandoval R., Vidal-Gaona G., Sierra S., Valenzuela R., Pérez-Ramírez L. & Morales-Torres E. 2004. Distribución de macromicetos: una aproximación al análisis de áreas de endemismo. En: Luna-Vega I, Morrone J.J, Espinosa-Organista D. (eds) *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F.

- Del Olmo-Ruiz M., García-Sandoval R., Alcántara-Ayala O., Véliz M., & Luna-Vega I. 2017. Current knowledge of fungi from Neotropical montane cloud forests: distributional patterns and composition. *Biodiversity and Conservation* 8:1-24.
- Estrada-Torres A., Wrigley De Basanta D. & Lado C. 2013. Biogeographic patterns of the myxomycete biota of the Americas using a parsimony analysis of endemism. *Fungal Diversity* 59:159-177.
- González-Ávila P.A, Luna-Vega I, García-Sandoval R. & Contreras-Medina R. 2016. Distributional patterns of the Order Gomphales (Fungi: Basidiomycota) in Mexico. *Tropical Conservation Science* 9: 1-17.
- Gonzalez-Ávila P.A., Contreras-Medina R., Espinosa D., & Luna-Vega I. 2017. Track analysis of the order Gomphales (Fungi: Basidiomycota) in Mexico. *Phytotaxa* 316: 22-38.
- González-Ávila P.A., Villegas-Ríos M., Pérez-Trejo, J. A., Contreras-Medina, R., & Luna-Vega I. 2018. Riqueza y endemismo de las especies de Clavariadelphus (Clavariadelphaceae: Gomphales) en la Faja Volcánica Transmexicana. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89: 1176-1189.
- Index Fungorum Partnership (2019) Available from:
<http://www.indexfungorum.org/names/names.asp>
- Lowy B. 1961. New or noteworthy Tremellales from Bolivia. *Mycologia* 51: 840-850.
- Lowy B. 1965. Estudio sobre algunos Tremellales de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 29: 19-33.
- Lowy B. 1971. Tremellales. *Flora Neotropica*, Monograph no. 6. Hafner, Nueva York, 153 pp.

- Lowy B. 1980. Tremellales. Flora Neotropica, Monograph no. 6 (Supplement). The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Lowy B. & Guzmán G. 1979. Nuevos registros de Tremellales de México. Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología 13: 211-214.
- Lumbsch H.T., Buchanan P.K., May T.W. & Mueller G.M. 2008. Phylogeography and biogeography of fungi. Mycological Research 112: 423-424.
- Lunt I.D. & Spooner P.G. 2005. Using historical ecology to understand patterns of biodiversity in fragmented agricultural landscapes. Journal of Biogeography 32:1859-1873.
- McNabb R.F.R. 1964. Taxonomic studies in the Dacrymycetaceae: I. Cerinomyces Martin. New Zealand Journal of Botany 2: 415-424.
- McNabb R.F.R. 1965a. Taxonomic studies in the Dacrymycetaceae. II. Calocera (Fries) Fries. New Zealand Journal of Botany 3: 31-58.
- McNabb R.F.R. 1965b. Taxonomic studies in the Dacrymycetaceae. III. Dacryopinax Martin. New Zealand Journal of Botany 3: 59-72.
- McNabb R.F.R. 1965c. Taxonomic studies in the Dacrymycetaceae: IV. Guepiniopsis Patouillard. New Zealand Journal of Botany 3: 159-167.
- McNabb R.F.R. 1965d. Taxonomic studies in the Dacrymycetaceae: V. Heterotextus Lloyd. New Zealand Journal of Botany 3: 215-222.
- McNabb R.F.R. 1965e. Taxonomic studies in the Dacrymycetaceae: VI. Femsjonia Fries. New Zealand Journal of Botany 3: 223-228.
- Morrone J.J. 2013. Sistemática: fundamentos, métodos, aplicaciones. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias D. F.

- Morrone J.J. & Escalante T. 2016. Introducción a la biogeografía. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias Ciudad de México.
- Oberwinkler F. 1993. Diversity and phylogenetic importance of tropical heterobasidiomycetes. En: Isaac S., Frankland J.C., Watling R. & Whalley A.J.S. (eds.) Aspects of tropical mycology. Cambridge University Press, Cambridge, 121-147 p.
- Oberwinkler F. 1994. Genera in a monophyletic group: The Dacrymycetales. *Mycologia Helvetica* 6: 35-72.
- Oberwinkler F. 2014. Dacrymycetes. In: McLaughlin D.J. & Spatafora J.W. (Eds), *The Mycota, VII. Systematics and evolution, Part A*. 2nd edition. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Ordynets A., Heilmann-Clausen J., Savchenko A., Bässler C., Volobuev S., Akulov & Abrego N. 2018. Do plant-based biogeographical regions shape aphylophoroid fungal communities in Europe? *Journal of Biogeography* 45: 1182-1195.
- Peay K.G., Kennedy P.G. & Talbot J.M. 2016. Dimensions of biodiversity in the Earth mycobiome. *Nature Reviews Microbiology* 14: 434-447.
- Sánchez-Ramírez S., Tulloss R.E., Amalfi M. & Moncalvo J.M. 2015a. Palaeotropical origins, boreotropical distribution and increased rates of diversification in a clade of edible ectomycorrhizal mushrooms (*Amanita* section *Caesareae*). *Journal of Biogeography* 42:351-363.
- Sánchez-Ramírez S., Tulloss R.H., Guzmán-Dávalos L., Cifuentes-Blanco J., Valenzuela R., Estrada-Torres A., Rúan-Soto F., Díaz-Moreno R., Hernández-Rico N., Torres-Gómez M., León H. & Moncalvo J.M. 2015b. In and out of refugia: historical

- patterns of diversity and demography in the North American Caesar's mushroom species complex. *Molecular Ecology* 24:5938-5956.
- Sato H., Tsujino R., Kurita K., Yokoyama K. & Agata K. 2012. Modelling the global distribution of fungal species: new insights into microbial cosmopolitanism. *Molecular Ecology* 21: 5599-5612.
- Shirouzu T., Hirose D. & Tokumasu S. 2007. Sequence analyses of the 28S rRNA gene D1/D2 region suggest *Dacrymyces* (Heterobasidiomycetes, Dacrymycetales) is polyphyletic. *Mycoscience* 48: 388-394.
- Shirouzu T., Hirose, D. & Tokumasu S. 2009. Taxonomic study of the Japanese *Dacrymycetes*. *Persoonia* 23: 16-34.
- Shirouzu T., Hirose D. & Tokumasu S. 2012. Host tree-recurrence of wood-decaying *Dacrymycetes*. *Fungal Ecology* 5: 562-570.
- Shirouzu T., Hirose D., Oberwinkler F., Shimomura N., Maekawa N. & Tokumas S. 2013. Combined molecular and morphological data for improving phylogenetic hypothesis in *Dacrymycetes*. *Mycologia* 105: 1110-1125.
- Shirouzu T., Osono, T. & Hirose D. 2014. Resource utilization of wood decomposers: mycelium nuclear phases and host tree species affect wood decomposition by *Dacrymycetes*. *Fungal Ecology* 9: 11-16.
- Shirouzu T., Hosaka K., Nam K.O., Weir B.S., Johnston P.R. & Hosoya T. 2017. Phylogenetic relationships of eight new *Dacrymycetes* collected from New Zealand. *Persoonia: Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi* 38: 156-169.

- Sierra S. & Cifuentes J. 1993. Contribución al estudio taxonómico de los hongos tremeloides (Heterobasidiomycetes) de México. *Revista Mexicana de Micología* 9: 119-137.
- Sierra S. & Cifuentes J. 2005. A new species of *Dacryopinax* from Mexico. *Mycotaxon* 92: 243-250.
- Tedersoo L., Bahram M., Põlme S., Kõljalg U., Yorou N. S., Wijesundera R. & Smith, M.E. 2014. Global diversity and geography of soil fungi. *Science* 346(6213).
- Welden A.L. & Lemke P.A. 1961. Notas sobre algunos hongos mexicanos. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana* 26: 1-24.
- Worrall J.J., Anagnost S.E. & Zabel R.A. 1997. Comparison of wood decay among diverse lignicolous fungi. *Mycologia* 89: 199-219.
- Ye L., Li H., Mortimer P.E., Xu J., Gui H., Karunarathna S.C., & Shi L. 2019. Substrate preference determines macrofungal biogeography in the Greater Mekong Sub-Region. *Forests* 10(10): 824.