



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO NORTE
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM SISTEMÁTICA E EVOLUÇÃO

FILOGENIA E BIOGEOGRAFIA DE ESPÉCIES
NEOTROPICAIS DE *GEASTRUM*
(BASIDIOMYCOTA): SEÇÃO *MYCELIOSTROMA*,
SUBSEÇÃO *EPIGAEA*

THIAGO ACCIOLY DE SOUZA

Tese de Doutorado
Natal/RN, agosto de 2018

THIAGO ACCIOLY DE SOUZA

FILOGENIA E BIOGEOGRAFIA DE ESPÉCIES NEOTROPICAIS DE *GEASTRUM*

(BASIDIOMYCOTA): SEÇÃO *MYCELIOSTROMA*, SUBSEÇÃO *EPIGAEA*

Tese apresentada ao
Programa de Pós-Graduação
em Sistemática e Evolução
como requisito para obtenção
de título de Doutor em
Sistemática e Evolução

ORIENTADOR: PROF. DR. IURI GOULART BASEIA

(UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO NORTE)

CO-ORIENTADORA: PROF. DRA. MARÍA P. MARTÍN

(REAL JARDÍN BOTÁNICO DE MADRID – ESPANHA)

Natal, RN

2018

Universidade Federal do Rio Grande do Norte - UFRN
Sistema de Bibliotecas - SISBI
Catalogação de Publicação na Fonte. UFRN - Biblioteca Central Zila Mamede

Accioly, Thiago.

Filogenia e biogeografia de espécies neotropicais de geastrum (basidiomycota): seção myceliostroma, subseção epigaea / Thiago Accioly de Souza. - 2018.
210f.: il.

Tese (Doutorado)-Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Centro de Biociências, Programade Pós-Graduação em Sistemática e Evolução, Natal, 2019.

Orientador: Dr. Iuri Goulart Baseia.
Coorientadora: Dra. Maria Paz Martín.

1. Fungos gasteroides - Tese. 2. Sistemática molecular - Tese. 3. Filogeografia - Tese. 4. Domínios morfoclimáticos - Tese. 5. Taxonomia - Tese. I. Baseia, Iuri Goulart. II. Martín, María Paz. III. Título.

RN/UF/BCZM

CDU 582.284.51

THIAGO ACCIOLY DE SOUZA

**FILOGENIA E BIOGEOGRAFIA DE ESPÉCIES NEOTROPICAIS DE *GEASTRUM*
(BASIDIOMYCOTA): SEÇÃO *MYCELIOSTROMA*, SUBSEÇÃO *EPIGAEA***

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Sistemática e Evolução da Universidade Federal do Rio Grande do Norte, em cumprimento às exigências para obtenção do título de Doutor em Sistemática e Evolução.

Aprovada em: 31 de agosto de 2018.

Comissão Examinadora:

Dr. Bianca Denise Barbosa da Silva – UFBA

Dr. Rhudson Henrique Santos Ferreira da Cruz – UFRN

Dr. Paulo Sergio Marinho Lucio – UFRN

Dr. Tiara Sousa Cabral – UFRN

Dr. Iuri Goulart Baseia – UFRN (orientador)

DEDICATÓRIA

Dedico a meus três filhos.

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo custeio parcial das despesas decorrentes deste estudo, bem como a concessão de bolsa-de-estudos para a realização do curso de doutoramento.

Agradeço também ao Dr. Iuri Goulart Baseia pela orientação, compreensão e estímulo e confiança para seguir a jornada, imprescindível em muitos momentos. À Dra María P. Martín, pela coorientação e enorme atenção que dispensa a seus orientandos – uma pessoa realmente inspiradora!

Aos membros da banca examinadora, Dr. Paulo Henrique Marinho, Dra. Bianca Denise Barbosa da Silva, Dr. Rhudson Henrique Santos Ferreira da Cruz e Dra Tiara Sousa Cabral, por terem aceito o convite à participação e contribuição; aos membros da banca examinadora de qualificação, Dr. Bruno Tomio Goto e Dr. Bruno Cavalcante Bellini, pelas contribuições durante esta etapa e durante todo o curso de doutorado.

Agradeço ainda a todos os que integram o Laboratório de Biologia de Fungos e o Laboratório de Micorrizas pela composição de um ambiente de cooperação, respeito, e individualidade nas horas certas. E muito café!

E por fim, agradeço a minha família pelo suporte para trilhar meus caminhos, em especial a Maria Marluce Mendes Accioly, Sheila Mendes Accioly e Mayra Balza Accioly; e também a meus amigos pessoais, com os quais partilhei valiosas ideias e momentos durante a jornada. Nada seria da vida sem os sucessivos encontros que fazem o mundo.

Foi golpe!

RESUMO

Tem sido crescente o avanço no conhecimento sobre fungos gasteroides nos neotrópicos e, ainda assim, novas espécies continuam sendo descritas para essa região. Apesar disso, inexistem estudos sobre biogeografia e evolução desses fungos. Há consenso de que os domínios morfoclimáticos neotropicais já foram conectados no passado. O gênero *Geastrum* é o fungo gasteroide mais bem representado nos domínios morfoclimáticos neotropicais, e por isso foi escolhido como modelo para verificar a influência da evolução biogeográfica neotropical sobre seus padrões de especiação. A diversidade de espécies neotropicais da subseção Epigaea foi investigada através de análises morfológicas e moleculares (ITS e LSU nrDNA). Os tempos de divergência entre os clados foram estimados através de calibração fóssil do relógio molecular em conjunto de dados concatenados. Seis novas espécies são propostas, *G. baculicrystallum*, *G. brunneocapillatum*, *G. courtecuissei*, *G. neoamericanum*, *G. rubellum* e *G. rubropusillum*. A reconstrução biogeográfica ancestral pelo algoritmo S-DIVA, assim como a reconstrução de distribuição haplotípica de uma das novas espécies pelo algoritmo Median Joining, juntamente com a datação dos tempos de divergência, corroboram a hipótese de que as modificações ambientais que resultaram na conformação atual dos domínios morfoclimáticos neotropicais influenciaram a irradiação de espécies neotropicais de *Geastrum*, subseção Epigaea.

Palavras chave: Fungos gasteroides, Sistemática molecular, Filogeografia, Domínios morfoclimáticos, Taxonomia

ABSTRACT

Knowledge about Neotropical gasteroid fungi has been increased nowadays, although new species are frequently described from this region. However, there is no biogeographic or evolutionary studies about these fungi. Neotropical morphoclimatic domains have been contiguous in the past. *Geastrum* was chosen as a model for testing the influence of the Neotropical biogeographical evolution over fungal diversification, because it is the better sampled gasteroid fungi in this region. Diversity within subsect. *Epigaea* was assessed through morphological and molecular analysis (ITS and LSU nrDNA). Six new species are proposed, *G. baculicrystallum*, *G. brunneocapillatum*, *G. courtecuissei*, *G. neoamericanum*, *G. rubellum* e *G. rubropusillum*. Divergence times between clades were estimated through fossil calibration of molecular clock in a concatenated (ITS/LSU nrDNA) dataset. Ancestral biogeographic reconstruction, haplotypic distribution through S-DIVA algorithm from one of the new species, along with the divergence times, corroborate the hypothesis that environmental changes shaped current Neotropical morphoclimatic domains meanwhile influenced irradiation of Neotropical *Geastrum* species in subsect. *Epigaea*.

Keywords: Gasteroid fungi, Molecular systematics, Phylogeography, Morphoclimatic domains, Taxonomy

LISTA DE FIGURAS

| | |
|---|----|
| Figura 1 Fungos gasteroides: múltiplas origens | 15 |
| Figura 2 Regionalização Neotropical | 16 |
| Figura 3 Rotas de conexão entre Amazônia e Mata Atlântica | 22 |
| Figura 4 <i>Geastrum</i> : morfologia externa | 31 |
| Figura 5 <i>Geastrum</i> : esquema morfológico | 32 |
| Figura 6 <i>Geastrum</i> : micromorfologia | 34 |
| Figura 7 <i>Geastrum</i> : dispersão | 36 |
| Figura 8 Espécies crípticas e semicrípticas | 38 |
| Figura 9 Vicariância e conectividade em fungos anemocóricos | 42 |
| Figura 10 <i>Geastrum aculeatum</i> e <i>Geastrum echinulatum</i> | 45 |
| Figura 11 <i>Geastrum subiculosum</i> e <i>Geastrum schweinitzii</i> | 46 |
| Figura 12 Potencial complexo de espécies hirsutas | 47 |
| Figura 13 Árvores Bayesianas de sequências ITS e ITS/LSU nrDNA de espécies de <i>Geastrum</i> , <i>subseção Epigaea</i> | 64 |
| Figura 14 “ <i>Geastrum mirabile</i> ” | 67 |
| Figura 15 Delimitação de espécies no complexo <i>schweinitzii</i> | 72 |

| | |
|---|-----|
| Figura 16 <i>Geastrum schweinitzii</i> e espécies semicrípticas | 74 |
| Figura 17 <i>Geastrum hirsutum</i> e espécies semicrípticas..... | 78 |
| Figura 18 Coleções tipo de <i>Geastrum hirsutum</i> e <i>G. schweinitzii</i> | 82 |
| Figura 19 Filogenia com tempos de divergência | 92 |
| Figura 20 Reconstrução biogeográfica ancestral | 95 |
| Figura 21 Geofilogenia de <i>Geastrum neoamericanum</i> | 96 |
| Figura 22 Rede de haplótipos | 97 |
| Figura 23 Distribuição representativa dos haplótipos nas áreas discretas | 98 |
| Figura 24 Coleções de <i>Geastrum trichiferum</i> | 103 |
| Figura 25 Períodos de cladogênese na subseção <i>Epigaea</i> | 105 |
| Figura 26 Esquema dispersivo para espécies de <i>Geastrum</i> na subseção <i>Epigaea</i> | 110 |
| Figura 27 Cenário dispersivo para <i>Geastrum neoamericanum</i> | 113 |

LISTA DE TABELAS

| | |
|---|----|
| Tabela 1. <i>Geastrum</i> na Amazônia | 26 |
| Tabela 2. <i>Geastrum</i> na Caatinga | 27 |
| Tabela 3. <i>Geastrum</i> na Mata Atlântica | 29 |
| Tabela 4. Sequências ITS e LSU nrDNA | 54 |
| Tabela 5. Análise de Variância Molecular (AMOVA) | 99 |

LISTA DE APÊNDICES

| | |
|---|-----|
| APÊNDICE I. Análise Neighbor Joining (Barcoding ITS nrDNA) | 151 |
| APÊNDICE II. Análise de máxima parcimônia (Barcoding ITS nrDNA) | 152 |
| APÊNDICE III. Análise de máxima verossimilhança (Barcoding ITS nrDNA) | 153 |
| APÊNDICE IV. Análise Bayesiana (Barcoding ITS nrDNA) | 154 |
| APÊNDICE V. Filogenia através de análise Bayesiana (ITS–28S) | 155 |
| APÊNDICE VI. Filogenia através de análise máxima parcimônia (ITS–28S) | 156 |
| APÊNDICE VII. Filogenia através de análise máxima verossimilhança (ITS–28S) | 157 |
| APÊNDICE VIII. Reconstrução de haplótipos em formato nexus | 158 |
| APÊNDICE IX. Análise de variância molecular (AMOVA) | 159 |
| APÊNDICE X. Hidden fungal diversity from Neotropics: <i>Geastrum hirsutum</i> , <i>G. schweinitzii</i> (Basidiomycota, Geastrales) and their allies (manuscrito em processo de submissão) | 160 |
| APÊNDICE XI. <i>Geastrum piquiriunense</i> sp. nov. (manuscrito aceito para publicação) | 198 |
| APÊNDICE XII. <i>Geastrum ishikawae</i> sp. nov. (manuscrito publicado) | 204 |
| APÊNDICE XIII. <i>Geastrum caririense</i> sp. nov. (manuscrito publicado) | 207 |

SUMÁRIO

| | |
|---|----|
| 1. INTRODUÇÃO | 14 |
| 1.1 A REGIÃO NEOTROPICAL | 15 |
| 1.1.1 Domínios morfoclimáticos Neotropicais | 17 |
| 1.1.2 Origem e evolução dos domínios morfoclimáticos Neotropicais | 19 |
| 1.1.3 Padrões e processos neotropicais de diversificação | 23 |
| 1.2 O GÊNERO <i>GEASTRUM</i> NOS DOMÍNIOS MORFOCLIMÁTICOS NEOTROPICAIS | 25 |
| 1.2.1 Morfologia e dispersão em <i>Geastrum</i> | 31 |
| 1.3 FILOGEOGRAFIA E BIOGEOGRAFIA EVOLUTIVA EM FUNGOS AMBIENTAIS | 37 |
| 1.3.1 Perspectivas em <i>Geastrum</i> | 44 |
| 2 HIPÓTESES | 49 |
| 3 OBJETIVOS | 50 |
| 4 METODOLOGIA | 51 |
| 4.1 AMOSTRAGEM E ANÁLISES MORFOLÓGICAS | 51 |
| 4.2 ANÁLISES MOLECULARES | 52 |
| 4.2.1 Extração, amplificação, purificação e sequenciamento de DNA | 52 |
| 4.2.2 Prospecção de clados problemáticos | 57 |
| 4.2.3 Delimitação de espécies e Filogenia na subseção Epigaea | 58 |
| 4.2.4 Reconstrução biogeográfica ancestral | 70 |

| | | |
|-------------|---|------------|
| 4.2.5 | Datação dos tempos de divergência na subseção <i>Epigaea</i> | 71 |
| 4.2.6 | Distribuições de haplótipos | 72 |
| 5 | RESULTADOS | 73 |
| 5.1. | ANÁLISE DE DELIMITAÇÃO DE ESPÉCIES E TAXONOMIA DA SUBSEÇÃO EPIGAEA | 73 |
| 5.1.1. | Análises morfológicas das novas espécies | 73 |
| 5.2. | FILOGENIA E TEMPOS DE DIVERGÊNCIA NA SUBSEÇÃO EPIGAEA | 91 |
| 5.3. | RECONSTRUÇÃO BIOGEOGRÁFICA ANCESTRAL | 94 |
| 5.4. | DISTRIBUIÇÃO DE HAPLÓTIPOS | 96 |
| 5.4.1 | Análise de variância molecular (AMOVA) | 96 |
| 5.4.2 | Rede e Mapa de haplótipos | 97 |
| 6 | DISCUSSÃO | 100 |
| 6.1 | DELIMITAÇÃO DE ESPÉCIES E FILOGENIA NA SUBSEÇÃO EPIGAEA | 100 |
| 6.2 | TEMPOS DE DIVERGÊNCIA E CLADOGÊNESES NA SUBSEÇÃO EPIGAEA | 104 |
| 6.3 | BIOGEOGRAFIA HISTÓRICA | 108 |
| 6.3.1 | Evolução da distribuição geográfica da subseção <i>Epigaea</i> | 108 |
| 6.3.2 | Distribuição haplotípica na subseção <i>Epigaea</i> : um estudo de caso | 112 |
| 7 | CONCLUSÕES | 116 |
| 8 | REFERÊNCIAS | 118 |
| | APÊNDICES | 151 |

1. INTRODUÇÃO

Fungos gasteroides são aqueles em que os esporos são formados e maturados internamente ao corpo de frutificação, sendo expostos ao ambiente apenas durante sua dispersão, tipicamente passiva. Esse modo de desenvolvimento é conhecido como angiocárpico (do grego “*anggeion*”, vaso + “*karpós*”, fruto), em contraste ao desenvolvimento gimnocárpico (do grego “*gimnos*”, nu + “*karpós*”, fruto), comum em *Agaricomycetes* Doweld, classe em que os fungos gasteroides se inserem. Outra sinapomorfia utilizada para o agrupamento artificial desses fungos é a ausência do apêndice hilar, estrutura responsável pela dispersão ativa dos esporos na classe *Agaricomycetes* (Miller & Miller 1988, Cortez et al. 2009).

Os fungos gasteroides são polifiléticos (Figura 1). A Gasteromicetização ocorreu em diversas linhagens dentro de *Agaricomycetes*, e tem sido relacionada a pressões positivas de seleção geradas por diferenciação nos modos de reprodução, como a dispersão por animais ou boleocoria; e por redução da perda de água como uma solução adaptativa para aumentos de aridez em habitats (Gube & Dörfelt 2011, Hibbet 1997, 2007).

Entre os fungos gasteroides, na super-ordem *Phallomycetidae* K. Hosaka, Castellano & Spatafora (Hosaka et al. 2006), aloca-se a ordem *Gaestrales* K. Hosaka & Castellano, que engloba os gêneros *Geastrum* Pers., *Myriostoma* Desv. e *Sphaerobolus* Tode. *Geastrum* é o gênero de fungos gasteroides melhor representado nos neotrópicos (Accioly 2014, *in prep.*, Trierveiler-Pereira & Baseia 2009b, Sousa 2012, 2015), mas apesar de bem amostrado, novas espécies neotropicais de *Geastrum* continuam sendo constantemente descritas (Baseia & Milanez 2002, Baseia & Calonge 2006, Fazolino et al. 2008, Cabral et al. 2014a, 2014b, 2017, Crous et al. 2016, 2017, 2018, Silva et al. 2013, Sousa et al. 2015).

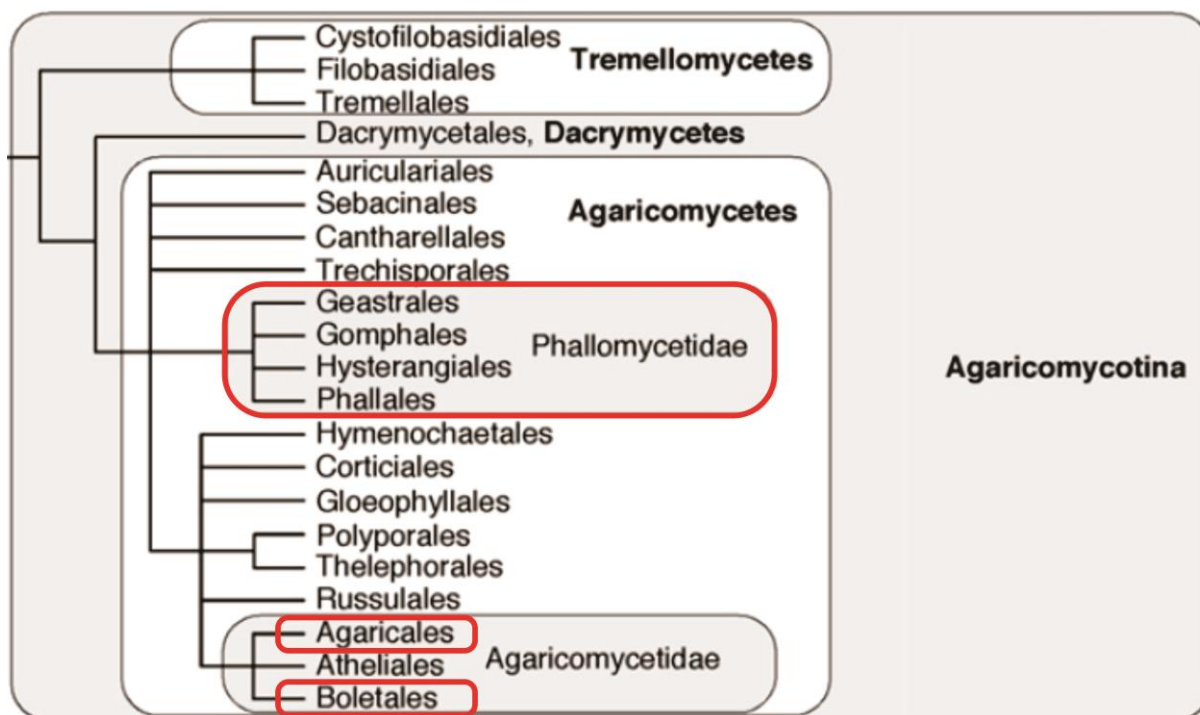


Figura 1. Fungos gasteroides: múltiplas origens. Relações filogenéticas entre alguns clados de fungos gasteroides denotando sua polifilia. Os realces em vermelho destacam seis ordens com representatividade de fungos gasteroides e pelo menos três origens evolutivas independentes em *Agaricomycetes* (adaptado de Hibbet et al. 2007).

Este trabalho objetiva acessar a diversidade no gênero *Geastrum*, delimitando espécies neotropicais negligenciadas através de abordagem integrativa, utilizando dados morfológicos e moleculares, biogeografia evolutiva e bioinformática, de modo a percutir na taxonomia e sistemática do grupo, além de desmistificar aspectos de sua biologia dispersiva.

1.1. A REGIÃO NEOTROPICAL

A Região Neotropical, ou Neotrópicos, é reconhecida desde o século XIII (Sclater 1858; Wallace 1876) e compreende a porção tropical das Américas; América do Sul, América Central, porções Sul e Central do México, e Ilhas do Caribe (Figura 2). De uma perspectiva de ecoregionalização, os Neotrópicos equivalem ao domínio Tropical Úmido (Bailey 1998), está inserido no Reino Holotropical, e pode ser dividido nas sub-regiões Antilhana, Brasileira e Chacoana (Morrone 2001, 2014, 2017).

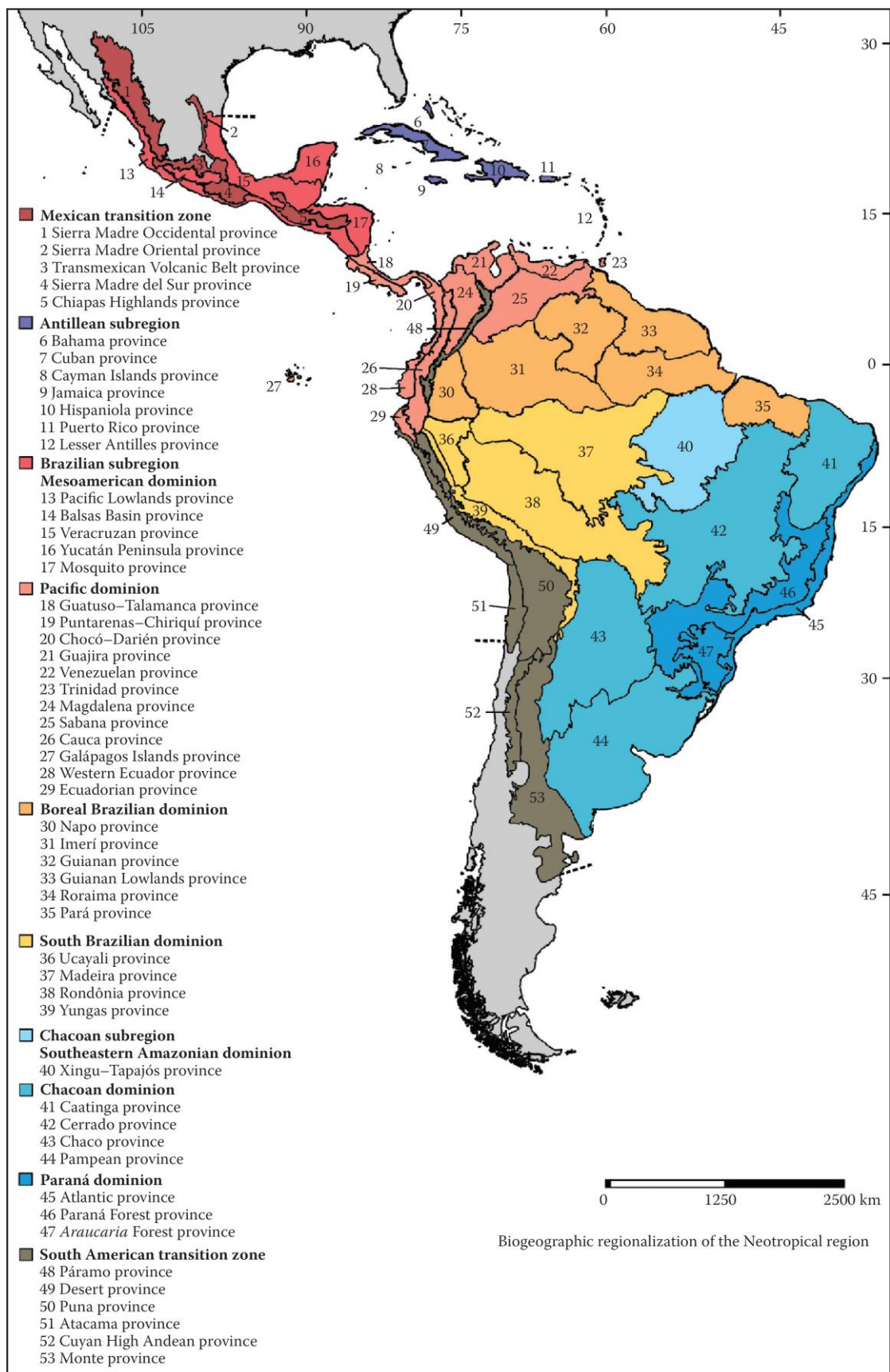


Figura 2. Regionalização Neotropical. Limites da região Neotropical, sub-regiões, e províncias biogeográficas (retirado de Morrone 2014, 2017).

Vários táxons de diversos organismos são endêmicos aos Neotrópicos. Táxons mais antigos, surgidos antes da separação do supercontinente Gondwana, possuem relação com táxons presentes nas porções tropicais da África e Ásia (Regiões Etíope e Oriental). A região Neotropical também é bioticamente relacionada à Região Neártica através da Zona de Transição Mexicana, e à Região Andina através da Zona de Transição Sulamericana (Morrone 2004, 2006, 2014, 2015, 2017).

De um modo geral, na região Neotropical existe uma acelerada desflorestação e degradação de habitats, com consequente perda de biodiversidade, majoritariamente induzida pela escassez de políticas públicas bem definidas sobre o uso e a ocupação do solo ao redor de centros urbanos em desenvolvimento, em associação a mudanças climáticas (Gil 2002; Luizão & Vasconcelos 2002; Tabarelli & Silva 2003; Leal et al. 2005; Tabarelli et al. 2005; Fearnside 2006; Fearnside & Graça 2009; Marques & Pinheiro 2011).

Desde Mueller (2004) aponta-se que há consenso na comunidade científica no reconhecimento da urgência na realização de estudos sobre biodiversidade nesse tipo de área megadiversa, antes que espécies ali presentes sejam extintas pela ação antrópica (Arnold & Lutzoni 2007; Baseia et al. 2016). Portanto, o conhecimento a respeito da biodiversidade em uma região deve ser o primeiro passo em direção a discussões sobre conservação, uso sustentável dos recursos naturais, bioprospecção e biotecnologia (Cortez 2009).

1.1.1. Domínios morfoclimáticos neotropicais

Domínios morfoclimáticos são áreas subcontinentais que podem ser compostas por um ou vários biomas e são definidos majoritariamente por variáveis climáticas, geológicas e fitogeográficas (Ab'Saber 1977; Coutinho 2006), de forma a compor um macrozoneamento de ecoregiões de utilidade prática para a ciência aplicada em biodiversidade.

Os domínios morfoclimáticos sulamericanos Amazônia, Caatinga e Mata Atlântica

contribuem significativamente para a biodiversidade global, com grande diversidade de espécies e alto grau de endemismos. No entanto, até 95% do domínio Mata Atlântica já foi deflorestado, o domínio Caatinga sofre histórica negligência, sendo a região natural menos protegida no Brasil, e a Amazônia sofre crescente antropização pelo crescimento desordenado de centros urbanos e desmatamento para atividades agrícolas e pastoris (Fearnside & Graça 2009, Fearnside 2006, Marques & Pinheiro 2011, Leal et al. 2005, Myers et al. 2000, Tabarelli et al. 2005, 2010).

Mata Atlântica

A Mata Atlântica é apontada como um dos maiores centros de biodiversidade do planeta, apresentando um elevado número de endemismos e riqueza de espécies (Scarano 2002). Sua porção norte é majoritariamente representada por uma formação fitogeomorfológica denominada floresta estacional semi-decidual de terras baixas, constituída principalmente pelas florestas de Tabuleiro e Restinga, com elevados níveis de precipitações pluviométricas, assim como períodos prolongados de seca (Cestaro & Soares 2008; Metzger 2009; Oliveira-Filho 1993; Oliveira-Filho & Carvalho 1993).

Caatinga

O domínio das Caatingas (Leal et al. 2003), exclusivamente brasileiro, engloba aproximadamente 800.000 km² (ca 11% do território nacional), distribuída majoritariamente no nordeste do país (MMA 2002). Apesar do alto grau de endemismo e acelerada deflorestação, é proporcionalmente a região natural menos estudada e menos protegida no Brasil (menos de 1% é protegida por unidades de conservação), sendo reconhecida como uma das 37 “Grandes Regiões Naturais do Mundo” (Tabarelli et al. 2000, 2005; Gil, 2002; Leal et al. 2003, 2005).

Domina o clima semi-árido, com baixos índices pluviométricos e com chuvas

irregulares normalmente restritas a um curto período do ano. A vegetação é composta por diversas espécies com adaptações a ambientes xéricos, com vários exemplares de plantas suculentas, cactos e árvores de raízes profundas e com folhas modificadas em espinhos, com exceção dos Brejos de Altitude, que apresentam mata semi-decidual e índices pluviométricos mais elevados, configurando enclaves de floresta úmida em meio a uma matriz vegetacional xérica e de clima semiárido. A Caatinga é o domínio menos protegido do Brasil (< 1% da área sob UC), apesar dos altos graus de endemismo e deflorestação (Leal et al. 2003, 2005; Tabarelli et al. 2005).

Amazônia

O domínio amazônico, ou panamazônia (INPE 2002), estende-se por nove países sulamericanos, é formado por um mosaico de biomas que correspondem a aproximadamente 30% das florestas remanescentes no planeta e ocupa 49,29% do território brasileiro (IBGE 2004; MMA 2008). O ambiente é formado principalmente por floresta tropical densa, com altos índices pluviométricos. Algumas fitofisionomias encontradas nesse domínio são as florestas de platô, florestas de baixio, florestas de vertente e floresta de campinarana (Hopkins 2005).

1.1.2. Origem e evolução dos domínios morfoclimáticos neotropicais

Sob a ótica da biogeografia evolutiva, existe consenso sobre a existência ancestral, durante o Paleogeno, de um grande cinturão de florestas úmidas, fazendo dos atuais domínios morfoclimáticos Amazônia e Mata Atlântica uma floresta contígua e interconectada. Ao final do Paleogeno, entre as glaciações *Oi-1* (ca. 33 Ma, entre o Eoceno e o Oligoceno) e *Mi-1* (ca. 24 Ma, entre o Oligoceno e o Mioceno), aumentos de aridez e diminuição de temperaturas por razão da redução do nível do mar pelo aprisionamento de água nas calotas polares e formação da Antártida, juntamente com o soerguimento da porção Sul da Cordilheira dos Andes,

modificando a drenagem da bacia Amazônica, criaram o cenário para o isolamento dos atuais domínios Amazônia e Mata Atlântica, dando origem a um corredor de vegetações abertas e xeromórficas conhecido como Diagonal Seca Sul-Americana, que compreende os atuais domínios Caatinga, Cerrado e Chaco (Vanzolini 1963; Brieger 1969; Bigarella et al. 1975; Ab'Saber 1977; Flynn & Wyss 1998; Morley 2000; Zachos et al. 2001; Costa 2003; Ortiz-Jaureguizar & Cladera 2006; Roig-Juñent et al. 2006; Hoorn et al. 2010; Batalha-Filho 2012).

A atual conformação dos domínios morfoclimáticos neotropicais se deu ao final do Neógeno, com o início dos ciclos glaciais pleistocênicos, provocando avanços e recuos de geleiras continentais, e potencialmente ocasionando repetidas fragmentações de florestas úmidas e expansões de áreas de vegetação aberta (*grasslands*) como resposta às variações de temperatura e umidade ocasionadas pela retenção e liberação de água nas calotas polares (Sant'Anna Neto & Nery 2005; Batalha-Filho 2012).

Apesar do isolamento pela diagonal seca, os domínios Amazônia e Mata Atlântica estiveram recorrentemente conectados após o Paleogeno (Hoorn et al. 2010; Batalha-Filho et al. 2012, 2013; Thomé et al. 2016). Esses episódios de fluxo entre os domínios citados influenciaram não apenas a diversificação entre si, mas também contribuiu igualmente na diversificação nos domínios morfoclimáticos da Diagonal Seca (Caatinga, Cerrado e Chaco).

Muitas espécies características de florestas úmidas supostamente ocorreram na Caatinga durante as fases mais quentes e úmidas dos ciclos glaciais pleistocênicos, conectando a Amazônia e a porção Norte da Mata Atlântica (Vivo 1997; Oliveira et al. 1999). Os potenciais relictos de florestas úmidas das interconexões entre Amazônia e Mata Atlântica, as florestas de galeria do Cerrado e os Brejos de Altitude da Caatinga, apresentam razoável similaridade com a Amazônia Oriental e com a porção Norte da Mata Atlântica (Rizzini 1963; Bigarella et al. 1975; Redford & Fonseca 1986; Mori 1989; Oliveira-Filho & Ratter 1995; Coimbra-Filho & Câmara 1996). Adicionalmente, a existência de táxons com distribuição disjunta entre

Amazônia e Mata Atlântica corrobora a hipótese de contatos secundários entre esses domínios (Martini et al. 2007; Turchetto-Zolet et al. 2013; Fouquet et al. 2014; Sobral-Souza et al. 2015).

Como resultado da dinâmica de interconexões entre Amazônia e Mata Atlântica, marcas foram deixadas nos dois domínios. Curiosamente, a porção Norte da Mata Atlântica possui maior similaridade com a Amazônia Oriental do que com a porção Sul da própria Mata Atlântica, enquanto essa porção Sul possui maior similaridade biológica com a Amazônia Ocidental (Willis 1992; Oliveira et al. 1999; Behling et al. 2000; Morley 2000; Auler & Smart 2001; Costa 2003; Auler et al. 2004; Wang et al. 2004; Vilela et al. 2009; Pellegrino et al. 2011; Fouquet et al. 2012a, b; Sobral-Souza et al. 2015).

A dinâmica entre os sistemas “Amazônia oriental/Mata Atlântica Norte” e “Amazônia Ocidental/Mata Atlântica Sul” remete ao comportamento de um dipolo climático, de modo que o clima para esses subdomínios da Amazônia e da Mata Atlântica funciona *in tandem*, de forma relacionada (Cruz et al. 2009; Cheng et al. 2013; Carnaval et al. 2014; Sobral-Souza et al. 2015). As conclusões de Carnaval et al. (2014) sobre a existência de dois subdomínios climáticos na Mata Atlântica (Norte e Sul) refletem prováveis consequências de sua dinâmica histórica com a Amazônia.

São reconhecidas pelo menos três rotas históricas de interconexão entre esses domínios (Figura 3). A rota de conexão mais ancestral reconhecida até o momento esteve supostamente ativa entre o meio e o fim do Mioceno (ca. 15–5 Ma), e conectou a Amazônia ocidental à porção sul da Mata Atlântica, através do ecótono Cerrado/Chaco (Costa 2003; Hoorn et al. 2010; Batalha-Filho et al. 2012; Sobral-Souza et al. 2015).

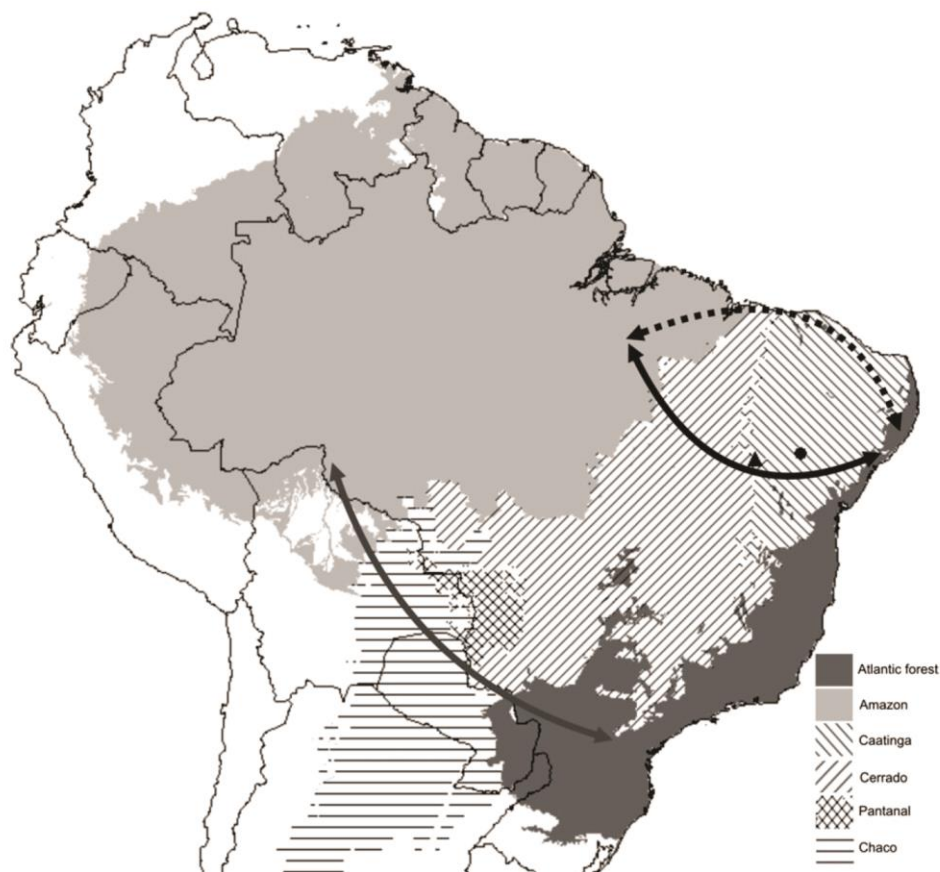


Figura 3. Rotas de conexão entre Amazônia e Mata Atlântica. Mapa denota a existência de pelo menos três rotas históricas de conexão entre os domínios Atlântico e Amazônico. A porção Sul da Mata Atlântica possui histórico de conexões com a Amazônia Ocidental, enquanto a porção Norte da Mata Atlântica possui histórico de conexões com a Amazônia Oriental (retidado de Batalha-Filho et al. 2012).

As rotas mais recentes de interconexão entre esses domínios estabeleceram-se no Plioceno/Pleistoceno (< 5 Ma), durante ciclos rápidos de glaciação. Esses corredores florestais teriam conectado a Amazônia Oriental e a porção norte da Mata Atlântica através do interior, cruzando a porção central da Caatinga e a porção Norte do Cerrado; e ao longo da costa Norte do Brasil (Hoorn et al. 2010; Batalha-Filho et al. 2013; Sobral-Souza et al. 2015; Thomé et al. 2016).

O conjunto de alterações na paisagem neotropical (episódios de conexão e isolamento) originou novos habitats e preservou refúgios biogeográficos, dinamizando a avaliabilidade de habitats através de deslocamentos espaciais de condições climáticas favoráveis para Amazônia

e Mata Atlântica. Nesse contexto, embora regiões biogeográficas distintas, os referidos domínios representam a evolução biogeográfica de um mesmo ambiente (hoje heterogêneo), estando as espécies ali ocorrentes suscetíveis a pressões ambientais resultantes das modificações da paisagem e delas próprias, potencialmente influenciando processos de especiação nessas áreas (Ledru 1993; Prado & Gibbs 1993; Oliveira-Filho & Ratter 1995; Morrone 2014; Sobral-Souza et al. 2015; Thomé et al. 2016).

1.1.3. Padrões e processos neotropicais de diversificação e evolução ambiental

Diante da impressionante diversidade e peculiaridade dos domínios morfoclimáticos neotropicais, algumas hipóteses foram levantadas e testadas para se explicar a riqueza e distribuição das espécies ali ocorrentes. Muitos estudos assumem que a maior influência sobre a diversificação nos domínios neotropicais tenha ocorrido durante o Quaternário, com destaque para os refúgios florestais pleistocênicos (Whitmore & Prance 1987), apesar de que alguns estudos apontem origens mais ancestrais para diversos táxons na região.

A hipótese dos refúgios florestais (Haffer 1969; Vanzolini & Williams 1970; Brown & Ab'Saber 1979) consiste em ilhas de florestas úmidas densas isoladas por áreas de vegetação aberta. As áreas de floresta úmida sofreriam expansão durante os ciclos interglaciais, e retração durante os máximos glaciais, e as áreas de vegetação aberta comportariam-se de maneira contrária. Contudo, estudos paleoecológicos apontaram a presença de florestas na Amazônia (AM) durante o último máximo glacial, enfraquecendo a hipótese dos refúgios como força diretora dos processos de diversificação na bacia Amazônica (Colinvaux et al. 2000; Bush & Oliveira 2006; Batalha-Filho 2012).

Carnaval & Moritz (2008) apontam a existência de supostos refúgios florestais (áreas de floresta estável) no corredor central da Mata Atlântica (MA), entre Bahia e Pernambuco, durante o último máximo glacial, além de áreas de instabilidade em São Paulo. Essas conclusões

estão em concordância com alguns estudos filogeográficos (Cabanne et al. 2007, 2008; Carnaval et al. 2009; Martins et al. 2009; Ribeiro et al. 2010; d’Horta et al. 2011; Batalha-Filho 2012; Maldonado-Coelho 2012; Batalha-Filho & Miyaki 2014), mas apesar da existência de descontinuidades filogeográficas em diferentes táxons entre a MA e a AM, a temporalidade entre essas quebras não é sempre congruente, sugerindo múltiplas forças modeladoras na paisagem e diversidade neotropical.

Alguns organismos teriam se diversificado nos refúgios florestais pleistocênicos (Cabanne et al. 2007, 2008; Carnaval et al. 2009; Martins et al. 2009; Ribeiro et al. 2010; d’Horta et al. 2011; Maldonado-Coelho 2012; Thomé et al. 2016; Gehara et al. 2017), enquanto outros teriam divergido em resposta a eventos tectônicos (Batalha-Filho et al. 2010; Thomé et al. 2010; Amaro et al. 2012). Alguns estudos advogam eventos vicariantes e de diversificação anteriores ao Quaternário, no Plioceno e no Mioceno (Grazziotin et al. 2006; Thomé et al. 2010; Amaro et al. 2012; Batalha-Filho 2012; Batalha-Filho et al. 2013; Menezes et al. 2016).

Outra hipótese trabalhada considera rios como barreiras primárias ao fluxo gênico, levando a eventos vicariantes que culminam em especiação (Wallace 1852; Patton et al. 1994; Patton et al. 2000). Essa ideia foi por vezes utilizada para explicar diversificações recentes na Amazônia (Patel et al. 2011; Fernandes et al. 2012; Ribas et al. 2012), mostrando a presença de linhagens específicas limitadas por grandes rios amazônicos. O padrão temporal da diversificação dessas linhagens remete aos últimos 3 Ma, período do estabelecimento final da drenagem atual da bacia Amazônica (Batalha-Filho 2012).

Segundo a hipótese de gradientes ecológicos (Smith et al. 1997, 2001; Moritz et al. 2000; Freedman et al. 2010), espécies presentes em ambientes adjacentes podem se diversificar em parapatria, devido a pressões seletivas que atuem diferencialmente nesses ambientes (Batalha-Filho 2012). Nesse contexto, em sendo os domínios morfoclimáticos compostos por mosaicos de diferentes biomas (Coutinho 2006), a diversidade nessas áreas responderia de

forma diferenciada às pressões ambientais específicas de cada sub-área de acordo com suas peculiaridades.

A hipótese de diversificação por tectonismos (Cracraft 1985; Silva & Straube 1996; Batalha-Filho et al. 2010; Thomé et al. 2010; Amaro et al. 2012) prediz que eventos de especiação ocorrem como consequência de atividades tectônicas que levam à vicariância entre duas linhagens de uma espécie, como o soergimento de cadeias montanhosas (Batalha-Filho 2012).

Hipóteses tectônicas emergiram como protagonistas em estudos sobre diversificação na Amazônia (Hoorn et al. 2010; Antonelli & Sanmartín 2011). O soergimento da Cordilheira dos Andes, em conjuntos com as incursões marinhas durante o Mioceno superior, teria influenciado o Clima e o padrão de drenagem dos rios amazônicos, embarreirando a umidade advinda do Oceano Atlântico pelos ventos alíseos, e possibilitando o desenvolvimento da maior floresta úmida do mundo.

No entanto, muitos táxons se diversificaram apenas durante o Quaternário (últimos 2 Ma) quando há muito a Cordilheira dos Andes já havia se formado. Portanto, hipóteses de episódios recorrentes ou contínuos de diversificação soam mais adequadas (Rull 2008, 2011a, 2011b, 2013; Batalha-Filho 2012), e inferências temporais através de estudos moleculares podem auxiliar em testes de hipóteses de diversificação (Moritz et al. 2000; Batalha-Filho 2012), bem como o estudo da história macro evolutiva dos Neotrópicos pode auxiliar na evolução de conceitos na taxonomia e sistemática de entidades biológicas ocorrentes nessas regiões.

1.2. O GÊNERO *GEASTRUM* NOS DOMÍNIOS MORFOCLIMÁTICOS NEOTROPICAIS

Os esforços realizados para o aprofundamento do conhecimento sobre a microbiota gasteroide levado a cabo por Baseia e colaboradores têm acrescido significativamente o que se

sabe sobre fungos gasteroides nos domínios morfoclimáticos Mata Atlântica, Caatinga e Amazônia (Tabelas 1, 2 e 3; Fazolino et al. 2008, 2010; Trierveiler-Pereira & Baseia 2009a, 2009b, 2010, 2011, 2013; Ottoni et al. 2010; Trierveiler-Pereira et al. 2010, 2011, 2012; Barbosa et al. 2011; Alfredo et al. 2012a, 2012b, 2014, 2017; Cabral et al. 2012; Cruz et al. 2012a, 2012b; Leite et al. 2012; Silva et al. 2012, 2013; Rodrigues & Baseia 2013). No entanto, inexistem estudos biogeográficos sobre fungos gasteroides nessas regiões, e a ausência de sequências de DNA de amostras Neotropicais em estudos moleculares criam uma relevante lacuna no acesso à diversidade de *Geastrum*.

Apesar de bem amostrado na região, novas espécies Neotropicais do gênero *Geastrum* continuam sendo constantemente descritas (Baseia & Milanez 2002; Baseia & Calonge 2006; Fazolino et al. 2008; Silva et al. 2013; Cabral et al. 2014a, 2014b, 2017; Sousa et al. 2015; Crous et al. 2016, 2017, 2018).

Tabela 1. *Geastrum* na Amazônia. Lista de espécies de *Geastrum* com ocorrência registrada para o domínio morfoclimático Amazônia.

| Espécie | Distribuição | Referência |
|---|--------------------------|--|
| <i>G. ambiguum</i> Mont. | Bolívia | Montagne 1839 |
| <i>G. drummondii</i> Berk. | Bolívia | Perkins 1912 |
| <i>G. echinulatum</i> B.D.B. Silva & Baseia | Brasil (AM) | Silva et al. 2013 |
| <i>G. englerianum</i> Henn. | Brasil (AM) | Hennings 1904 |
| <i>G. entomophilum</i> Fazolino, Calonge & Baseia | Brasil (PA) | Leite et al. 2011 |
| <i>G. fimbriatum</i> Fr. | Brasil (PA; RO); Bolívia | Leite et al. 2011; Trierveiller-Pereira et al. 2009; Calonge et al. 2000 |
| <i>G. hariotii</i> Lloyd | Suriname; Brasil (PA) | Coker & Couch 1928; Sotão et al. 2009 |
| <i>G. hirsutum</i> Baseia & Calonge | Brasil (PA) | Sotão et al. 2009 |

| | | |
|---|------------------------------------|---|
| <i>G. ishikawae</i> Accioly, J.O. Sousa, Baseia & M.P. Martín | Brasil (AM) | Crous et al. 2017 |
| <i>G. javanicum</i> Lév. | Brasil (PA) | Leite et al. 2011; Sotão et al. 2009 |
| <i>G. juruense</i> Henn. | Brasil (AM) | Hennings 1904 |
| <i>G. lageniforme</i> Vittad. | Brasil (PA; MT); Bolívia | Leite et al. 2011; Trierveiler-Pereira et al. 2011b; Calonge et al. 2000 |
| <i>G. lilloi</i> L.S. Domínguez | Brasil (PA) | Leite et al. 2011 |
| <i>G. mirabile</i> Mont. | Guiana inglesa | Dennis 1953 |
| <i>G. ovalisporum</i> Calonge & Mor.-Arr. | Bolívia | Calonge et al. 2000 |
| <i>G. saccatum</i> Fr. | Brasil (PA, AM); Colômbia; Bolívia | Leite et al. 2011; Hennings 1904; Vasco-Palacios et al. 2005; Calonge et al. 2000 |
| <i>G. schweinitzii</i> (Berk. & M.A. Curtis) Zeller | Brasil (PA) | Sotão et al. 2009 |
| <i>G. scleroderma</i> Mont. | Brasil (AM) | Hennings 1904 |
| <i>G. trichifer</i> Rick | Guiana inglesa | Dennis 1953 |
| <i>G. velutinum</i> Morgan | Brasil (PA) | Sotão et al. 2009 |

Tabela 2. *Geastrum* na Caatinga. Lista de espécies de *Geastrum* com ocorrência registrada no domínio morfoclimático Caatinga (Brasil). Asteriscos (*) indicam ocorrência em brejos de altitude.

| Espécie | Distribuição | Referência |
|---|---------------------|---|
| <i>G. aculeatum</i> B.D.B.Silva & Baseia | PI* | Silva et al. 2013 |
| <i>G. caririense</i> R.J. Ferreira, Accioly, S.R. Lacerda, M.P. Martín & Baseia | CE* | Crous et al. 2017 |
| <i>G. echinulatum</i> T.S.Cabral, B.D.B.Silva & Baseia | BA* | Silva et al. 2013 |
| <i>G. entomophilum</i> Fazolino, Calonge & Baseia | PE | Trierveiler-Pereira et al. 2011a |
| <i>G. fimbriatum</i> Fr. | RN; PE; CE* | Fazolino 2009, Trierveiler-Pereira et al. 2011a; Rodrigues 2014 |
| <i>G. floriforme</i> Vittad. | PE* | Sousa et al. 2014 |

| | | |
|---|--------------|--|
| <i>G. hieronymi</i> Henn. | PE; RN | Leite et al. 2007a |
| <i>G. hirsutum</i> Baseia & Calonge | PB* | Alfredo 2013 |
| <i>G. javanicum</i> (Lév.) P. Ponce de León | CE*; PB*; PE | Alfredo 2013; Trierveiler-Pereira et al. 2011a; Rodrigues 2014; |
| <i>G. lageniforme</i> Vittad. | CE*; PB* | Alfredo 2013 |
| <i>G. lloydianum</i> Rick | CE; CE* | Trierveiler-Pereira et al. 2011a; Rodrigues 2014 |
| <i>G. minimum</i> Schwein. | RN | Fazolino 2009 |
| <i>G. morganii</i> Lloyd. | RN; CE*; PB* | Fazolino 2009; Alfredo 2013 |
| <i>G. pectinatum</i> Pers. | PE; RN; CE* | Baseia et al. 2003; Fazolino 2009; Alfredo 2013 |
| <i>G. rusticum</i> Baseia, T.S.Cabral & B.D.B.Silva | CE*; PB* | Alfredo 2013 |
| <i>G. saccatum</i> Fr. | RN; PB*; PE | Fazolino 2009; Trierveiler-Pereira et al. 2011a; Alfredo 2013 |
| <i>G. schweinitzii</i> (Berk. & M.A. Curtis) Zeller | PE; PB* | Drechsler-Santos et al. 2008; Trierveiler-Pereira et al. 2011a; Alfredo 2013 |
| <i>G. setiferum</i> Baseia & Milanez | PE; RN | Baseia & Milanez 2002; Leite et al. 2007b |
| <i>G. triplex</i> Jungh. | RN; CE*; PE | Fazolino 2009; Trierveiler-Pereira et al. 2011a; Alfredo 2013 |
| <i>G. violaceum</i> Rick | PB* | Sousa et al. 2014 |
| <i>G. xerophilum</i> Desjardin | RN; PE* | Silva et al. 2011; Souza et al. 2014 |

Tabela 3. *Geastrum* na Mata Atlântica. Lista de espécies de *Geastrum* com registro de ocorrência no subdomínio bioclimático Norte do domínio morfoclimático Mata Atlântica.

| Espécies | Distribuição | Referências |
|--|---------------------|---|
| <i>G. elegans</i> Vittad. | PE | Leite et al. 2007a |
| <i>G. coronatum</i> Pers. | PE | Leite et al. 2007a |
| <i>G. entomophilum</i> Fazolino, Calonge & Baseia | PE; PB; RN | Fazolino et al. 2008; Trierveiler-Pereira & Baseia 2010; Trierveiler-Pereira et al. 2011a; Sousa 2012 |
| <i>G. fimbriatum</i> Fr. | PE; PB; BA; RN | Leite et al. 2007a; Trierveiler-Pereira et al. 2009, 2011a; Sousa 2012 |
| <i>G. fornicatum</i> (Huds.) Hook | PE | Leite et al. 2007a |
| <i>G. hieronymi</i> Henn. | BA | Trierveiler-Pereira et al. 2009 |
| <i>G. hirsutum</i> Baseia & Calonge | PE; RN | Baseia & Calonge 2006; Fazolino 2009; Trierveiler-Pereira et al. 2011a; Sousa 2012 |
| <i>G. javanicum</i> Lév. | PE; PB; RN | Fazolino 2009; Trierveiler-Pereira et al. 2011a; Sousa 2012 |
| <i>G. lageniforme</i> Vittad. | PE; BA; RN | Fazolino 2009; Trierveiler-Pereira et al. 2009, 2011a; Sousa 2012 |
| <i>G. lloydianum</i> Rick | PE; CE; RN | Fazolino 2009; Trierveiler-Pereira 2011a; Sousa 2012 |
| <i>G. magnosporum</i> J.O. Sousa, B.D.B. Silva, P. Marinho, M.P. Martín & Baseia | PB | Crous et al. 2018 |

| | | |
|---|----------------|--|
| <i>G. ovalisporum</i> Calonge & Morr.-Arr. | RN | Leite et al. 2007a; Fazolino 2009; Sousa 2012 |
| <i>G. pusillipilosum</i> J.O. Sousa, Alfredo, R.J. Ferreira, M.P. Martín & Baseia | PB | Crous et al. 2016 |
| <i>G. saccatum</i> Fr. | PE; RN; BA | Kimbrough et al. 1994/1995, Baseia et al. 2003, Trierweiler-Pereira et al. 2011a, Leite & Baseia 2007, Sousa 2012 Trierweiler-Pereira et al. 2009 |
| <i>G. schweinitzii</i> (Berk. & M.A. Curtis) Zeller | PE; PB; BA; RN | Kimbrough et al. 1994/1995; Fazolino 2009; Trierweiler-Pereira et al. 2009, 2011a; Sousa 2012 |
| <i>G. setiferum</i> Baseia & Milanez | PE; PB; RN | Leite et al. 2007b; Fazolino 2009; Trierweiler-Pereira et al. 2011a; Sousa 2012 |
| <i>G. triplex</i> Jungh. | RN; PE | Leite & Baseia 2007; Sousa 2012; Trierweiler-Pereira et al. 2011a |
| <i>G. albonigrum</i> Calonge & Mata | RN | Sousa 2012 |
| <i>G. minimum</i> Schweinitz, Schrift. Gesell. Leipsiz | RN | Sousa 2012 |
| <i>G. morgani</i> Lloyd | RN | Sousa 2012 |
| <i>G. pectinatum</i> Pers. | RN | Sousa 2012 |
| <i>G. quadrifidum</i> DC. Ex. Pers. | RN | Sousa 2012 |
| <i>G. rusticum</i> Baseia, Silva & Cabral | RN | Cabral et al. 2014 |

1.2.1. Morfologia e dispersão no gênero *Geastrum*

Os membros do gênero *Geastrum* são caracterizados por sua morfologia estrelada na maturidade (Figura 4), que os fazem conhecidos popularmente como “estrelas da terra”. Os basidiomas dos representantes desse gênero são compostos basicamente de duas camadas estéreis que englobam a parte fértil, gleba, onde se desenvolvem os basidiósporos e os capilícios (Sunhede 1989).

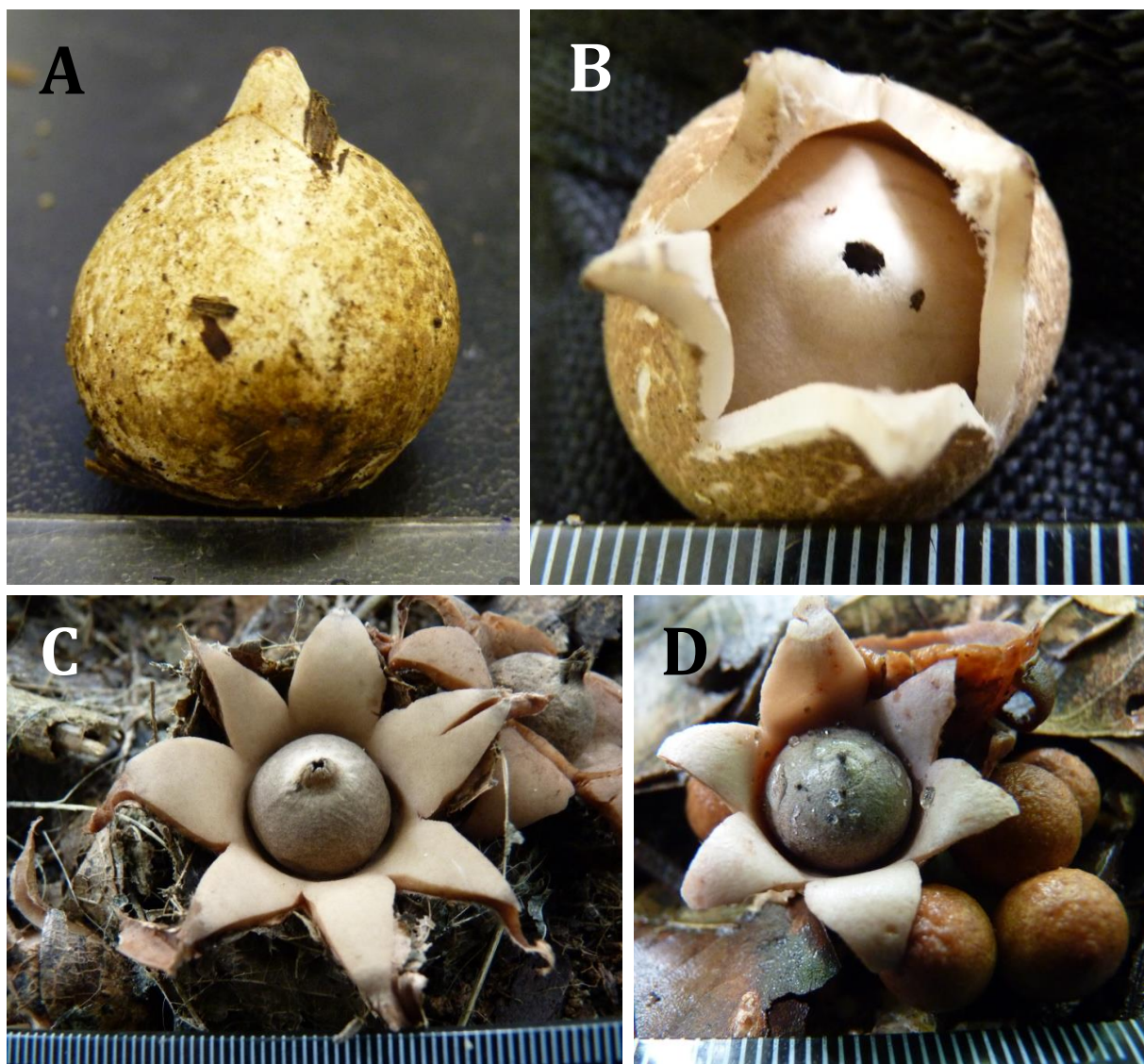


Figura 4. *Geastrum*: morfologia externa. A. Basidioma imaturo. **B.** Rompimento do exoperídio e exposição do endoperídio. **C.** Basidioma maduro. **D.** Basidiomas maduro e imaturos.

Na camada estéril mais externa, o *exoperídio* (Figura 5 A), que se rompe em padrão estrelado na maturidade (Figura 4), é possível reconhecer três subcamadas com base no padrão morfológico e organizacional das hifas que as compõem (Figura 5; da mais externa para a mais interna: camada micelial, camada fibrosa e camada pseudoparenquimatosa, respectivamente; Miller & Miller 1988; Sunhede 1989).

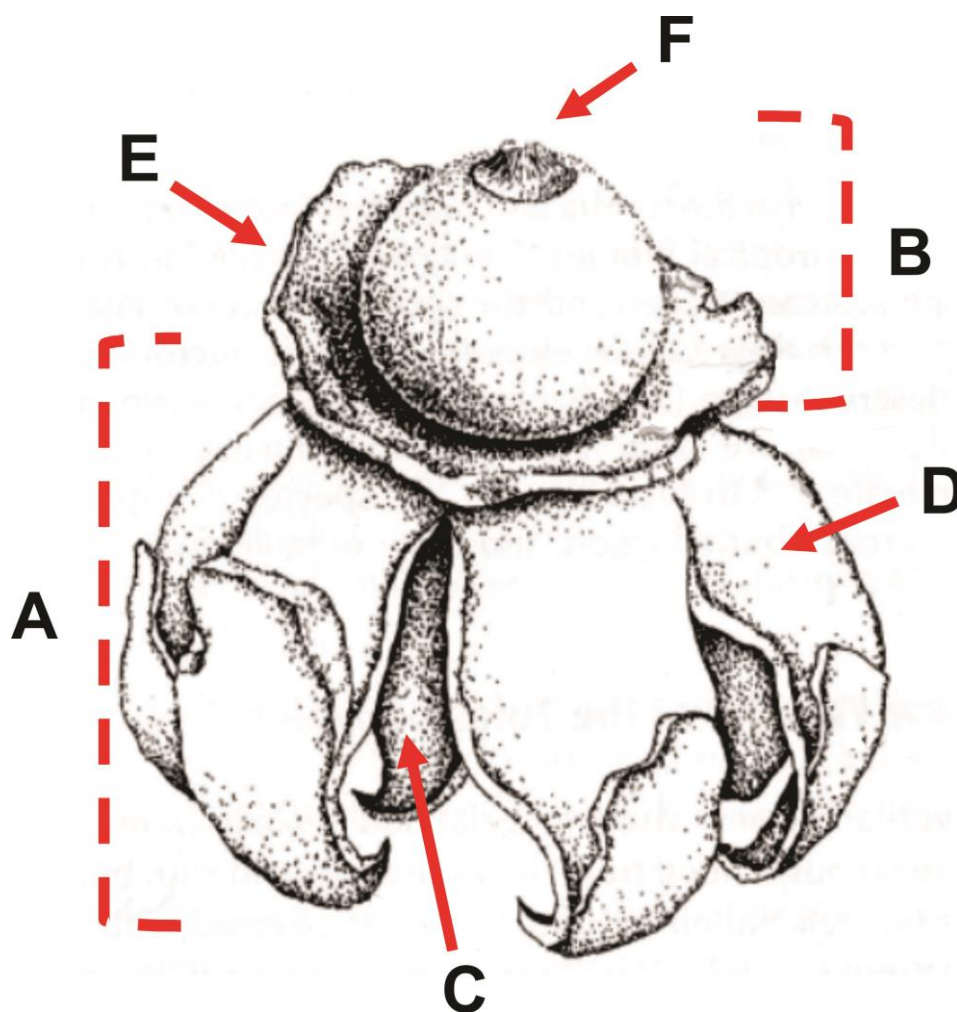


Figura 5. *Geastrum*: esquema morfológico. A. Exoperídio. B. Endoperídio. C. Camada micelial. D. Camada fibrosa, exposta após desprendimento da camada pseudoparenquimatosa. E. Camada pseudoparenquimatosa desprendendo-se parcialmente e formando um colar em volta do endoperídio. F. Ostíolo, peristômio e annulum. Adaptado de Miller & Miller (1988).

A *camada micelial* (Figura 5 C) é composta por hifas filamentosas, normalmente delgadas, interlaçadas. Na superfície dessa camada essas hifas podem se organizar para formar

padrões de ornamentação (liso, tomentoso, rugoso, hirsuto) que podem ter significado taxonômico (Baseia & Calonge 2006; Silva et al. 2013; Accioly et al. *in prep.*, Apêndice XI). Essa camada pode ser persistente ou desprender-se do basidioma durante o desenvolvimento (Sunhede 1989).

Logo abaixo da camada micelial encontra-se uma camada de hifas filamentosas mais compactadas e fortemente interlaçadas, denominada *camada fibrosa* (Figura 5, D). Na porção mais interna do exoperídio há uma camada de hifas modificadas, esferocistos (do grego “*sphair*” esfera + “*kytos*” célula), densamente organizadas, de forma a assemelhar-se com um tecido parenquimatoso vegetal, a *camada pseudoparenquimatosa* (Figura 5 E, Figura 6 A), ou carnosas. Essa camada pode ser persistente ou efêmera (Sunhede 1989).

Após o rompimento do exoperídio, na região central, está exposto o *endoperídio* (Figura 5 B), a camada mais interna do perídio, que contém a gleba. A superfície dessa camada do perídio pode ou não apresentar alguma ornamentação, ser lisa, pruinosa, ou possuir setas hifais de diferentes morfologias (Figura 6 C; Baseia & Milanez 2002; Fazolino et al. 2008.). O endoperídio pode ser sésil (repousar diretamente sobre o exoperídio), ou possuir estruturas basais como o *pedicelo*, que o eleva sobre o exoperídio, e/ou a *apófise*, que consiste em uma dilatação robusta na porção inferior do endoperídio (Sunhede 1989).

No ápice do endoperídio está localizado o *ostíolo*, um poro apical que se abre na deiscência para liberação dos basidiósporos contidos na gleba. Circundando o ostíolo há o *peristômio*, que pode ser mais ou menos elevado, lacerado, fimbriado, estriado ou plicado, e pode ou não ser delimitado por uma linha ou sutura denominada *annullum* (Figura 5 F; Sunhede 1989).

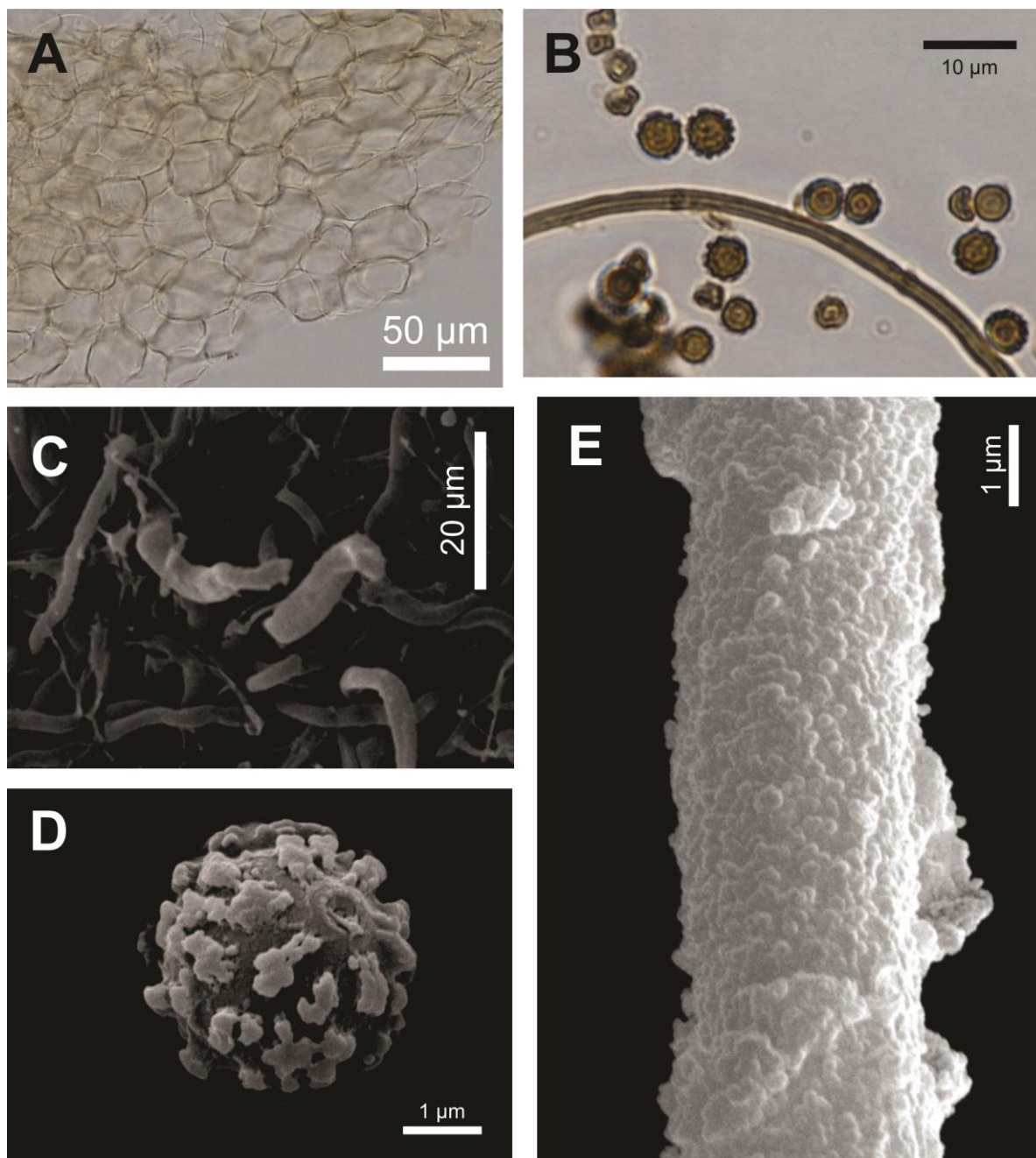


Figura 6 *Geastrum*: micromorfologia. **A.** Camada pseudoparenquimatosa. **B.** Esporos e capílcio sob MO. **C.** Superfície endoperidial sob MEV mostrando projeções de hifas vermiformes. **D.** Basidiósporo em MEV. **E.** Superfície de capílcio verrucoso sob MEV.

A *gleba*, localizada no interior do endoperídio, é composta basicamente por capilícios e basidiósporos, e tem aspecto de uma massa pulverulenta. Os basídios que originaram os basidiósporos são degradados durante o desenvolvimento e não estão presentes na gleba madura. Os *capilícios* (Figura 6 B, E) possuem função estrutural e consistem em hifas

filamentosas de paredes espessadas que podem ser lisas ou verrucosas. Os *basidiósporos* (Figura 6 B. D) em *Geastrum* são globosos a subglobosos e geralmente apresentam ornamentação verrucosa. O padrão de tamanho, formato e organização das verrugas pode ter relevante significado taxonômico (Sunhede 1989).

Algumas espécies de *Geastrum* podem apresentar *rizomorfias* (do grego “*rhíza*” raiz + “*morphe*” forma), que são estruturas relacionadas às funções de fixação ao substrato, e nutrição e comunicação do basidioma com o micélio, e se desenvolve abaixo da superfície, no interior do substrato. É comum em espécies tropicais lignícolas (do latim “*lignum*” madeira + “*-cola*” que vive em) a presença de uma estrutura especializada denominada *subículo*, que consiste num emaranhado de hifas que recobrem o substrato no local de frutificação, abaixo dos basidiomas, e tem funções semelhantes às das rizomorfias. Recentemente, os padrões e tipos de cristais presentes nessas estruturas foram utilizados como uma nova característica morfológica com significado taxonômico (Sunhede 1989; Zamora et al. 2015).

A dispersão no gênero *Geastrum*, a exemplo de seu táxon irmão *Myriostoma*, ocorre através do chamado mecanismo de fole, em que pressões mecânicas sofridas externamente pelo endoperídio, normalmente gotas de chuva, comprimem a massa glebal em seu interior, expulsando uma nuvem de basidiósporos através do ostíolo do peristômio (Figura 7; Sunhede 1974, 1989).

A adaptação para utilização das gotas de chuva como força motriz da liberação dos esporos é tal que Kreisel & Al-Fatimi (2008) propõem que espécies com esse tipo de mecanismo de liberação de esporos tendem a não ocorrer em regiões desérticas em que há pouca ou nenhuma precipitação pluviométrica. Zoocoria através de insetos já foi sugerida como estratégia de dispersão em *Geastrum* (Sunhede 1974; Fazolino et al. 2008), no entanto essa possibilidade necessita comprovação de efetividade para se analisar a magnitude de sua influência, e a dispersão no gênero acontece majoritariamente por anemocoria.

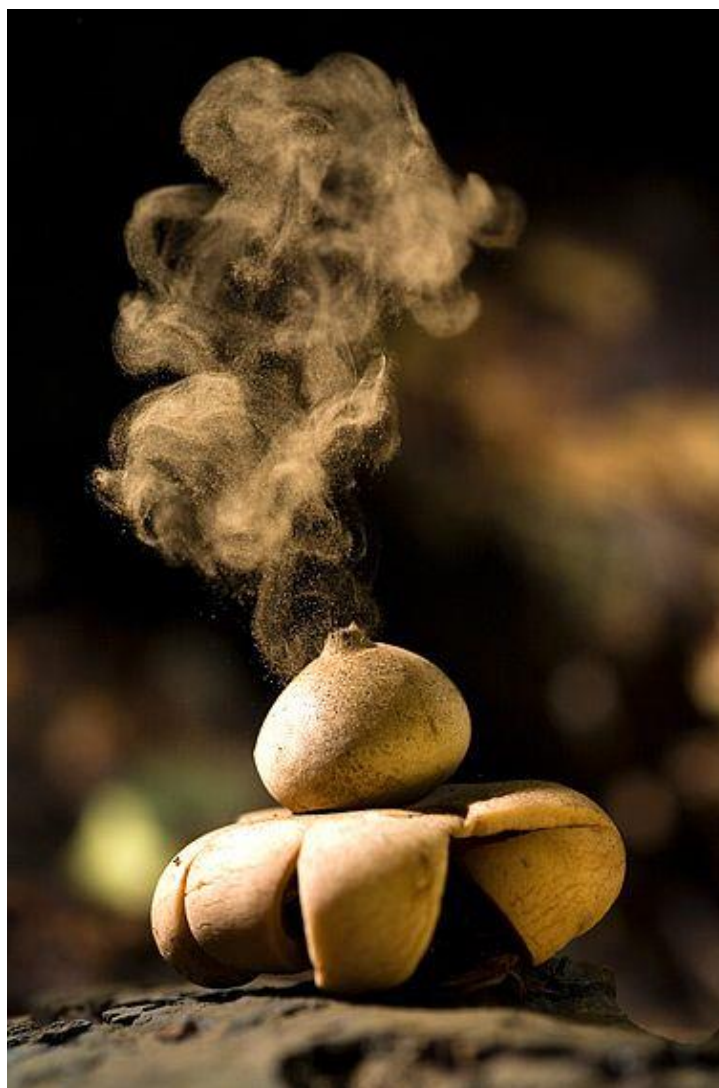


Figura 7 *Geastrum*: dispersão. Basidioma de *Geastrum* liberando nuvem de esporos após estimulação mecânica do endoperídio, mecanismo de fole (disponível em: <http://www.djsphotography.co.uk/British%20Plants/Fungi.htm>).

Os esporos em *Geastrum* são ornamentados com verrugas geralmente colunares (Figura 6 D). A ornamentação em esporos é comum em muitas espécies anemocóricas e o significado adaptativo dessas estruturas tem sido relacionado a repelência de umidade, de modo a facilitar seu transporte passivo pelo vento em forma de aerossol ambiental (Kreisel & Al-Fatimi 2008). As ornamentações podem auxiliar a dispersão também aumentando o atrito do esporo com o ar, fazendo-os empurrados pelo vento por maiores distâncias.

É paradigma central na dispersão dos organismos biológicos que os táxons surgem

isoladamente em localidades específicas e a partir daí expandem seus alcances para produzir a distribuição geográfica que encontramos hoje (Wilson 1991; Wilkinson 2001). Algumas espécies de *Geastrum* são consideradas amplamente distribuídas ao redor do mundo, mas em alguns casos elas têm se mostrado representar complexos com mais de uma espécie biogeograficamente delimitadas, com estruturação filogeográfica (Kasuya et al. 2012). Não há dados na literatura sobre o alcance da dispersão em *Geastrum*. Mas, de modo geral, a dispersão em longas distâncias em esporos anemocóricos é normalmente superestimada.

Embora hajam diversos relatos da dispersão de esporos anemocóricos por longas distâncias, muitos também são os casos de fungos com dispersão anemocórica que permanecem biogeograficamente restritos. A presença de um esporo em determinado local nada informa sobre sua viabilidade germinativa ou sua adaptabilidade a determinadas condições ambientais e de competição que o faça apto a colonizar determinado local expandindo sua distribuição. A dispersão em longas distâncias é, provavelmente, apenas episódica, e não uma regra para a maioria dos fungos com dispersão anemocórica, e muitos fungos dispersam seus esporos com eficiência apenas a curtas distâncias (Malloch & Blackwell 1992; Moyersoen et al. 2003; Geml et al. 2008, 2012; Moncalvo & Buchanan 2008; Galante et al. 2011).

1.3. FILOGEOGRAFIA E BIOGEOGRAFIA HISTÓRICA EM FUNGOS AMBIENTAIS

Com os atuais progressos nos estudos com dados moleculares, além de elucidar relações filogenéticas entre organismos, esses dados têm sido associados a informações de distribuição geográfica de táxons de interesse, permitindo testes de hipóteses evolucionárias e biogeográficas (Smith & Patton 1993; Patton et al. 1994; Costa 2003; Funk et al. 2007).

Por razão das dificuldades em relação ao registro fóssil, já que fungos possuem estruturas moles que raramente são fossilizadas (Berbee & Taylor 2001; Hibbett et al. 1997), e, portanto, a maioria dos registros fósseis não refletem com precisão o surgimento das linhagens

e são de difícil posicionamento taxonômico; e de uma falsa crença em que todos os fungos são amplamente distribuídos e carecem de estruturas populacionais bem definidas (James et al. 2001; Geml et al. 2006, 2008; Jeandroz et al. 2008; Jargeat et al. 2010; Peay et al. 2010), apenas uns poucos trabalhos têm sido elaborados sobre filogeografia e biogeografia histórica de fungos. Essa área ainda é relativamente inexplorada e o Reino Fungi encontra-se há anos luz de outros táxons nesse tema.

No entanto, se torna cada vez mais patente que, apesar de que alguns fungos são capazes de dispersão a longas distâncias, a distribuição da maioria reflete as mesmas barreiras geográficas ou ecológicas que orientam a vicariância em outros organismos. E muitas das vezes em que ocorre dispersões por grandes distâncias elas são seguidas de isolamento por distância, e as populações fundadoras não se mantêm em fluxo gênico com as populações fonte (Rubini et al. 2005, Berndt 2008, Halling et al. 2008, Hosaka et al. 2008, Lumbsch et al. 2008, Moncalvo & Buchanan 2008, Wirtz et al. 2008, Geml et al. 2008, 2012, Matheny et al. 2009, Peay et al. 2010, Skrede et al. 2011, Wilson et al. 2012, Sánchez-Ramírez et al. 2014).

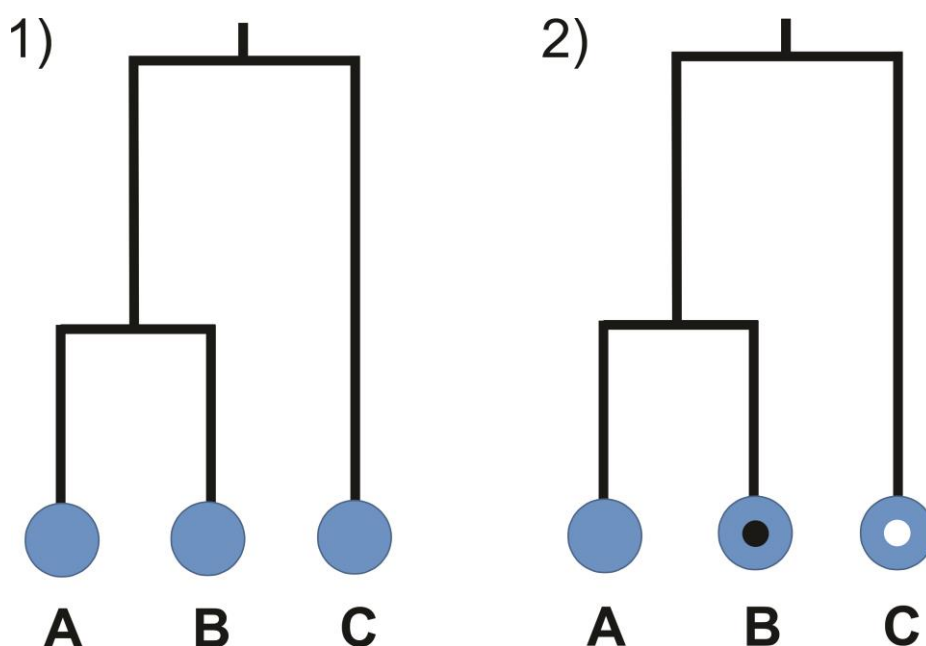


Figura 8 Espécies crípticas e semicrípticas. 1) Espécies crípticas irmãs (A e B) e não irmãs [(A e B) e C]. 2) Espécies semicrípticas irmãs (A e B) e não irmãs [(A e B) e C].

Outra questão que dificulta os estudos filogeográficos de fungos são as recorrentes espécies crípticas e semi-crípticas, irmãs e não-irmãs, formando complexos espécies (Figura 8; Taylor et al. 2000; Vondrak et al. 2009; Hodkinson & Lendemer 2011; Lumbsch & Leavitt 2011; Martín et al. 2018), e, portanto, é necessário um estreito delineamento das espécies ou linhagens trabalhadas.

Espécies crípticas são aquelas em que não há caracteres taxonômicos disponíveis ou diagnosticáveis para separação taxonômica entre elas, enquanto espécies semi-crípticas possuem morfologia muito próxima entre si, mas detalhes sutis permitem sua distinção taxonômica. Usualmente, as espécies semi-crípticas são descritas e delimitadas utilizando-se caracteres morfológicos historicamente pouco estudados nos grupos, aliados a análises moleculares, estatísticas e computacionais, com a adoção de conceitos mistos/sintéticos de espécie, fazendo dialogar conceitos morfológico, filogenético, biológico, biogeográfico, ecológico, etc. Seja qual for o conceito de espécie adotado, o conceito evolucionário de hereditariedade através do DNA reside como plano de fundo, e, portanto, há sempre de haver assinaturas moleculares para processos de especiação (Taylor et al. 2000; Bickford et al. 2006; Vondrak et al. 2009; Hodkinson & Lendemer 2011; Lumbsch & Leavitt 2011; Zamora et al. 2013, 2014, 2015; Korshunova et al. 2017; Martín et al. 2018).

As espécies crípticas e semi-crípticas podem ou não ser resultado de convergência evolutiva (Figura 8). Espécies crípticas monofiléticas (homólogas), que possuem o mesmo ancestral comum mais recente, geralmente divergiram há relativamente pouco tempo e a fixação diferencial de variações morfológicas ainda não ocorreu entre as linhagens específicas – classificam-se como espécies crípticas ou semicrípticas irmãs. Em geral, marcadores moleculares de evolução neutra e rápida possuem maior sinal filogenético para o reconhecimento dessas espécies (Vondrak et al. 2009; Hodkinson & Lendemer 2011; Lumbsch

& Leavitt 2011; Korshunova et al. 2017; Martín et al. 2018).

Por outro lado, espécies parafiléticas em relação a seu ancestral mais recente podem apresentar-se crípticas por razão de homoplasias, convergências evolutivas (espécies crípticas não-irmãs), e nesses casos as espécies geralmente divergiram há mais tempo e têm seu ancestral comum em um ponto mais distante no passado. Nesse caso, marcadores moleculares de evolução mais lenta, submetidos a pressão de seleção natural, podem ser adequados para o reconhecimento das espécies, ou, se a divergência entre as linhagens for muito antiga, podem até mesmo serem os mais indicados, quando há altos índices de homoplasia por convergência ou reversão nos marcadores de evolução rápida (Vondrak et al. 2009; Hodkinson & Lendemer 2011; Lumbsch & Leavitt 2011; Korshunova et al. 2017).

Apesar da escassez de trabalhos que intentem reconstruir geograficamente a evolução de fungos, alguns estudos elucidam questões importantes (Figura 9). No entanto, são quase que exclusivamente produzidos sobre espécies de fungos simbioses ou parasitas, e de regiões de clima temperado, com pouca ou nenhuma representatividade dos trópicos ou neotrópicos, e com distribuição muitas vezes restrita pela distribuição do organismo hospedeiro (Kasuga et al. 2003; Geml et al. 2006, 2008, 2010, 2012; Matheny et al. 2009; Mikheyev et al. 2008; Brewer & Milgroom 2010; Kennedy et al. 2011; Sánchez-Ramírez et al. 2014; Tedersoo et al. 2014, Moyersoen & Weiss 2014).

Geml et al. (2009, 2010, 2012) reconheceram indícios de refúgios florestais em Beringia (Pacífico Norte, entre Rússia e América do Norte) durante o último máximo glacial, além de expansões recentes na distribuição geográfica de alguns fungos de regiões árticas. Adicionalmente, Geml et al. (2006, 2008) trazem resultados que sugerem estruturação filogeográfica em *Amanita muscaria* (L.) Lam e indica Beringia como seu centro de dispersão, corroborando a hipótese boreotropical de diversificação dos organismos.

A hipótese boreotropical baseia-se em registro fóssil e implica na existência de extensas

florestas ao Sul de Laurásia (supercontinente que incluiu Europa, Ásia e América do Norte) há 65 – 40 Ma., entre o Paleoceno e o Eoceno, que, com o abrupto resfriamento global durante o Mioceno, teriam recuado para os trópicos, explicando distribuições atuais disjuntas ao longo da região tropical, além da existência de fósseis de táxons tropicais em regiões temperadas (Wolfe 1975; Tiffney 1985; Lavin & Luckow 1993; Sánchez-Ramírez et al. 2014; Fiaschi et al. 2016).

Os resultados obtidos por Geml et al. (2006, 2008, 2009, 2010, 2012) são consoantes com as conclusões de Pölmel et al. (2013), extrapoladas para diversas espécies de fungos que estabelecem associação micorrízica com *Alnus spp.*: Beringia teria sido uma importante rota de dispersão; e rotas mais antigas podem ter se estabelecido por meio de massas de terra que conectavam a Europa e a América do Norte através do Oceano Atlântico há ca. 30 Ma, durante o Oligoceno (Donoghue & Smith 2004; Milne 2006; Pölmel et al. 2013).

Matheny et al. (2009) encontrou padrões compatíveis com a hipótese boreotropical, e também sugeriu algumas rotas recorrentes de dispersão para a família *Inocybaceae* Jülich, conectando os Paleotrópicos e os Neotrópicos. Essa família teria surgido nos Paleotrópicos durante Gondwana, sofrendo vicariância por deriva continental durante a ruptura do supercontinente, e dando origem às linhagens dos Paleotrópicos e Neotrópicos. Posteriormente, a diversidade dos Neotrópicos teria sido moldada por pelo menos seis episódios de dispersão advindos dos Paleotrópicos e de zonas temperadas da América do Norte a partir do Paleógeno, durante o Paleoceno e o médio Eoceno.

Na Amazônia venezuelana, Moyersoen & Weiss (2014), analisando micorrizas através de dados moleculares e morfológicos, contrariou a ideia de que os clados de *Sebacinales* M. Weiss não possuiriam padrão biogeográfico, sugerindo maior similaridade da região Neotropical em relação aos Paleotrópicos (ambos fragmentos do supercontinente Gondwana) do que em relação à América do Norte (fragmento do supercontinente Laurásia).

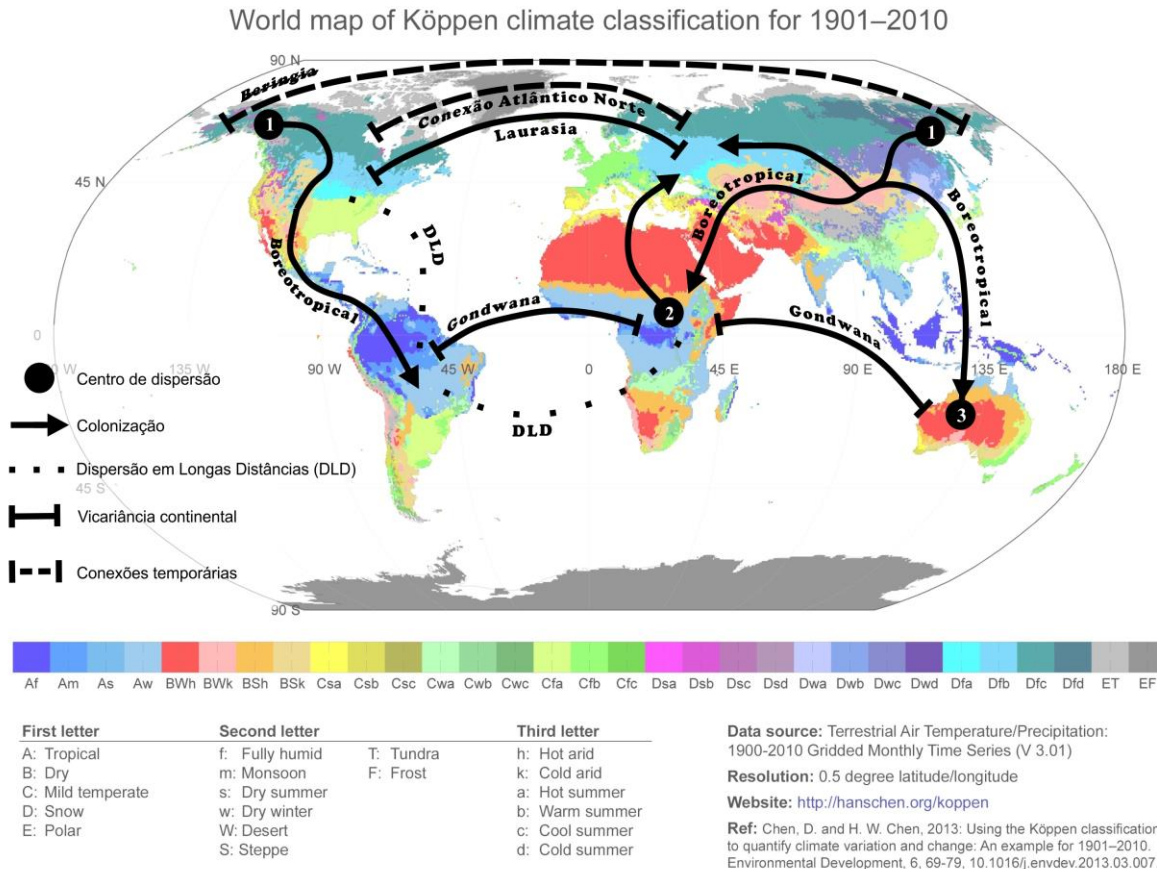


Figura 9. Vicariância e conectividade em fungos anemocóricos. Mapa evidenciando as principais relações históricas entre áreas biogeográficas a nível global com base em estudos filogeográficos de fungos, incluindo espécies ectomicorrízicas.

Matheny et al. (2009) não obtiveram datação consistente com Gondwana, e Moyersoen & Weiss (2014) não utilizaram relógio molecular em suas análises, e, portanto, ambos estudos atribuíram seus resultados a um alto potencial dispersivo de *Inocybaceae* e *Sebacinales*. No entanto, Setaro & Kron (2012) sugerem que LSU nrDNA não seja o marcador mais adequado para esse tipo de análise, e que marcadores menos conservados, de evolução mais neutra, como ITS nrDNA, possuem maior sinal filogeográfico (Setaro & Kron 2012, Halling et al. 2008).

Desse modo, é possível que Matheny et al. (2009) tenham perdido resolução filogeográfica por terem utilizado apenas marcadores moleculares de evolução lenta (LSU nrDNA e *rpb2*; Eberhardt 2010), e; certamente, Moyersoen & Weiss (2014) teriam desencadeado interessantes discussões a partir de suas matrizes de dados de ITS e LSU nrDNA

caso tivessem realizado datação dos tempos de divergência em suas análises filogenéticas.

Em um dos poucos estudos filogeográficos com clados de fungos gasteroides, a subordem *Sclerodermatinae* Binder & Bresinsky (ordem *Boletales* E.-J. Gilbert) foi escrutinada por Wilson et al. (2012). *Sclerodermatinae* engloba os gêneros gasteroides *Astraeus* Morgan, *Calostoma* Desv., *Diplocystis* Berk. M.A. Curtis, *Pisolithus* Alb. & Schwein., *Scleroderma* Pers. e *Tremellogaster* E. Fisch, e muitos de seus membros formam associações micorrízicas (Binder & Bresinsky 2002; Wilson et al. 2012).

A maioria das formas gasteroides em *Sclerodermatineae* possui esporos ornamentados em gleba pulverulenta, e reconhecidamente possuem dispersão anemocórica. Inclusive, apesar de parafilético em relação a *Geastrum*, com impressionante convergência evolutiva, o gênero *Astraeus* também libera seus esporos através de mecanismo de fole e possui macromorfologia semelhante (Binder & Bresinsky 2002; Phosri et al. 2013).

Utilizando tempos de divergência entre os clados, e reconstruções ancestrais de distribuição geográfica e de hospedeiro, Wilson et al. (2012) advogaram a hipótese boreotropical aliada a rotas de dispersão através do Estreito de Bering para explicar seus resultados em que *Sclerodermatinae* teria surgido no fim do Cretáceo entre a América do Norte e a Ásia (Laurásia) tendo diversificado-se para gerar a distribuição atual apenas a partir do meio do Cenozóico.

Outros esforços em entender a história biogeográfica de fungos gasteroides consistem na sustentada hipótese de Hosaka et al. (2008) de que a ordem *Hysterangiales* K. Hosaka & Castellano (*Phallomycetidae*, *Agaricomycetes*) teria originado-se após a Pangeia, no leste de Gondwana, onde hoje conhecemos como Austrália. No entanto, a datação do tempo de divergência de *Hysterangiales* através de relógio molecular com calibração fóssil só ocorreu alguns anos mais tarde com Sheedy et al. (2016), datando a emergência de diversos clados de falsas-trufas (fungos gasteroides hipógeos) na Austrália.

Por estar contida na superordem *Phallomycetidae*, o ponto de calibração (58 – 83 – 114

Ma) fornecido para Hysterangiales por Sheedy et al. (2016) pode ser útil em estudos sobre tempos de divergência no gênero *Geastrum* (Berbee & Taylor 2010), que possui fóssil mais antigo conhecido datado em 65 – 70 Ma (Krassilov & Makulbekov 2003), mas que não possui tempo de divergência publicado. Por conseguinte, estudos sobre a história evolutiva de *Geastrum* são fundamentais para a compreensão da diversidade do grupo de modo integrativo, holístico, promovendo sínteses sobre a taxonomia e a sistemática filogenética do gênero.

1.3.1. Perspectivas em *Geastrum*

Entre os fungos gasteroides, o gênero *Geastrum* Pers. foi escolhido para o presente estudo por ser o gênero melhor representado nos domínios morfoclimáticos brasileiros (Tabelas 1, 2 e 3); além de que numerosos estudos têm sido realizados nos últimos anos disponibilizando dados morfológicos e distributivos sobre esse grupo na região proposta. Adicionalmente, a região neotropical pode ser considerada um hotspot de biodiversidade para esse gênero, com potenciais espécies por ser descritas, especialmente crípticas ou semicrípticas.

Estudos taxonômicos e moleculares publicados previamente parecem indicar que a irradiação de espécies de *Geastrum* nos neotrópicos pode ter de fato sido influenciada pela evolução do ambiente, sendo a camada micelial um fator potencialmente significante na separação de espécies brasileiras (Baseia & Calonge 2006; Trierveiler-Pereira & Silveira 2012; Silva et al. 2013).

Por exemplo, *Geastrum aculeatum* e *G. echinulatum*, evidenciados na Figura 10 (Silva et al. 2013): para além da proximidade filogenética, essas espécies são também morfológicamente similares, embora diverjam claramente no padrão dos tufo miceliais na camada mais externa do exoperídio (camada micelial).

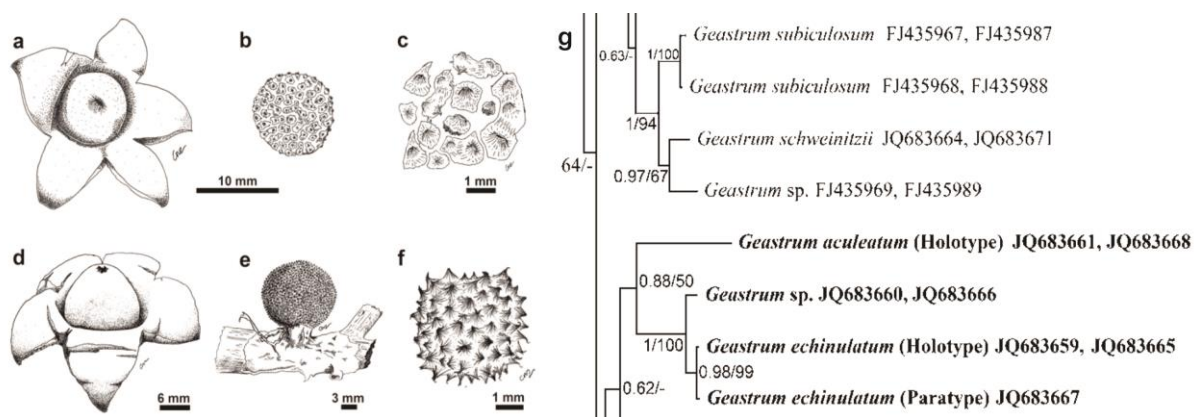


Figura 10. *Geastrum aculeatum* e *G. echinulatum*. **a-c** *Geastrum aculeatum*; **d-f** *Geastrum echinulatum*; **g** Suporte filogenético molecular para ambas espécies. *Geastrum aculeatum* ocorre apenas em um Brejo de Altitude no estado do Piauí, enquanto *G. echinulatum* tem distribuição na Amazônia e em um outro Brejo de Altitude no estado da Bahia. Essas espécies, apesar de bastante relacionadas, divergem claramente pelo padrão dos tufo miceliais na camada mais externa do perídio (adaptado de Silva et al. 2013).

Além disso, uma dessas espécies ocorre, até então, apenas em um Brejo de Altitude em meio ao semi-árido brasileiro (*G. aculeatum*), enquanto a outra espécie ocorre na Amazônia Central e em um outro Brejo de Altitude na margem oriental do semi-árido brasileiro (*G. echinulatum*), margeando o domínio Mata Atlântica. Essa peculiar distribuição biogeográfica pode representar um possível cenário em que os enclaves de floresta úmida na região semi-árida brasileira tenham comportado-se como refúgios biogeográficos, mantendo a diversidade ancestral, ou promovendo especiação através de isolamento geográfico (Haffer 1969, Vanzolini & Williams 1970).

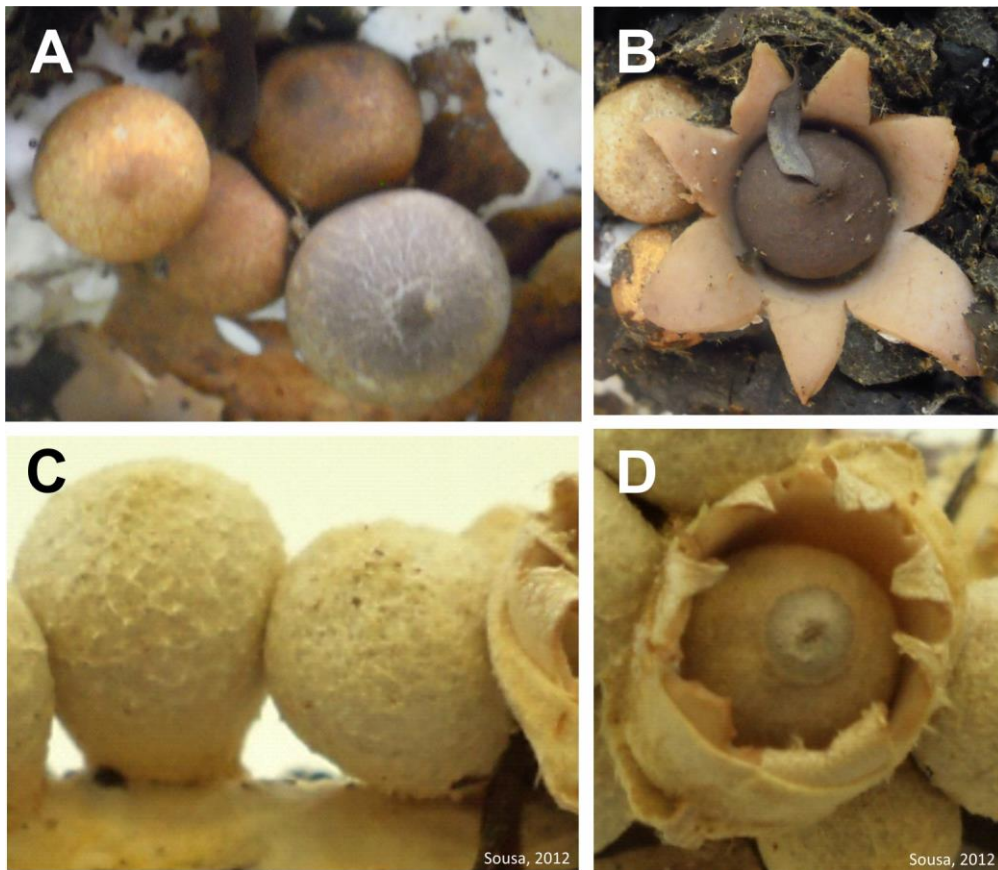


Figura 11. *Geastrum subiculosum* e *G. schweinitzii*. A e B. *Geastrum subiculosum*. C e D. *Geastrum schweinitzii* de Sousa (2012).

Adicionalmente, embora Silva e colaboradores (2013) não tenham se atido no estudo dessas espécies em seu trabalho, a árvore filogenética apresentada em seu trabalho parece suportar a distinção entre *Geastrum subiculosum* e *G. schweinitzii* (Figura 11). *Geastrum subiculosum* tem sido tratado como sinóníma de *G. schweinitzii* (Ponce de León 1968), mas eles se diferenciam em sua camada micelial, delimitação do peristômio, cor do endoperídio (Figura 11), entre outros caracteres (Accioly 2014).

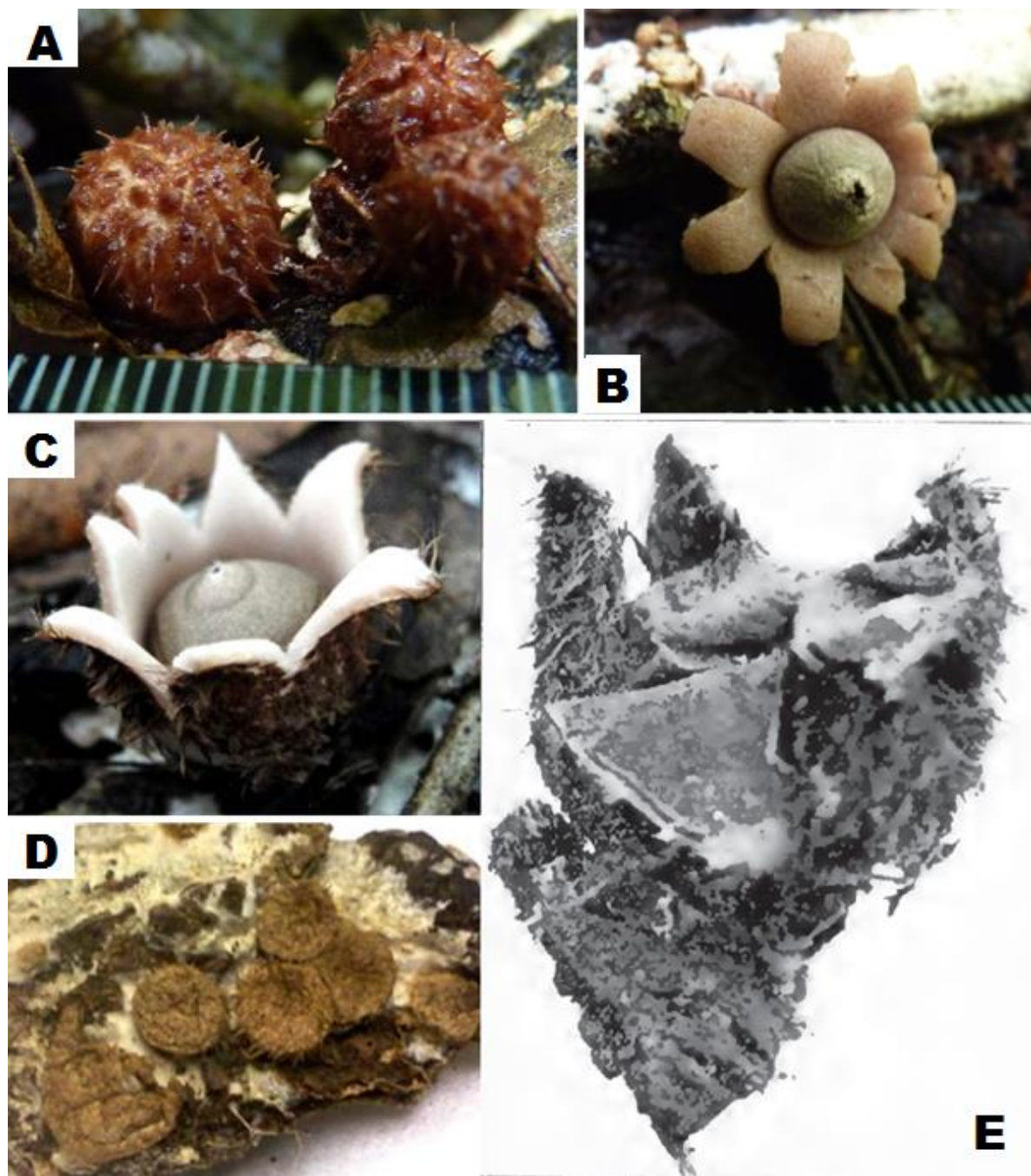


Figura 12. Potencial complexo de espécies hirsutas. A-B *Geastrum hirsutum*; C *Geastrum trichiferum* (retirado de Trierweiler-Pereira & Silveira, 2012); D Material lectotipificado por Trierweiler-Pereira & Silveira (2012) como *Geastrum trichifer* (BPI 706086); E Holótipo de *Geaster trichifer* (retirado de Lloyd, 1907).

Ademais, outra peculiaridade envolvendo a camada micelial em *Geastrum* é a aparente existência de um complexo de morfo-espécies que exibem a camada externa de seus exoperídios hirsuta. As espécies nesse suposto grupo são frequentemente de difícil determinação, como demonstrado em Trierweiler-Pereira & Silveira (2012), que

lectotipificaram *Geaster trichifer* em *Geastrum trichiferum* e sinonimizaram *Geastrum hirsutum* dentro de *G. trichiferum* (Figura 12). Apesar disso, a descrição fornecida no referido trabalho não corresponde a descrições do holótipo de *G. hirsutum*. Então, o material lectotipificado como *Geastrum trichiferum* e *G. hirsutum* podem não ser sinônimos verdadeiros, e sim duas espécies bem delimitadas. Além disso, a descrição fornecida no artigo não corresponde sequer a descrições do material lectotipificado (BPI 706086), indicando que se trate, possivelmente, de uma terceira espécie (Silva et al. 2015; APÊNDICE XI).

Outrossim, a escassez de estudos moleculares que incluam espécies neotropicais cria um abismo de conhecimento que certamente pode influenciar as análises realizadas, especialmente levando-se em conta a representatividade neotropical para a biodiversidade global do gênero. Por esse motivo a amostragem nessas regiões é urgente, e propensa a iluminar a sistemática no gênero *Geastrum*.

2. HIPÓTESES

O presente estudo intenta testar as seguintes hipóteses:

HIPÓTESE 1: Existe considerável diversidade de *Geastrum* escondida sob espécies crípticas ou semicrípticas.

HIPÓTESE 2: A camada micelial de *Geastrum* é um fator significativo para delimitar espécies Neotropicais, e será útil na diferenciação de novas espécies (espécies crípticas).

HIPÓTESE 3: A irradiação de *Geastrum* nos Neotrópicos foi influenciada pela evolução biogeográfica do ambiente.

HIPÓTESE 4: A emergência da Grande Disjunção Sulamericana foi um importante evento vicariante, influenciando processos de especiação em espécies Neotropicais de *Geastrum*.

3. OBJETIVOS

3.1. OBJETIVOS GERAIS

Analisar e discutir caracteres informativos a serem utilizados na condução de estudos sobre espécies neotropicais de *Geastrum* sob uma abordagem taxonômica integrativa baseada em informações morfológicas, moleculares e biogeográficas. Adicionalmente, a abordagem proposta intenciona avançar no entendimento sobre a evolução da riqueza de espécies atual e padrões de distribuição do gênero *Geastrum* na região neotropical.

3.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Realizar estudos comparativos entre espécimes do gênero *Geastrum* em coleções biológicas representativas dos domínios morfoclimáticos abordados (Amazônia, Caatinga e Mata Atlântica);
- Gerar reconstruções filogenéticas incluindo espécies de *Geastrum* ocorrentes nos domínios morfoclimáticos Neotropicais;
- Estudar e discutir relações entre caracteres morfológicos e a filogenia proposta para o gênero *Geastrum*;
- Elaborar listas de ocorrência de espécies de *Geastrum* por domínio abordado;
- Confeccionar mapas de distribuição das espécies estudadas nas áreas alvo do trabalho;
- Estudar e discutir correlações entre a reconstrução filogenética proposta e a distribuição atual das espécies de *Geastrum*, considerando processos biogeográficos e evolutivos que tenham tomado lugar nos domínios abordados.

4. METODOLOGIA

4.1. AMOSTRAGEM E ANÁLISES MORFOLÓGICAS

O material fonte de dados foi proveniente de coletas realizadas no ano de 2013, durante o período chuvoso, na cidade de Manaus, Amazonas, e entornos, e de empréstimos fornecidos pelos herbários André Maurício Vieira de Carvalho Herbarium, Centro de Pesquisas do Cacau (CEPEC, Itabuna-BA, Brasil); Coleção micológica da Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN–Fungos, Natal-RN, Brasil); Herbário Anchieta (PACA, Porto Alegre-RS, Brasil); Fungário Kew do Real Jardim Botânico (K(M), Londres, Inglaterra); Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA, Manaus-AM, Brasil); Coleção fúngica nacional dos EUA (BPI, Beltsville-MD, EUA). Exsicatas não catalogadas foram incorporadas aos acervos dos herbários INPA-Fungos e UFRN-Fungos. Adicionalmente, sequências atribuídas ao gênero *Geastrum* disponíveis na base de dados Genbank foram compiladas.

Para identificação ou confirmação das espécies, literatura específica sobre *Geastrum*, com preferência para aquelas que tratam do gênero nos domínios fitogeomorfológicos abordados, foi utilizada (Coker & Couch 1928; Cunningham 1944; Bottomley 1948; Ponce de Leon 1969; Sunhede 1989; Pegler et al. 1995; Calonge 1998; Bates 2004; Sousa 2012, 2015; Rodriguez, 2013; Accioly, 2014; Zamora et al. 2013, 2014, 2015).

Análises comparativas foram realizadas com as coleções tipo: *Geastrum hirsutum*, BRASIL – Pernambuco, Recife, Reserva Ecológica do Gurjaú, 12 Jul. 2003, leg. I.G. Baseia (Ma-Fungi 67886 paratipo); *Geastrum pleosporum*, CAMARÕES, Centre Province, Department of Nyong & So’o, in the Mbalmayo forest reserve, 47 km South east of Yaounde, 16 Oct. 2002, leg. C. Douanla–Meli (MA–Fungi 56971 isotipo); *Geastrum pusillipilosum*, BRASIL. Paraíba, Mamanguape, REBIO Guaribas, SEMA II, 26 Jun.2014, leg. J.O. Sousa JM100 (UFRN–Fungos 2315 holotipo, ITS sequence GenBank KX761175); *Geastrum trichiferum* PACA

15970, BPI 706088 (Coleção original de Rick), e BPI 706086; e *Geastrum schweinitzii*, BRAZIL, Roraima, Alto Alegre, 22 Jun. 1986, leg. K.F. Rodrigues (INPA 143435).

As descrições de cores seguiram Kornerup & Wanscher (1978) e Küppers (2002). Observações e capturas de imagens das amostras foram realizadas utilizando microscópio estereoscópico Nikon H600L acoplado a uma câmera Nikon DS–Ri. Os estudos micromorfológicos foram realizados utilizando microscópio óptico Nikon Eclipse Ni (MO) acoplado a uma câmera Nikon DS–Ri, e as análises em microscópio eletrônico de varredura (MEV) foram realizadas utilizando microscópio Shimadzu SSX–550.

Para a microscopia óptica, lâminas foram preparadas à mão-livre a partir de basidiosporos, capilícios, rizomorfos e hifas do exoperídio, montadas em KOH a 5% (w/v). Adicionalmente, lâminas foram montadas utilizando Congo Red para observação de basídios; e em Melzer para caracterização química do exoperídio, subículo e hifas da rizomorfa.

O material para análise em MEV foi preparado de acordo com Silva et al. (2011). Pelo menos trinta esporos aleatoriamente selecionados foram analisados utilizando MO com aumento de 1000×, incluindo ornamentações da superfície. As abreviações das medidas dos basidiosporos seguiram Sousa et al. (2017): n = número de esporos medidos; x = média ± desvio padrão do diâmetro e da altura dos esporos (incluindo ornamentações); Q_m = quociente entre as médias de diâmetro e altura.

4.2 ANÁLISES MOLECULARES

4.2.1. Extração, amplificação, purificação e sequenciamento de DNA

Para as amostras das coleções UFRN–Fungos, INPA-Fungos e CEPEC, as extrações de DNA foram realizadas utilizando fragmento de 10 mg da gleba de basidiomas herborizados, preferencialmente maduros. Para o isolamento de DNA, o DNeasy™ Plant Mini Kit (Qiagen,

Valencia, CA) foi utilizado seguindo as instruções do fabricante; exceto pela incubação no tampão de lise a 55–60 °C até o dia seguinte, por 16–24 horas.

Para as demais amostras o DNA fúngico foi extraído de fragmentos de basidiomas herborizados utilizando o Wizard Genomic Purification kit (Promega, Charbonnière les Bains, France), de acordo com as recomendações do fabricante, e o precipitado final resuspenso em 40µl de água estéril.

A região do Espaçador Transcrito Interno (ITS) do gene nuclear ribossomal (nrDNA), incluindo a sub-unidade ribossomal 5.8S (ITS nrDNA), o atual barcoding para fungos (Schoch et al. 2012), e a região da sub-unidade ribossomal maior do DNA ribossomal nuclear (LSU nrDNA) foram os loci selecionados para as análises.

Após a extração do DNA, a região ITS foi amplificada e sequenciada utilizando os pares de primers ITS1F/ITS4 (Gardes & Bruns 1993, White et al. 1990) para todas as amostras. Parte das amostras de região LSU foram amplificadas e sequenciadas utilizando os pares de primers LR0R/LR5 (Vilgalys & Hester 1990) para as amostras das coleções UFRN–Fungos, INPA-Fungos and CEPEC, ou o par de primers CTB6-TW14 (White et al. 1990) para as demais amostras.

Quando a primeira tentativa de amplificação fracassou, as amplificações foram repetidas utilizando PCR aninhada para a região ITS, e PCR semi-aninhada para a região LSU: primeiro uma amplificação com os primers ITS1F/ITS4B (Gardes & Bruns 1993) e LR0R/LR7 (Vilgalys & Hester 1990), e subsequentemente uma amplificação com os pares de primers ITS5/ITS4 (White et al. 1990), e LR0R/LR5 ou LR0R/LR4 (Vilgalys & Hester 1990).

Tabela 4. Sequências ITS e LSU nrDNA. Lista de vouchers, países de origem e números de acesso do Genbank dos espécimes utilizados nos estudos moleculares. Os acessos do Genbank em **negrito** foram geradas no presente estudo. As amostras coletadas em Brejos de Altitude na Caatinga estão marcadas com asterisco (*).

| Voucher | País | Ecoregião (Dinerstein et al. 2017) | Sub-região Neotropical (Morrone 2001, 2014, 2015) | Domínio Morfoclimático | Número de acesso no GenBank | |
|--|-----------------|--|---|---------------------------|--------------------------------|-----------------|
| | | | | | ITS | LSU |
| <i>Geastrum schweinitzii</i> | | | | | | |
| K(M) 180187 Isotipo | Suriname | Florestas Úmidas de Baixo Guianenses | Amazônica | Amazônia | MH635016 | - |
| INPA 143435 | Brasil | Florestas Úmidas Uatumã-Trombetas | Amazônica | Amazônia | MH635017 | - |
| <i>Geastrum mirabile</i> | | | | | | |
| TNS 36758 | Ilhas Bonin | Oceania / Florestas Úmidas Subtropicais de Ogasawara | Região Australiana | Ilhas Japonesas | JN845108 | JN845226 |
| TNS 36761 | Ilhas Bonin | Oceania / Florestas Úmidas Subtropicais de Ogasawara | Região Australiana | Ilhas Japonesas | JN845109 | JN845227 |
| <i>Geastrum courtecuissei</i> sp. nov. | | | | | | |
| (G385) LIP PAM/GUAD 11.04 | Guadeloupe | Florestas Úmidas de Ilhas se Sotavento | Caribenha | Ilhas caribenhas | MH635002 | - |
| (G415) LIP FH2004090503 | Guadeloupe | Florestas Úmidas de Ilhas se Sotavento | Caribenha | Ilhas caribenhas | MH635003 | MH635033 |
| MA-Fungi 83779 (under <i>G. schweinitzii</i>) | Argentina | Floresta Atlântica do Alto Paraná | Chaquenha | Chaco | KF988437 | KF988567 |
| <i>Geastrum pleosporum</i> | | | | | | |
| MA-Fungi 56971 Isotipo | Camarões | Afrotrópicos / Florestas de Baixo do Nordeste do Congo | Região Etíope | Mata Úmida do Congo | KF988416 | KF988544 |
| <i>Geastrum hirsutum</i> | | | | | | |
| (G1586) LIP MR/GUY 12.171 | Guiana Francesa | Florestas Úmidas de Baixo Guianesas | Amazônica | Amazônia | MH635004 | - |
| (G1736) LIP RC/GUY 12.086 | Guiana Francesa | Florestas Úmidas de Baixo Guianenses | Amazônica | Amazônia | MH635005 | - |

| | | | | | | |
|--|-----------------|--|------------|-----------------------|-----------------|-----------------|
| INPA 259950 | Brasil | Florestas Úmidas Madeira-Tapajós | Amazônica | Amazônia | MH634993 | MH635026 |
| MA-Fungi 67886 Paratipo <i>Geastrum rubropusillum</i> sp. nov. | Brasil | Manguezais Brasileiros do Atlântico Sul | Paranaense | Mata Atlântica | MH538295 | - |
| (G386) LIP RC/MART 03.015 | Martinica | Florestas Úmidas de Ilhas de Barravento | Caribenha | Ilhas caribenhas | MH635006 | - |
| (G414) LIP CL/MART 08.112 | Martinica | Florestas Úmidas de Ilhas de Barravento | Caribenha | Ilhas caribenhas | MH635007 | MH635034 |
| MA-Fungi 36141 (under <i>G. schweinitzii</i>) | Panamá | Manguezais do Pacífico ao Sul da Mesoamerica | Caribenha | Florestas do Pacífico | KF988438 | KF988568 |
| UFRN-Fungos 2308 <i>Geastrum pusillipilosum</i> | Brasil | Florestas Costeiras de Pernambuco | Chaquenha | Caatinga* | MH634994 | MH635027 |
| MA-Fungi 83780 (under <i>G. schweinitzii</i>) | Argentina | Yungas do Sul dos Andes | Chaquenha | Chaco | KF988439 | KF988569 |
| UFRN-Fungos 2315 Holotipo | Brasil | Florestas Interiores de Pernambuco | Paranaense | Mata Atlântica | KX761175 | KX761176 |
| UFRN-Fungos 2256 Paratipo | Brasil | Enclaves de Florestas Úmidas da Caatinga | Chaquenha | Caatinga* | KX761180 | - |
| UFRN-Fungos 2759 <i>Geastrum baculicrystallum</i> | Brasil | Florestas Interiores de Pernambuco | Paranaense | Mata Atlântica | KX761177 | KX761178 |
| (G394) LIP RC/GUY 08.035 | Guiana Francesa | Florestas Úmidas de Baixio Guianenses | Amazônica | Amazônia | MH635008 | - |
| UFRN-Fungos 2835 | Brasil | Florestas Costeiras de Pernambuco | Chaquenha | Caatinga* | MH634995 | MH635028 |
| UFRN-Fungos 1857 <i>Geastrum brunneocapillatum</i> sp. nov. | Brasil | Florestas Costeiras de Pernambuco | Chaquenha | Caatinga* | MH635018 | MH635035 |
| UFRN-Fungos 2286 | Brasil | Florestas Interiores de Pernambuco | Paranaense | Mata Atlântica | MH634996 | MH635029 |
| UFRN-Fungos 2834 | Brasil | Florestas Costeiras de Pernambuco | Chaquenha | Caatinga* | MH634997 | MH635030 |
| UFRN-Fungos 2851 <i>Geastrum minutisporum</i> | Costa Rica | Florestas Úmidas Istmo-Atlânticas | Caribenha | Florestas do Pacífico | MH634998 | - |
| CORD-MLHC 14 Holotipo | Argentina | Espinal | Chaquenha | Pampas | KM260664 | - |
| CORD-MLHC 15 | Argentina | Espinal | Chaquenha | Pampas | KM260665 | - |

| | | | | | | |
|--|-----------------|--|------------|------------------|-----------------|-----------------|
| CORD-MLHC 16 <i>Geastrum rubellum</i> sp. nov. | Argentina | Espinal | Chaquenha | Pampas | KM260666 | - |
| (G355) LIP CL/MART 08.067B | Martinica | Florestas Úmidas de Ilhas de Barravento | Caribenha | Ilhas caribenhas | MH635009 | MH635035 |
| (G961) LIP PAM/MART 12.100 | Martinica | Florestas Úmidas de Ilhas de Barravento | Caribenha | Ilhas caribenhas | MH635010 | MH635037 |
| UFRN–Fungos 1214 (under <i>G. hirsutum</i>) | Brasil | Restingas Costeiras do Atlântico | Paranaense | Mata Atlântica | KJ127029 | JQ683662 |
| UFRN–Fungos 2844 | Brasil | Florestas Úmidas do Sudoeste da Amazônia | Amazônica | Amazônia | MH634999 | MH635031 |
| <i>Geastrum neoamericanum</i> sp. nov. | | | | | | |
| (G382) LIP CL/GUAD 06.010 | Guadalupe | Florestas Úmidas de Ilhas Sotavento | Caribenha | Ilhas caribenhas | MH635011 | - |
| (G383) LIP CL/GUAD 06.056 | Guadalupe | Florestas Úmidas de Ilhas Sotavento | Caribenha | Ilhas caribenhas | MH635012 | - |
| (G384) LIP CL/MART 04.001 | Martinica | Florestas Úmidas de Ilhas Barravento | Caribenha | Ilhas caribenhas | MH635013 | - |
| (G842) LIP JLC12030103 | Guiana Francesa | Florestas Úmidas de Baixio Guianenses | Amazônica | Amazônia | MH635014 | MH635038 |
| (G1045) LIP MR/GUY 12.004 | Guiana Francesa | Florestas Úmidas de Baixio Guianenses | Amazônica | Amazônia | MH635015 | - |
| UFRN–Fungos 348 | Brasil | Restingas Costeiras do Atlântico | Paranaense | Mata Atlântica | MH635019 | - |
| UFRN–Fungos 2850 | Brasil | Floresta Atlântica do Alto Paraná | Paranaense | Mata Atlântica | MH635000 | MH635032 |
| CEPEC 1391 | Brasil | Florestas Costeiras da Bahia | Paranaense | Mata Atlântica | MH635020 | - |
| UFRN–Fungos 2149 | Brasil | Florestas Costeiras de Pernambuco | Chaquenha | Caatinga* | MH635021 | MH635039 |
| UFRN–Fungos 2302 | Brasil | Florestas Interiores de Pernambuco | Paranaense | Mata Atlântica | MH635001 | MH635040 |
| INPA 259949 | Brasil | Florestas Úmidas Madeira-Tapajós | Amazônica | Amazônia | MH635025 | MH635041 |
| UFRN–Fungos 1741 | Brasil | Restingas Costeiras do Atlântico | Paranaense | Mata Atlântica | KJ127030 | MH635042 |
| UFRN–Fungos 2655 | Brasil | Florestas Úmidas Japurá-Solimões-Negro | Amazônica | Amazônia | MH635022 | - |
| UFRN–Fungos 168 | Brasil | Caatinga | Chaquenha | Caatinga | MH635023 | - |
| UFRN–Fungos 1803 | Brasil | Restingas Costeiras do Atlântico | Paranaense | Mata Atlântica | MH635024 | MH635043 |
| Outgroup | | | | | | |
| <i>Geastrum velutinum</i> | | | | | | |
| MA-Fungi 83785 | Argentina | Espinal | Chaquenha | Pampas | KF988446 | KF988581 |

As ampliações foram realizadas utilizando illustra™ PureTaq™ Ready-To-Go™ PCR Beads (Healthcare, Buckinghamshire, UK), adicionando 1 µl [10 µM] de cada primer e 23 µl [1.5–5.0 ng/µl] de DNA isolado. Os parâmetros de ciclagem de temperatura para as reações de amplificação utilizados seguiram Martín and Winka (2000).

A verificação dos produtos de amplificação foi realizada em géis de agarose 1% (UltraPure™ Invitrogen). A purificação do DNA foi realizada utilizando ExoSAP-IT® (USB Corporation, OH, USA). As amostras foram sequenciadas bidireccionalmente na Macrogen Inc. (Seoul, South Korea). As sequências consenso foram obtidas a partir dos eletroferogramas utilizando o software Sequencher 5.2.4 (Gene Codes Corp., USA). Identificações preliminares foram realizadas através de buscas de megablast, comparando as sequências geradas com as existentes nas bases de dados do Genbank (Altschul et al. 1997). As sequências obtidas nesse estudo foram submetidas ao Genbank sob os números de acesso indicados na Tabela 4.

4.2.2. Prospecção de clados problemáticos

As sequências ITS e LSU geradas neste trabalho foram alinhadas a sequências homólogas obtidas nas bases de dados EMBL/GenBank/DDBJ a partir de busca por BLASTn e a partir de trabalhos previamente publicados (Cabral et al. 2014, Crous et al. 2016, Kasuya et al. 2012, Zamora et al. 2014).

As sequências foram inicialmente alinhadas utilizando o algoritmo MUSCLE e subsequentemente alinhadas manualmente utilizando-se o software MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 (Kumar et al. 2016). *Myriostoma coliforme* foi utilizado como grupo externo para o enraizamento das árvores. Gaps de alinhamento foram codificados como “–”, posições nucleotídicas ambíguas foram codificadas como “N”.

Myriostoma coliforme (Dicks.) Corda foi incluída como grupo externo para as análises prospectivas de táxons polifiléticos que pudessem ser alvo de análises mais aprofundadas. A

partir dessas análises exploratórias a subseção *Epigaea* foi escolhida para as análises de delimitação de espécies e reconstruções filogenéticas e biogeográficas. Para tais análises, *Geastrum velutinum* foi incluído como grupo externo; essa espécie pertence à seção *Myceliostroma*, subseção *Velutina* J.C. Zamora, clado irmão da subseção *Epigaea* (Zamora et al. 2014).

4.2.3. Delimitação de espécies e Filogenia na subseção *Epigaea*

Um alinhamento foi gerado com sequências ITS da subseção *Epigaea* seguindo a mesma metodologia utilizada anteriormente. Esse conjunto de dados foi submetido a três tipos de análises: máxima parcimônia (MP), máxima verossimilhança (MV), e Inferência Bayesiana. Análises concatenadas com o alinhamento ITS/LSU também foram realizadas com cada método, mas as análises concatenadas incluíram apenas espécimes que possuíam ITS e LSU nrDNA sequenciados (Tabela 4).

O software PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) versão 4.0a (build 159) para Microsoft Windows 32-bit (Swofford 2002) foi utilizado para a análise de máxima parcimônia, na qual árvores de extensão mínima de Fitch foram calculadas por busca heurística com o algoritmo de permuta de ramos “Tree Bisection Reconnection” (TBR), colapsando ramos quando o comprimento máximo fosse igual a zero, e opção “Multtrees” ativada. As árvores iniciais foram computadas por stepwise addition com adição duas vezes randomizada, e bootstrap de 10,000 replicatas (MPbs); gaps foram considerados como um novo estado (5ª base). O índice de consistência, CI (Kluge & Farris 1969), índice de retenção, RI (Farris 1989), índice de consistência reescalado, RC (Kluge & Farris 1969) e índice de homoplasia, HI (Archie 1996), foram obtidas da árvore obtida pela regra da maioria dos 50%.

As análises de máxima verossimilhança foram realizadas através do software Randomized Accelerated Maximum Likelihood (RAxML HPC-2, Stamatakis 2014)

implementado na plataforma Cyberinfrastructure for Phylogenetic Research web portal (CIPRES Science Gateway, <http://www.phylo.org/>). As análises foram realizadas com a opção “Lewis ascertainment bias correction” ativada, e 1.000 réplicas de bootstrap (MLbs) sob o modelo GTRCAT. A árvore consenso foi obtida por regra da maioria com limiar de 50%.

As análises Bayesianas foram conduzidas no software BEAST v2.4.7 (Bouckaert et al. 2014) juntamente com seus softwares utilitários BEAUti v2, LogCombiner v2.4.7, e TreeAnnotator v.2.4.3. Ambas análises, de ITS e ITS/LSU concatenados, consistiram de duas corridas independentes com 50 milhões de gerações de simulação de Monte Carlo via cadeias de Markov (MCMC) sob modelo Yule de especiação. As cadeias foram amostradas a cada 5.000 gerações. As árvores foram amostradas a cada 5.000 gerações.

Os modelos evolutivos utilizados foram estimados independentemente para cada marcador pelo software JmodelTest 2 (Darriba et al. 2012). HKY + G foi o modelo escolhido para o alinhamento ITS nrDNA, com $kappa = 9,12$, $gamma = 0,18$, $ti/tv = 4,31$. Para o alinhamento LSU nrDNA o modelo escolhido foi TIM 3 + G + I, com $pInv = 0,66$, $gamma = 0,41$.

Após checagem de convergência entre as corridas no software Tracer v1.7 (Rambaut et al. 2018) as árvores amostradas na fase não-estacionária foram descartadas como burnin. As árvores restantes foram utilizadas para calcular árvores de máxima credibilidade de clados (MCC).

Nós terminais que não foram bem suportados nessas três análises foram reanalisados utilizando um alinhamento de ITS nrDNA contendo apenas amostras que, de acordo com suas morfologias, necessitavam delimitação adicional baseada em dados moleculares. Nesse alinhamento, as sequências foram cortadas no início e no fim para evitar baixa cobertura e evitar ambiguidades no alinhamento por razão de sequências de diferentes comprimentos, reduzindo a incerteza de homologia no alinhamento final.

O novo alinhamento gerado foi submetido a análise Bayesiana no software BEAST, seguindo a mesma metodologia descrita acima. A árvore de máxima credibilidade de clados resultante foi utilizada como input para a criação de uma representação de Topofilogenia (Waese et al. 2017), e para a construção de uma rede filogenética com o software SplitsTree4 (Huson & Bryant 2006), com o intuito de melhor visualizar o assinalamento das espécies.

As árvores resultantes das análises de máxima parcimônia, máxima verossimilhança, e análise Bayesiana foram visualizadas e editadas no software FigTree (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>) and CorelDraw® Graphics Suite X8. A edição final de todas as imagens foi realizada no software CorelDraw® Graphics Suite X8. A descrição de novos táxons respeitou o Código Internacional de Nomenclatura de Plantas, Algas e Fungos (Turland et al. 2018). Os novos epítetos propostos foram submetidos à base de dados MycoBank (<http://www.mycobank.org/MB>).

4.2.4. Reconstrução biogeográfica ancestral

A reconstrução de estados ancestrais foi realizada com auxílio do software RASP (Reconstructing Ancestral States in Phylogeny) (Yu et al. 2015), utilizando o modelo de evolução de distribuição geográfica Dispersal–Extinction–Cladogenesis (DEC; Ree et al. 2005, Ree & Smith 2008), com matriz de dispersão permissiva, em que fluxo gênico é permitido entre todas as localidades; testado pelo algoritmo Likelihood Analysis of Geographic Range Evolution (LAGRANGE; Smith 2010) com a função de inferência sobre as origens geográficas das linhagens ancestrais de espécies divergentes.

As árvores utilizadas como entrada para o programa foram geradas pelo software BEAST 2, com base em alinhamentos concatenado ITS/LSU nrDNA (Figura 13 e APÊNDICE VI). As sequências foram assinaladas a localidades geográficas da seguinte forma: (A) Mata Atlântica, (B) Caatinga, (C) Amazônia, e (D) Mesoamérica. Essa distribuição condiz com as

sub-regiões Neotropicais propostas por Morrone (2001; Tabela 4): (A) Paranaense, (B) Chaqueña, (C) Amazonica, e (D) Caribeña.

4.2.5. Datação dos tempos de divergência na subseção *Epigaea*

Para a reconstrução filogenética com relógio molecular calibrado o software BEAST 2 (Bouckaert et al. 2014) foi utilizado, juntamente com seus softwares utilitários (BEAUti, LogCombiner, TreeAnnotator and Tracer). Dois marcadores foram concatenados (ITS e 28S) diretamente no BEAUti. Os modelos de substituição foram escolhidos separadamente para cada partição com base em inferência prévia pelo jModelTest (Darriba et al. 2012), acima descritos. Representantes da família Hysterangiales foram utilizados como grupo externo.

Um modelo de relógio molecular estrito linkado entre as partições foi ajustado com *Clock.rate* = 1.0 e distribuição *gamma* com *alpha* = 0.001 e *beta* = 1000. A árvore de espécies foi inferida através do modelo Yule de especiação calibrado, com *Birth Rate* = 1.0 e distribuição *gamma* com *alpha* = 0.001 e *beta* = 1000. A função *gammaShape.s* seguiu distribuição exponencial com *média* = 1.0 e *offset* = 0, e valor inicial de 0,41. A função *kappa.s* seguiu distribuição log normal com *média* = 1.0, *desvio padrão* = 1,25, e valor inicial de 4,31.

Dois priors de monofilia foram utilizados (*Hysterangiales.prior* e *Geastrales.prior*). O primeiro incluiu os representantes da ordem Hysterangiales, incluindo uma sequência vazia com datação de *média* 83 Ma, com base nos tempos de divergência conhecidos para Hysterangiales (Sheedy et al. 2016). Esse prior foi ajustado para seguir uma distribuição *gamma* com valores de *alfa* e *beta* padrão (2,0), no modo *ShapeScale*.

O prior de monofilia para Geastrales incluiu os representantes da ordem, incluindo uma sequência vazia com datação de *média* 67.5 Ma. Esse prior foi ajustado para seguir uma distribuição *normal* com *média* de 67,5 Ma e *desvio padrão* = 3,5, com base no fóssil mais antigo conhecido para o grupo, datado em 65 – 70 Ma (Krassilov & Makulbekov 2003).

Foram computadas três corridas com 50 milhões de gerações cada, amostradas a cada 5.000 gerações. A árvore de máxima credibilidade de clados foi obtida utilizando as árvores retidas pelas duas corridas mais convergentes entre si, com burnin de 10% descartado, respeitando a estacionariedade das simulações de Monte Carlo via cadeias de Markov (MCMC).

4.2.6. Distribuições de haplótipos

Para elaboração da rede de haplótipos, sequências da região ITS nrDNA de *Geastrum neoamericanum* sp. nov., foram selecionadas como modelo experimental por apresentarem distribuição ampla nos Neotrópicos e ter sido amostradas em todas as sub-regiões Neotropicais (Tabela 4), permitindo a captação de sinal filogeográfico e padrões populacionais.

Uma matriz de dados de ITS nrDNA foi realinhada contando apenas com os integrantes desse clado e em seguida faseada (PHASE v.2.1; Stephens et al. 2001; Stephens & Donnelly 2003,) no software DNAsp v. 5.10.1 (Librado & Rozas 2009; Rozas 2009,) com a finalidade de para resgatar haplótipos heterozigotos e gerar a matriz de haplótipos (Apêndice VIII) utilizada na construção da rede haplotípica.

O software POPArt (Leigh & Bryant 2015) foi utilizado para inferência da rede haplotípica através do algoritmo Median Joining (Bandelt et al. 1999). A hipótese de agrupamento testada levou em consideração a distribuição dos haplótipos que apresentou maior estruturação populacional (F_{ST} , F_{CT} , F_{SC} , $p < 0,05$) com p significativo 0.05), calculada através da Análise de Variância Molecular (AMOVA; Apêndice VIII) implementada no software Arlequin 3.5 (Excoffier & Lischer 2010).

5. RESULTADOS

5.1. ANÁLISE DE DELIMITAÇÃO DE ESPÉCIES E TAXONOMIA DA SUBSEÇÃO EPIGAEA

O conjunto de dados de sequências ITS nrDNA incluiu 48 sequências de *Geastrum* (seção *Myceliostroma*, subseção *Epigaea*), 36 foram geradas no presente trabalho (Tabela 4), e 14 foram obtidas das bases de dados EMBL/GenBank/DDBJ. Entre as sequências utilizadas, seis são provenientes de coleções tipo das espécies: K (M) 180187, isótipo de *G. schweinitzii*; CORD-MLHC 14, holotipo de *Geastrum minutisporum* Hern. Caff. & L.S. Domínguez; MA-Fungi 56971, isotipo de *Geastrum pleosporum* Douanla-Meli; MA-Fungi 67886, paratipo de *G. hirsutum*; UFRN-Fungos 2315 e UFRN-Fungos 2256, holotipo e parátipo respectivamente de *G. pusillipilosum*.

O alinhamento de sequências ITS nrDNA resultou em 657 posições nucleotídicas (317 constantes, 103 não informativas para parcimônia, e 237 informativas para parcimônia). A análise de parcimônia resultou em uma árvore mais parcimoniosa (APÊNDICE II) com 862 passos, CI = 0.572, RI = 0.823, RC = 0.471 e HI = 0.428.

O conjunto de dados concatenado com sequências ITS/LSU nrDNA incluiu 28 amostras, todas com cobertura nucleotídica em ambos marcadores; 1583 posições nucleotídicas foram obtidas com os alinhamentos concatenados, das quais 1242 constantes, 72 não informativas para parcimônia, e 269 informativas para parcimônia. A análise de parcimônia resultou em uma árvore mais parcimoniosa (APÊNDICE VI) com 748 passos, CI = 0.591, RI = 0.779, RC = 0.460 e HI = 0.409.

As análises de máxima verossimilhança gerada a partir do alinhamento ITS nrDNA com o modelo GTRCAT resultou na árvore com melhor escore de $-\ln L = -2,900.087$ (APÊNDICE III). A análise de máxima verossimilhança com dados concatenados (ITS/LSU nrDNA) resultou em uma melhor árvore com $-\ln L = -4340.387$ (APÊNDICE VII).

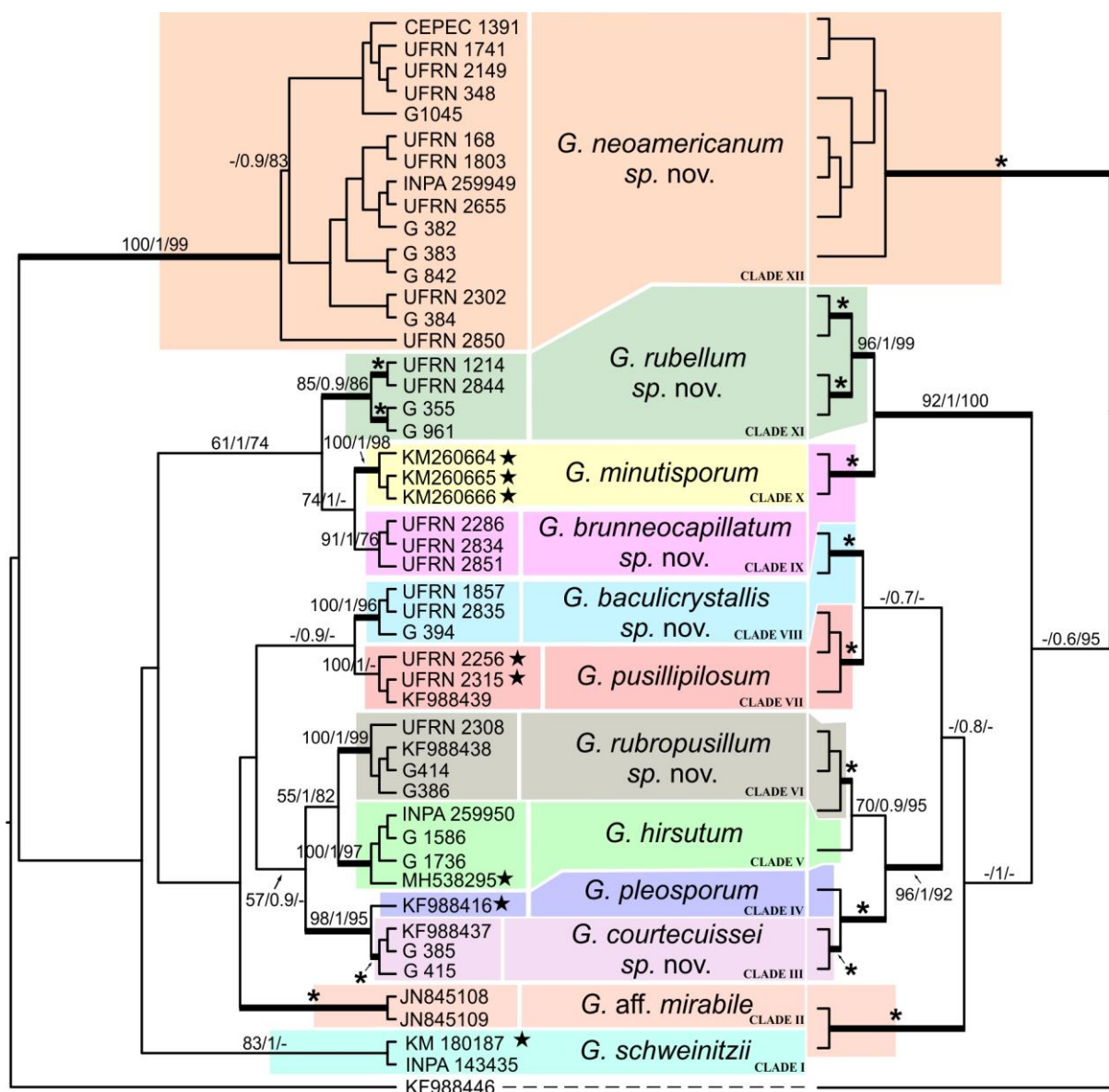


Figura 13. Árvores Bayesianas de seqüências ITS (à esquerda) e ITS/LSU (à direita) nrDNA de espécies de *Geastrum*, sub-sessão *Epigaea*. *Geastrum velutinum* foi utilizado como grupo externo. Os ramos terminais estão nomeados com os códigos de herbário dos espécimes. Para informações adicionais sobre os espécimes, ver Tabela 4. Os números sobre os ramos internos representam os suportes de bootstrap das análises de parcimônia e verossimilhança, e probabilidades posteriores das análises Bayesianas, respectivamente (MPbs /MLbs/ PP). Os ramos com valores de bootstrap > 80 % e PP > 0,8 estão representados por linhas mais espessas. Os ramos com suporte absoluto em todas as análises estão sinalizados com asteriscos (*). As coleções tipo utilizadas estão marcadas com estrelas (★).

Os modelos evolutivos para a inferência Bayesiana escolhidos pelo jModel-Test foram HKY + G para o alinhamento ITS nrDNA (de acordo com todos os critérios: AIC, BIC, AICc e DT); e TIM3 + I + G para o alinhamento LSU nrDNA (de acordo com os critérios AIC e AICc – BIC e DT sugeriram TIM3+I, então, o algoritmo mais robusto entre os dois foi selecionado.

Na análise Bayesiana, as primeiras 2.000 árvores da fase não estacionária das corridas foram descartadas. A árvore de Máxima Credibilidade de Clados e as probabilidades posteriores (PP) foram calculadas com base nas 18.002 restantes. A árvore MCC sumarizada a partir das corridas com o alinhamento ITS nrDNA obteve $\ln L = -2962.852$ (APÊNDICE IV). A análise com ITS/LSU nrDNA concatenados resultou numa árvore MCC com $\ln L = -4329.812$ (APÊNDICE V).

As topologias das árvores geradas por máxima parcimônia (APÊNDICES II e VI, máxima verossimilhança (APÊNDICES III e VII), e análise Bayesiana (Figura 13 e APÊNDICES IV e V) foram todas similares, exibindo padrões de agrupamento equivalentes nos nós terminais, exceto pelo fato de que na análise de máxima verossimilhança, *G. schweinitzii* K(M) 180187 e a amostra INPA143435 não se agruparam, aparecendo como singletons.

De baixo para cima, excluindo o grupo externo, onze clados delimitados e um singleton podem ser reconhecidos na Figura 13, correspondendo a 12 espécies. O singleton é o isótipo de *G. pleosporum* Douanla-Meli, do Camarões (Afrotropic, Paleotropic); entre os clados delimitados, seis deles constituem novas espécies para a ciência.

Clado I. O isótipo *Geastrum schweinitzii*, do Suriname (K (M) 180187), e uma amostra de Roraima-Brasil (INPA 1434535) foram agrupadas. Ambas amostras foram coletadas no Escudo das Guianas, uma área biogeomorfológica e ancestral na Floresta Amazônica, onde há alto grau de endemismos (Cracraft 1988; Cracraft & Prum 1988; Naka 2011; Silva et al. 2005; Fouquet et al. 2012; Juen & De Marco 2012; Ribas et al. 2012). Os espécimes são caracterizados por basidiomas pequenos (até 8 mm diam), camada micelial esbranquiçada e tomentosa, endoperídio marrom claro com peristômio fibriloso e delimitado, basidiósporos pequenos (3.5–4.2 μm diam) com ornamentação inconspícua a punctada sob MO. Os espécimes têm hábito tipicamente cespitoso e lignícola, crescendo sobre subículo esbranquiçado e bem desenvolvido.

Clado II. Os dois espécimes identificados como *Geastrum* aff. *mirabile* Mont. Obtidos do Genbank (Kasuya et al. 2012) formaram um clado fortemente suportado (MPbs = 100 %, MLbs = 100 %, PP = 1). De acordo com os autores, os espécimes foram coletados na Ásia (Ilhas Bonin, Japão). Na descrição do protólogo de *G. mirabile* os espécimes possuem basidioma pequeno, endoperídio sésil, basidiósporos com 3.5–5.0 µm diam, e hábito lignícola. Revisando as coleções tipo originais de Leprieur da Guiana Francesa depositadas no herbário PC (Leprieur 849, 2 plates), não sequenciada com sucesso, sugerem que *G. mirabile* é um sinônimo morfológico de *G. schweinitzii*. Contudo, uma vez que não foram analisadas as coleções japonesas de Kasuya et al. (2012), não se pode arguir se elas possuem ou não a mesma morfologia observada no *G. mirabile* do PC. Por outro lado, todas as fotografias das amostras de *G. mirabile* de Kasuya et al. (2012) disponíveis nas bases de dados online do Fungário TNS, onde as amostras estão depositadas (incluindo o material fonte das sequências utilizadas na presente análise), são de espécimes que apresentam pequenos tufo miceliais em exoperídio ligeiramente hirsuto (Figura 14, http://db.kahaku.go.jp/webmuseum_en/mediaDetail?cls=col_b2_01&pkey=36748&lCls=med_b2_01&lPkey=B07-019855&detaillnkIdx=0). Portanto, o material japonês alegado como sendo *G. mirabile* necessita ser reavaliado porque, além de não agrupar em nenhum dos cladogramas que apresentam morfologia em acordo com *G. schweinitzii*, as amostras do TNS aparentemente não possuem o padrão morfológico da coleção tipo de *G. mirabile*. Por outro lado, a coleção original do PC pode tanto ser uma sinonímia de *G. schweinitzii*, como uma espécie críptica, e apenas o estudo molecular desse material pode confirmar sua real identidade.

Clado III. Os espécimes G385 (LIP PAM/GUAD 11.04) e G415 (LIP FH2004090503), do Caribe (Ilha de Guadalupe), e MA-Fungi 83799 da América do Sul (Argentina), agruparam com máximo suporte (MPbs = 100 %, MLbs = 100 %, PP = 1). Os espécimes são morfológicamente caracterizados por apresentar camada micelial inicialmente equinulada, com

pelos esbranquiçados e curtos, que colapsam formando aglomerados marrom ocre intermeados por assoalho formando veios esbranquiçado, e basidiósporos com 3.8–5.0 μm diam. Os espécimes possuem hábito tipicamente cespitoso e lignícola, crescendo sobre subículo esbranquiçado e bem desenvolvido. As análises morfológicas e moleculares suportam a descrição de uma nova espécie, *Geastrum courtecuissei* sp. nov.

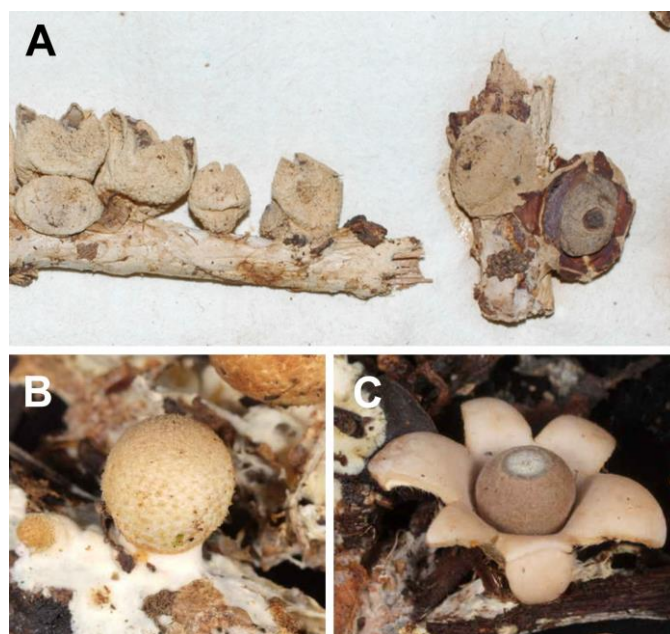


Figura 14. "*Geastrum mirabile*". A. Coleção tipo de *G. mirabile*. B e C. Coleções japonesas identificadas como *G. aff. mirabile*.

Clado IV (singleton). O isotipo de *Geastrum pleosporum* (MA–Fungi 56971) do continente Africano (Camarões), é uma espécie irmã do Clado III. Essa espécie é caracterizada por basidiomas pequenos (4.4–8.9 mm diam), camada micelial tomentosa a rugosa na maturidade, camada pseudoparenquimatosa avermelhada, peristômio cônico e delimitado, e basidiósporos polimórficos (4.0–7.0 \times 3.2–5.0 μm), com ornamentação inconspícua sob MO, formada por verrugas extremamente curtas (até 0,2 μm alt), irregularmente circulares e não colunares. Os espécimes são encontrados em madeira morta ou folhiço, com crescimento cespitoso ou gregário.

Clado V. Duas coleções do Brasil, incluindo o paratipo de *G. hirsutum* (MA-Fungi 67886), agruparam-se com duas outras, G1586 (LIP MR/GUY 12.171) e G1736 (LIP RC/GUY 12.086), da Guiana Francesa. Esse clado é altamente suportado (MPbs = 100 %, MLbs = 97 %, PP = 1). Todos os espécimes possuem exoperídio hirsuto, formado por tufo miceliais (0.6–1.8 mm de altura); endoperídio cinza amarronzado, peristômio delimitado, cônico e fibriloso, mais escuro que o endoperídio; basidiósporos globosos a subglobosos, 4.1–4.9 µm diam, ornamentados com verrugas de 0.5–1.0 de altura em MEV. Os basidiomas foram encontrados crescendo com hábito gregário em folhíço ou madeira morta recobertos por subículo branco.

Clado VI. Quatro espécimes, G 386 (LIP RC/MART 03.015), G 414 (LIP CL/MART 08.112), MA-Fungi 36141 e UFRN-Fungos 2308, da América Central (Panamá), Caribe (Ilha de Martinica) e América do Sul (Brasil) agruparam-se com forte suporte (MPbs = 100 %, MLbs = 99 %, PP = 1). Os espécimes são caracterizados morfologicamente por apresentar exoperídio tomentoso (ruguloso em basidiomas completamente maduros); camada pseudoparenquimatosa avermelhada, marrom em basidiomas maduros; endoperídio cinza amarronzado, peristômio fibriloso delimitado por annullum cinza, mamiforme, ligeiramente depresso no endoperídio; basidiósporos globosos a ovaliformes, 3.7–5.9 µm diam, ornamentados com verrugas de 0.1–0.5 µm altura, com extremidades planas ou arredondadas, inconspícuas sob MO. Os espécimes apresentam hábito lignícola, com crescimento gregário ou cespitoso, desenvolvendo-se sobre subículo branco alaranjado. As análises morfológicas e moleculares, barcoding e concatenadas, suportam a descrição de uma nova espécie, *Geastrum rubropusillum* sp. nov.

Clado VII. O holótipo (UFRN-Fungos 2315) e o paratipo (UFRN-Fungos 2256) de *G. pusillipilosum*, uma espécie recentemente publicada (Crous et al. 2016), chavearam juntos (MPbs = 100 %, MLbs < 50, PP = 1). Os espécimes foram coletados na América do Sul (Brasil e Argentina), e são caracterizados por apresentar basidiomas pequenos (6–17 mm diam); exoperídio densamente hirsuto, formado por pelos curtos (< 0.3 mm altura), marrom claro;

peristômio fibriloso com delimitação marrom escuro; e basidiósporos globosos com 5.0–6.5 µm diam., e ornamentação composta por verrugas colunares (até 0,6 µm alt) com extremidades aplanadas. Os espécimes foram encontrados desenvolvendo-se em folhiço ou madeira morta, sobre subículo branco e inconspícuo (Crous et al. 2016).

Clado VIII. Um espécime da Guiana Francesa (G394, LIP RC/GUY 08.035) e dois do Brasil (UFRN-Fungos 1857 e 2835) agruparam-se em um clado altamente suportado (MPbs = 100 %, MLbs = 96 %, PP = 1). Os espécimes são caracterizados por apresentar exoperídio tomentoso a rugoso; peristômio fibriloso, delimitado por annellum marrom acinzentado, depresso no endoperídio; columela cilíndrica; presença de cistídios nas hifas do subículo; basidiósporos subglobosos 3.6–4.5 µm diam, inconspicuamente ornamentados sob MO, com verrugas curtas (até 0,3 µm alt.). Todas as amostras estudadas são lignícolas e possuem hábito de crescimento cespitoso, sobre subículo esbranquiçado e bem desenvolvido. A descrição de uma nova espécie, *Geastrum baculicrystallum* sp. nov., é suportada pelas análises morfológica e molecular.

Clado IX. A amostra UFRN-Fungos 2851 da América Central (Costa Rica), e as amostras UFRN-Fungos 2286 e 2834 da América do Sul (Brasil) agruparam-se num clado bem suportado (MPbs = 91 %, MLbs = 76 %, PP = 1). Todos os espécimes apresentam endoperídio hirsuto, com pelos longos (0.5–2.0 mm), marrom escuro, e efêmeros; peristômio fibriloso, delimitado por annellum amarelado; e basidiósporos bastante pequenos, 2.7–4.0 µm diam, com ornamentação inconspícua sob MO, composta por verrugas curtas de até 0.4 µm altura em MEV. Os espécimes desse clado foram encontrados crescendo em madeira ou folhiço, e alguns basidiomas foram encontrados em ninhos de cupim; crescem sobre subículo branco alaranjado, com hábito gregário ou cespitoso. Ambas análises, morfológicas e moleculares, suportam a descrição de uma nova espécie para a ciência, *Geastrum brunneocapillatum* sp. nov.

Clado X. Três sequências tipo de *G. minutisporum* da Argentina agruparam-se (MPbs

= 100 %, MLbs = 98 %, PP = 1). Essa espécie é caracterizada por apresentar basidioma saculiforme, com cordões miceliais na camada micelial, endoperídio amarelado claro, e basidiósporos pequenos 2–2.5–3 μm diam, ornamentados com verrugas curtas de ápice arredondado, com até 0.3 μm de altura em MEV, inconspícuas sob MO. Essa espécie é encontrada próximo a *Polylepis australis*, planta endêmica da Argentina (Caffot et al. 2016).

Clado XI. Dois espécimes, G355 (LIP CL/MART 08.067B) e G961 (LIP PAM/MART 12.100), do Caribe (Ilha de Martinica), e dois outros da América do Sul (Brasil), UFRN-Fungos 1214 e 2844, formaram um agrupamento bem suportado (MPbs = 85 %, MLbs = 86 %, PP = 0.9). Os espécimes são caracterizados por apresentar exoperídio avermelhado, com pelos efêmeros, curtos e fasciculares (0.3–0.7 mm de comprimento), espaçados entre si, concolor com a camada micelial, peristômio delimitado por annellum cinza alaranjado, basidiosporos 4.4–6.3 μm diam, ornamentados com verrugas colunares, com ápice truncado e aplanado, conspícuas sob MO, medindo 0.6–1.2 μm de altura em MEV. Os espécimes foram coletados em solo coberto por serrapilheira ou em madeira, com crescimento gregário. As análises morfológicas e moleculares suportam a descrição de uma nova espécie, *Geastrum rubellum* sp. nov.

Clado XII. Quinze espécimes do Brasil, Guiana Francesa e Caribe agruparam-se formando um clado altamente suportado (MPbs = 100 %, MLbs = 99 %, PP = 1). Os espécimes são morfológicamente caracterizados por apresentarem basidiomas pequenos (8–10 mm diam); exoperídio liso a tomentoso, esbranquiçado a amarelo claro; endoperídio marrom acinzentado a cinza alaranjado; peristômio fibriloso delimitado por annellum cinza a marrom acinzentado, de cor divergente do endoperídio; columella ampuliforme; e basidiósporos globosos a subglobosos, 3.7–5.1 μm diam, com ornamentação verrucosa composta por verrugas com extremidades aplanadas, medindo 0.4–0.9 μm de altura em MEV, conspícuas sob MO. Os espécimes possuem hábito tipicamente cespitoso e lignícola, desenvolvendo-se sobre subículo esbranquiçado e bem desenvolvido. As análises morfológicas e moleculares suportam

Geastrum neoamericanum sp. nov. como uma nova espécie.

A ambiguidade morfológica nas coleções tipo de *G. schweinitzii* K(M) 180187 (Figura 18) devido a idade da coleção, juntamente com o fato de que seu clado não foi suportado em todas as análises, e a importância em desmistificar essa histórica espécie, justificou a necessidade de criar um novo alinhamento contendo esse clado (K(M) 180187 e INPA 143435), e aquelas espécies que demonstraram morfotipos semelhantes às descrições de *G. schweinitzii* (*G. neoamericanum* sp. nov., *G. cf. mirabile*, e *G. baculicrystallum*). O alinhamento resultou em 22 sequências (Tabela 4), com 441 posições nucleotídicas, das quais 326 foram constantes.

As análises Bayesianas desse alinhamento, conduzidas no software BEAST 2, por 50 milhões de gerações, é evidenciada na Figura 15 A, justamente com representações Topofilogenética (Figura 15 B) e em Rede Filogenética (Figura 15 C). A árvore de máxima credibilidade de clados sumarizada após descarte da fase não estacionária como burnin obteve $\ln L = -1291.281$, assim como a representação Topofilogenética e de Rede Filogenética delimita claramente o clado formado por INPA 143435 e K(M) 180187 (isótipo de *G. schweinitzii*) como um táxon sólido.

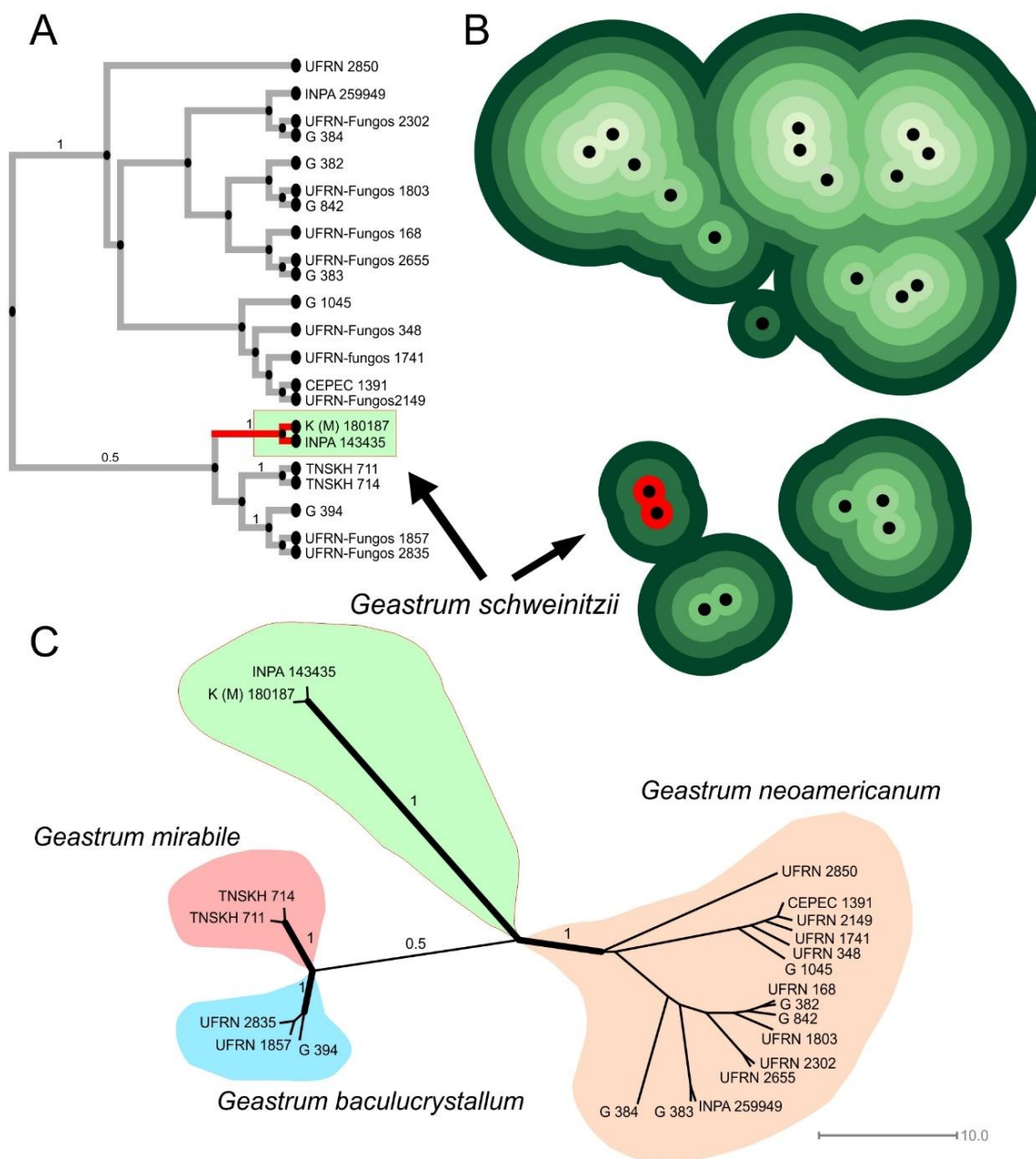


Figura 15. Delimitação de espécies no complexo *schweinitzii*. (A) Análise Bayesiana conduzida no software BEAST 2 com 50 milhões de gerações. (B) Topo-filogenia e (C) Rede filogenética.

5.1.1. Análises morfológicas das novas espécies

Geastrum baculicrystallum J.O. Sousa, Accioly, Baseia & M.P. Martín, sp. nov., Figura 16

B1–B5 Mycobank MB MB827089

Etimologia. Referente aos cristais com formato bacilar presentes nas rizomorfas.

Holotipo. BRASIL, Paraíba, Areia, Mata do Pau Ferro, 22 Jul. 2014, leg. J.O. Sousa, D.S. Alfredo & E.J. Souza, JM137 (UFRN–Fungos 2835, sequência ITS GenBank MH634995, sequência LSU GenBank MH635028)

Diagnose. *Geastrum baculicrystallum* resembles *G. neoamericanum* sp. nov.; however, *G. baculicrystallum* is distinguished by basidiospores ornamented with smaller and cylindrical warts (até 1 um de altura em MEV), and by the presence of cystidia in subicular hyphae.

Descrição. Basidioma imaturo epígeo, cinza amarronzado (5C2 a 5B2), citriciforme, 6–8 × 5–8 mm, superfície tomentosa a rugosa quando maduro, não incrustado com detritos. Subículo branco (4A1), cobrindo o substrato, com exudado. Basidioma expandido saculiforme, 5–7 mm × 8–10 mm de diâmetro. Exoperídio rompendo-se em 5–6 raios triangulares e revolutos, não higroscópicos. Camada micelial branco amarelada (4A2), superfície papirácea, rugose, não incrustada com detritos, persistente. Camada fibrosa branco alaranjado (5A2), papirácea. Camada pseudoparenquimatosa marrom claro (5D4), persistente. Endoperídio marrom acinzentado (6E3) subgloboso a globoso-depresso, 2–4 × 3–6 mm diam, séssil, glabro. Peristômio fibriloso, delimitado por anullum marrom acinzentado (6D3), mais claro que o endoperídio, mamiforme, depresso no endoperídio. Columela cilíndrica, 2.3×0.9 mm, central, inconspícua, branco (4A1).

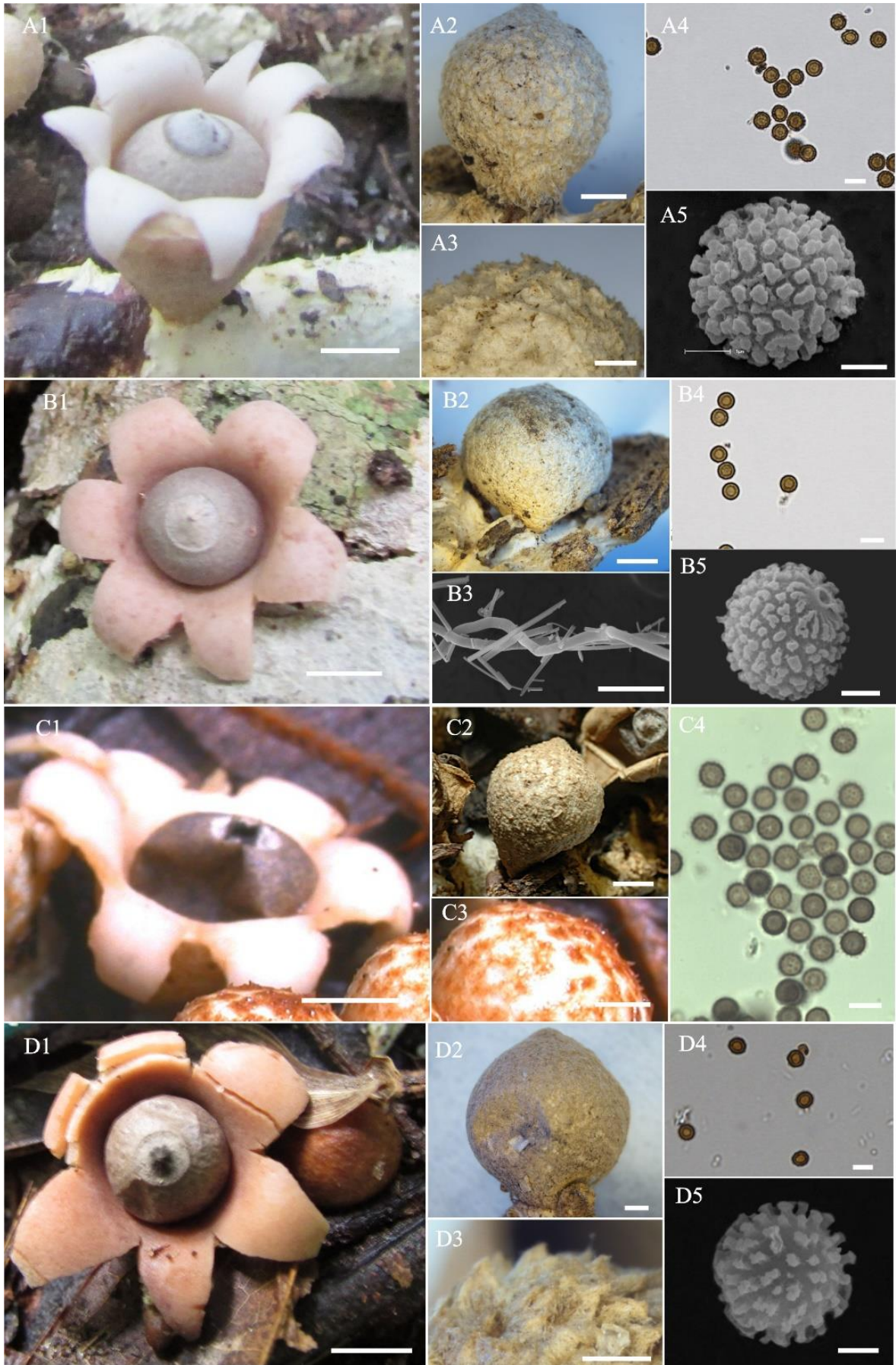


Figura 16. *Geastrum schweinitzii* e espécies semicrípticas. (A). *Geastrum neoamericanum* (B) *Geastrum baculicrystallum*. (C). *Geastrum courtecuissei*. (D) *Geastrum rubropusillum*. A1, B1, C1, D1 Basidioma expandido. A2, B2, C2, D2 Basidioma imaturo. A3, C3, D3 Detalhe do exoperídio. B3. Rizomorfias em MEV. A4, B4, C4, D4 Basidiosporos sob MO. A5, B5, D5 basidiosporos em MEV. Escalas: A1, B1, D1 = 5 mm. C1 = 3 mm. A2, B2, C2 = 2 mm. A3, D2 = 1 mm. A4, B3, C4, D4 = 5 μ m. A5, B5, D5 = 1 μ m.

Subículo composto por hifas filamentosas, delgadas, 0.6–1.0 μ m diam, dextrinoides, sinuosas, cristais não observados, presença de cistídios. Rizomorfias compostas por hifas hialinas, superfície coberta por cristais com formato de prisma oblíquo estreito (narrow oblique prism), 24.2–41.7 \times 8.4–12.3 μ m. Camada micelial composta por hifas hialinas de 3.1–7.0 μ m diam, com paredes de 0.5–0.9 μ m de espessura, dextrinoides, superfície incrustada, lúmen pouco evidente, ramificadas. Camada fibrosa composta por hifas hialinas, 5.4–9.2 μ m diam, superfície não incrustada, lúmen evidente. Camada pseudoparenquimatosa composta por esferocistos subglobosos a ovais, 30.4–34.9 \times 21.1–30.1 μ m, com paredes de 0.6–0.9 μ m de espessura. Capilícios amarronzados, 2.6–4.7 μ m diam, com paredes de 0.4–0.8 μ m diam, superfície ligeiramente incrustada, lumen não evidente. Basídios subglobosos a ovais, 9.4–16.4 \times 6.4–10.0 μ m, amarelados, paredes estreitas a espessas (0.4–1.2 μ m). Basidiosporos amarronzados, subglobosos, 3.8–4.5 \times 3.6–4.4 μ m [$x = 4.1 \pm 0.2 \times 3.9 \pm 0.2$, $Q_m = 1.04$, $n = 30$], ornamentação incospícua sob MO, verrucoso sob MEV, com verrugas colunares de ápice aplanado a arredondado, medindo até 0.8 μ m de altura.

Ecologia e distribuição. Bioma “*Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests*”; em madeira morta, com desenvolvimento gregário ou cespitoso.

Material adicional examinado. BRASIL, Paraíba, Areia, Mata do Pau Ferro, 17 Jul. 2012, leg. D.S. Alfredo (UFRN–Fungos 1857 paratipo, ITS sequence GenBank MH635018, sequence MH635035). FRENCH GUIANA, Saül, Layon des Grands Arbres, 3 May 2008, leg. R. Courtecuisse (LIP RC/Guy 08.035; ITS sequence GenBank MH635008).

Comentários. Essa espécie é caracterizada basicamente por seus basidiomas pequenos (8–10 mm diam quando expandido), exoperídio tomentoso a rugoso; peristômio delimitado por annullum marrom acinzentado, depresso no endoperídio; columella cilíndrica (2.3 × 0.9 mm); basidiósporos globosos a subglobosos 3.6–4.5 µm diam, presença de cistídios nas hifas do subículo. É morfologicamente relacionado a *G. neoamericanum*. No entanto, os basidiosporos de *G. neoamericanum* são ligeiramente maiores (3.8–5.1 × 3.7–4.9 µm) e possuem verrugas maiores (0.4–0.9 µm alt). Além disso, os basídios são clavados, piriformes a lageniformes in *G. neoamericanum*, e os cristais nas rizomorfias de *G. baculicrystallum* possuem formato bacilar. As verrugas curtas nos basidiósporos, inconspícuas em MO, e os cristais bacilares nas rizomorfias distinguem também essa espécie de *G. schweinitzii*. *G. baculicrystallum* é uma espécie críptica não irmã de *G. schweinitzii*.

Geastrum brunneocapillatum J.O. Sousa, Accioly, M.P. Martín & Baseia, sp. nov., Figura 17
A1–A5 Mycobank MB 827086

Etimologia. Refere-se aos pelos marrom escuros no exoperídio.

Holotipo. Paraíba, Mamanguape, Reserva Biológica de Guaribas, 26 Jun. 2014, leg. J.O. Sousa, Y.M. Nascimento & E.J. Souza JM101 (UFRN–Fungos 2286, sequência ITS GenBank MH634996, Sequência LSU GenBank MH635029).

Diagnose. This species is morphologically close to *G. pusillipilosum*; but the non-densely hairy mycelial layer, longer exoperidium hairs (0.5–2.0 mm high) and smaller basidiospores (2.7–4 µm diam) in *G. brunneocapillatum*, clearly differences these species. Also *G. rubellum* resembles *G. brunneocapillatum*, but the latter has longer (0.5–2.0 mm high) hairs and smaller basidiospores 2.8–4.0 µm diam.

Descrição. Basidioma imaturo epígeo, marrom (5E5) a laranja amarronzado (5C4), subgloboso, obpiriforme a ovaliforme, 7–13 × 6–10 mm, superfície hirsuta, não incrustada.

Subículo branco alaranjado (6A2). Basidioma expandido saculiforme, 4.1–11 mm alt. \times 8–26 mm diam. Exoperídio rompendo-se em 5–7 raios triangulares, não higroscópicos. Camada micelial amarelada (5D4), não incrustada, persistente, desprendendo-se irregularmente e parcialmente. Pelos marrom escuro, de 0.5–2 mm altura, efêmeros em basidiomas mais velhos. Camada fibrosa branco amarelado (4A2), papirácea. Camada pseudoparenquimatosa amarelada (5D4), persistente, glabra. Endoperídio globoso, 4–9 \times 3–11 mm, séssil, glabro, laranja acinzentado (5B2). Columella cilíndrica, 4.9 \times 1.7 mm, central, inconspícua, laranja acinzentado (6B2). Peristômio finamente fibriloso, delimitado, annullum amarelado (5D4), mais escuro que endoperídio. Gleba marrom escuro (6F4).

Subículo composto por hifas hialinas, filamentosas, delgadas, sinuosas, 0.9–1.0 μm diam, dextrinoides. Subículo e rizomorfas com superfície recoberta por cristais com formato de prisma oblíquo irregular. Camada micelial composta por hifas hialinas amareladas, de 1.7–3.0 μm diam, com paredes $< 1 \mu\text{m}$ diam, dextrinoides. Pelos marrom escuro, com paredes 0.7–1.0 μm diam, hifas esqueléticas, 3.2–4.5 μm diam, fortemente dextrinoides, sinuosas, lumen não conspícuo. Camada fibrosa composta por hifas hialinas, sinuosas, 3.8–7.6 μm diam com paredes de 0.7–1.2 μm , incrustadas, ramificadas. Camada pseudoparenquimatosa composta por esferocistos marrom claro, ovaliformes, alipsoides, lageniformes a piriformes, 30.5–65.6 \times 21.1–55.5 μm , com paredes de 0.7–1.5 μm . Capilícios marrom amarelado, 1.5–3.8 μm diam, com paredes de 0.5–1.0 μm , incrustados ou não, lumen não evidente. Basídios amarelados, calvados, piriformes a lageniformes, 12.2–19.3 \times 3.8–6.7 μm , com paredes de 0.4–0.7 μm . Basidiosporos amarelados, globosos a subglobosos, 2.8–4.0 \times 2.7–4.0 μm [$x = 3.3 \pm 0.4 \times 3.2 \pm 0.4$, $Q_m = 1.03$, $n = 90$], ornamentação inconspícua sob MO, verrucoso em MEV; verrugas com até 0.4 μm altura e extremidades arredondadas, apículo reduzido.

Ecologia e distribuição. Bioma “*Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests*”; em solo coberto por liteira, madeira morta, ou cupinzeiros, com crescimento gregário ou cespitoso.

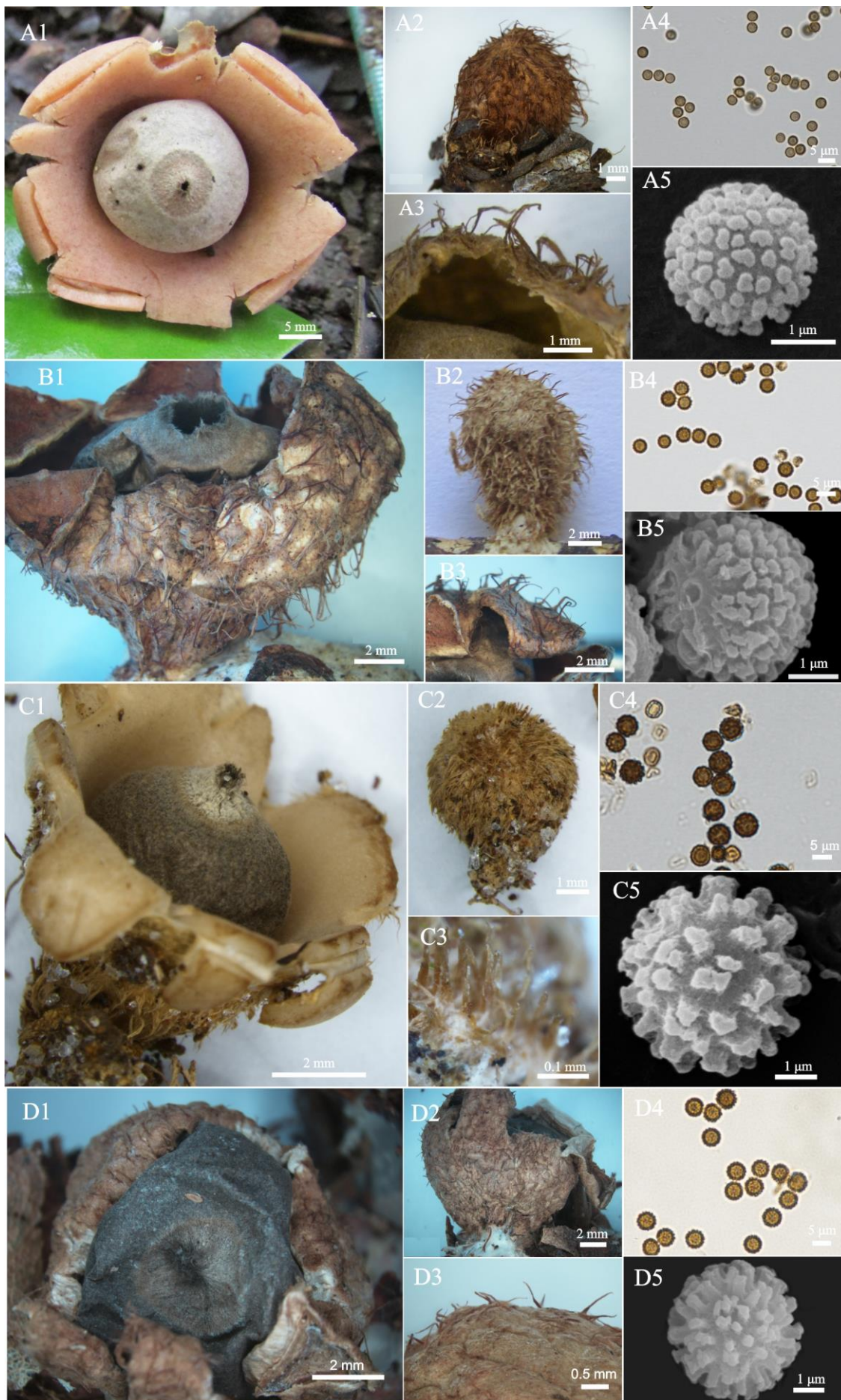


Figura 17. *Geastrum hirsutum* e espécies semi-crípticas. (A) *Geastrum brunneocapillatum*. (B) *Geastrum hirsutum* (C) *Geastrum pusillipilosum*. (D) *Geastrum rubellum*. A1, B1, C1, D1 Basidiomas expandidos. A2, B2, C2, D2 Basidiomas imaturos. A3, B3, C3, D3 Detalhe do exoperídio. A4, B4, C4, D4 Basidiosporos sob MO. A5, B5, C5, D5 basidiosporos em MEV. Escalas A1 = 2 mm, A2, A3, C2, = 1mm, B1, B2, B3, C1, D2 = 2 mm, C3 = 0.1 mm, D1 = 4 mm, A4, B4, C4, D4 = 5 μ m, A5, B5, C5, D5 = 1 μ m.

Material examinado. BRASIL, Paraíba, Areia, Mata do Pau Ferro, Trilha Boa Vista, 21 Jul. 2014, leg. J.O. Sousa, D.S. Alfredo & E.J. Souza, JM117 (UFRN–Fungos 2834; sequência ITS GenBank MH634997, sequência LSU MH635030). COSTA RICA, La Selva Biological Station, C. Ovrebo 2303 (UFRN–Fungos 2851; sequência ITS GenBank MH634998).

Material adicional examinado. *Geastrum hirsutum*, BRASIL – Pernambuco, Recife, Reserva Ecológica do Gurjaú, 12 Jul. 2003, leg. I.G. Baseia (MA-Fungi 67886, paratipo; sequência ITS GenBank MH538295) (Fig 3, B1–B5). *Geastrum pusillipilosum*, BRASIL. Paraíba, Mamanguape, REBIO Guaribas, SEMA II, 26 Jun.2014, leg. J.O. Sousa JM100 (UFRN–Fungos 2315, holotipo; sequência ITS GenBank KX761175) (Fig 3, C1–C5).

Comentários: Essa espécie pode ser reconhecida pelo seu exoperídio amarelado; com pelos marrom escuro, longos (0.5–2.0 mm altura) e efêmeros; peristômio delimitado por annellum amarelado; e basidiósporos globosos a subglobosos, 2.8–4.0 μ m diam. É morfológicamente semelhante a outras espécies com exoperídio hirsuto, como *G. pusillipilosum* e *G. rubellum*; no entanto, essas duas espécies são distintas de *G. brunneocapillatum* por apresentarem basidiosporos maiores (5.0–6.5 μ m diam e 4.4–6.3 μ m diam, respectivamente). Adicionalmente, *G. pusillipilosum* e *G. rubellum* possuem pelos menores no exoperídio (até 0.3 mm de altura e até 0.7 mm de altura, respectivamente) do que *G. brunneocapillatum*. *Geastrum brunneocapillatum* é uma espécie semicríptica não irmã de *G. hirsutum* (Figura 17, B1–B5), que possui esporos ligeiramente maiores (4.1–4.9 μ m de diam). Outra espécie com morfologia similar a *G. brunneocapillatum* é *G. minutisporum*,

descrita não apresentando subículo e com basidiósporos muito diminutos (2)-2.5–3 mm diam (Caffot et al. 2016).

Geastrum courtecuissei P.-A. Moreau, C. Lécuru, sp. nov.,

Figura 16 C1–C5

Mycobank MB 827090

Etimologia. Em honra ao Dr. Courtecuisse, pesquisador francês.

Holotipo. GUADELOUPE, Saint-Claude, Matouba, along the Victor Hugues trail, on litter of *Cupressus* cf. *macrocarpa*, leg. F. Hairie, 9 Sep. 2004 (LIP FH2004090503, sequência ITS GenBank MH635003, sequência LSU MH635033).

Diagnose. This species is similar to *G. baculicrystallum*, but *G. courtecuissei* is distinguished by the presence of echinulate exoperidium and basidiospores with longer warts, conspicuous under LM. Another morphologically closely related species is *G. pleosporum*, which has polymorphic basidiospores ($4.0\text{--}7.0 \times 3.2\text{--}5.0 \mu\text{m}$), while, *G. baculicrystallum* has globose to subglobose basidipores ($3.7\text{--}4.9 \mu\text{m}$ diam).

Descrição. Basidioma imaturo apígeo, marrom claro (N₁₀Y₃₀M₁₀), subgloboso a citriforme, 2.5–22 × 4.1–20 mm, superfície ligeiramente tomentosa a rugulosa, papirácea a cotonosa, não incrustada. Subículo esbranquiçado (N₁₀Y₂₀M₁₀) recobrimdo o substrato. Basidioma expandido saculiforme, 2.8–8.1 mm alt. × 4.8–35 mm diam. Exoperídio rompendo-se em 4–8 raios revolutos, não higroscópicos. Camada micelial a princípio equinulada, com pelos brancos e curtos, quebradiços, formando aglomerados colapsados marrom ocre e veios no assoalho esbranquiçado, light brown (N₁₀Y₄₀M₁₀), ão incrustada. Camada fibrosa papirácea, branca (N₀₀Y₁₀M₀₀). Camada pseudoparenquimatosa marrom alaranjado (N₀₀Y₄₀M₁₀), desprendendo-se irregularmente. Endoperídio cinza quando fresco, marrom (N₃₀Y₃₀M₂₀) quando herborizado, subgloboso, 1.5–2.6 × 3.0–15 mm, séssil, recoberto com um tomento esbranquiçado e persistente, pruinoso. Peristômio fimbriado, delimitado, annellum marrom

claro (N₂₀Y₂₀M₁₀), mais claro que o endoperídio, mamiforme, 2–2.5 mm diam e < 1 mm de altura, depresso no endoperídio. Columella não observada. Gleba madura marrom acinzentado (N₇₀Y₂₀M₁₀).

Subículo composto por hifas hialinas, filamentosas, delgadas, fortemente sinuosas, <1–1.8 µm diam, dextrinoides, paredes espessas; em profundidade, composta por hifas delgadas mais ou menos paralelas 1–2.5 µm diam, com hifas esqueléticas amplas e esparsas, 2.3 µm diam, levemente dextrinoides; com cristais grosseiros de formato de prisma oblíquo irregular. Rizomorfas compostas por hifas hialinas, delgadas, 1.0–3.0 µm diam, lúmen não evidente, algumas com grampus de conexão e septos ampuliformes, superfície recoberta por cristais de formato de prisma oblíquo afilado. Camada micelial formada por hifas hialinas 2.9–6.0 µm diam., paredes 0.5–2.5 µm, dextrinoides, superfície não incrustada, não ramificadas, algumas com conteúdo amarelado; terminações arredondadas a atenuadas, lisa, sempre com conteúdo amarelado. Camada fibrosa composta por hifas 3.9–7.5 µm diam, paredes de 1.0–1.1 µm, superfície incrustada, lúmen evidente. Camada pseudoparenquimatosa composta por esferocistos hialinos a amarelados, subglobosos, elipsoides a piriformes, 19.5–37 × 18.0–36.5 µm, com paredes de 0.8–1.0 µm. Capilícios marrom claro, compostos por hifas de 2.5–3.9 µm diam, com paredes de <1 µm, superfície não incrustada, lumen não evidente. Basídios cilíndricos, piriformes a alongados, 9–20 × 2–6.5 µm, 2–4 sterigmas. Basidiosporos amarronzados, globosos a subglobosos, 3.8–5.0 × 3.7–4.9 µm [$\bar{x} = 4.1 \pm 0.4 \times 4.0 \pm 0.3$, $Q_m = 1.03$, $n = 30$], ornamentações conspícuas sob MO.

Ecologia e distribuição. Bioma “*Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests*”.

Material adicional examinado. ARGENTINA, Puerto Iguazú, *no date*, leg. E. Grassi (MA–Fungi 83779; sequência ITS GenBank KF988437, sequência LSU GenBank KF988567). GUADELOUPE, Saint–Claude, Matouba, along the Victor Hugues trail, on litter of *Cupressus* cf.

macrocarpa, 10 Aug. 2011, leg. P.-A. Moreau (LIP PAM/GUAD 11.04; sequência ITS GenBank MH635002).



Figura 18. Coleções tipo de *Geastrum hirsutum* e *Geastrum schweinitzii*. (A) *Geastrum hirsutum* MA-Fungi 67886, paratipo (B). *Geastrum hirsutum* UFRN-Fungos 245, holotipo (C) *Geastrum schweinitzii* K (M) 180188, tipo, (D). *Geastrum schweinitzii* K (M) 180187, isotipo. Fotos C e D: Donis Alfredo. Escalas: A2, B2, C2, D2 = 5mm.

Comentários. Essa espécie apresenta exoperídio a princípio equinulado, formando aglomerados colapsados marrom ocre entre veios no assoalho esbranquiçado quando completamente maduro; peristômio delimitado por annellum marrom, depresso no endoperídio; basidiósporos globosos a subglobosos com 3.7–5.0 μm diam. Lembra *G. pusillipilosum*; no entanto, *G. pusillipilosum* possui exoperídio densamente hirsuto e basidiosporos maiores (5.0–6.5 μm diam). *Geastrum schweinitzii*, e *G. neoamericanum* são outras espécies morfológicamente relacionadas, mas essas espécies não apresentam exoperídio equinulado. *Geastrum pleosporum* é bastante próximo a *G. courtecuissei* na árvore filogenética, mas *G. pleosporum* difere por apresentar camada pseudoparenquimatosa avermelhada e basidiósporos polimórficos (4.0–7.0 \times 3.2–5.0 μm) com ornamentação lisa a sub-lisa.

Geastrum neoamericanum J.O. Sousa, Accioly, M.P. Martín & Baseia, sp. nov., Figura 16 A1–A5, Mycobank MB 827091

Etimologia. Refere-se a sua ampla ocorrência nos neotrópicos.

Holotipo. BRASIL, Paraíba, Mamanguape, REBIO Guaribas, SEMA II, 25 Jun. 2014, J.O. Sousa, Y.M. Nascimento & E. Souza JM90 (UFRN–Fungos 2302; sequência ITS GenBank MH635001, sequência LSU MH635040).

Diagnose. This species is morphologically similar to *Geastrum baculicrystallum*, but *G. neoamericanum* is differentiated by ampuliform columella 4.5 \times 0.6 mm, longer warts of basidiospores (0.4–0.9 μm high), conspicuous in light microscope, and absence of cystidia in subiculum hyphae.

Descrição. Basidioma imaturo epígeo, branco amarelado (4A2), citriciforme a lacrimiforme, 5–9 \times 3–8 mm, superfície tomentosa a rugulosa na maturidade, não incrustado. Subículo branco (4A1), recobrimdo o substrato, produzindo exudato em algun basidiomas.

Basidioma expandido saculiforme, 3–8 mm altura \times 8–10 mm diam. Exoperídio rompendo-se em 5–6 raios revolutos, triangulares, não higroscópico. Camada micelial branco amarelada (4A2) a branco alaranjada (5A2), superfície rugosa, tomentosa a papirácea na maturidade, não incrustada, persistente. Camada fibrosa papirácea, branca (4A1). Camada pseudoparenquimatosa marrom (6D4) a cinza alaranjado (5B4), persistente. Endoperídio marrom acinzentado (6F3) a cinza alaranjado (5C3), subgloboso a globoso-depresso, 3–5 \times 4–6 mm, séssil, glabro. Peristômio fimbriado, pregueado no ápice, delimitado, annellum cinza amarronzado (6F2) a marrom acinzentado (5C3), mais claro que o endoperídio, mamiforme, < 1 mm altura. Columella ampuliforme, 4.5 \times 0.6 mm, central, inconspícua, branco alaranjado (5A2).

Subículo composto por hifas hialinas, filamentosas, delgadas, fortemente sinuosas, 0.6–1.7 μm diam, dextrinoides. Rizomorfias compostas por hifas hialinas, delgadas, de 1.2–2.5 μm diam, superfície incrustada, recoberta por cristais com formato de prisma oblíquo afilado. Camada micelial formada por hifas hialinas, 5.3–10.1 μm diam, com paredes de 0.5–1.2 μm , dextrinoides, superfície não incrustada, extremidades ramificadas. Camada fibrosa composta por hifas hialinas, 5.1–9.5 μm diam, com paredes de 0.6–1.3 μm , superfície incrustada. Camada pseudoparenquimatosa formada por esferocistos amarronzados, subglobosos a piriformes, 32.6–59.5 \times 23.4–40.8 μm , com paredes de 0.9–1.8 μm . Capilícios marrom escuro, formados por hifas de 2.7–4.0 μm diam, com paredes de 0.5–0.8 μm , superfície ligeiramente incrustada. Basídios amarelados, clavados, piriformes a lageniformes, 9.2–18.7 \times 7.5–15.5 μm , com paredes de 0.4–0.7 μm . Basidiosporos amarronzados, globosos a subglobosos, 3.8–5.1 \times 3.7–4.9 μm [$\bar{x} = 4.3 \pm 0.3 \times 4.2 \pm 0.3$, $Q_m = 1.03$, $n = 90$], ornamentação conspícua em MO, densamente verrucosos em MEV; verrugas com 0.4–0.9 μm de altura com extremidades aplanadas.

Ecologia e distribuição. Bioma “Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests”; sempre desenvolvendo-se em subcúculo muito bem desenvolvido, recobrando madeira morta, formando basidiomas cespitosos.

Espécimes adicionais examinados. BRASIL, Paraíba, Areia, Mata do Pau Ferro, Trilha Engenho Triunfo, 18 Jul. 2013, J.O. Sousa & D.S. Alfredo, JM64 (UFRN–Fungos 2149; sequência ITS GenBank MH635021, sequência LSU GenBank MH635039); Rio Grande do Norte, Parnamirim, Mata da Base Aérea de Natal, 23 Aug. 2007, leg. E.P. Fazolino (UFRN–Fungos 348; sequência ITS GenBank MH635019); Rondônia, Módulo Abunã, 25 Jun. 2014, leg. M.D.F. Santana (INPA 259949; sequência ITS GenBank MH635025, sequência LSU Genbank MH635041); Minas Gerais, Santa Rita do Sapucaí, Reserva Biológica Municipal Santa Rita Mítzi Brandão, 2015, leg. D.S. Alfredo & P. Lavor, DSA279 (UFRN–Fungos 2850; sequência ITS GenBank MH635000, sequência LSU Genbank MH635032); Bahia, Ilhéus, RPPN Mãe da Mata, 19 Dec. 2006, leg. J.L. Bezerra 858 (CEPEC 1391; sequência ITS GenBank MH635020). GUADELOUPE, Petit-Bourg, Carrère, Forêt départementalo-domaniale de Bois Sergeant, 21 Nov. 2006, leg. C. Lécure (LIP CL/Guad 06.010; sequência ITS Genbank MH635011); Petit-Bourg, Route forestière de Jules, domaine de Duclos, 24 Nov. 2006, leg. C. Lécure (LIP CL/Guad 06.056; sequência ITS Genbank MH635012). MARTINIQUE, Saint-Esprit, morne David, 23 Aug. 2004, leg. C. Lécure (LIP CL/Mart 04.001; sequência ITS Genbank MH635013). FRENCH GUIANA, 1 Mar. 2012, leg. J.-L. Cheype (LIP JLC12030103; sequência ITS Genbank MH635014, sequência LSU Genbank MH635038); 2012, leg. M. Roy G1045 (LIP MR–GUY–12–004; sequência ITS Genbank MH635015).

Comentários. Essa espécie é principalmente caracterizada por apresentar basidiomas pequenos (9–10 mm de diâmetro após expansão); exoperídio esbranquiçado, amarelado, rugoso a tomentoso; camada pseudoparenquimatosa marrom a cinza alaranjado; peristômio mamiforme, delimitado, annulum cinza amarronzado a marrom acinzentado; columella

ampuliforme; basidiosporos globosos a subglobosos ($Q_m = 1.03$), 3.7–5.1 μm diam, com verrugas de 0.4–0.9 μm altura. *Geastrum neoamericanum* é uma espécie semi-críptica em relação a *G. schweinitzii*, podendo ser distinguida morfológicamente apenas por seus esporos ligeiramente maiores (*G. neoamericanum* 3.8–5.1 \times 3.7–4.9 μm ; *G. schweinitzii* 3.5–4.2 μm), e com verrugas maiores e conspícuas. *Geastrum rubropusillum* também é semelhante, mas as camadas micelial e pseudoparenquimatosa mais escuras (amarronzada e avermelhada, respectivamente), peristômio depresso no endoperídio, e basidiósporos subglobosos a ovaliformes ($Q_m = 1.07$) distinguem esta espécie de *G. neoamericanum*.

Geastrum rubellum P.-A. Moreau & C. Lécure. sp. nov.

Figura 17 D1–D5

Mycobank MB 827092

Etimologia. Nomeado em referência a seu exoperídio de coloração avermelhada.

Holotipo. MARTINIQUE, Le Prêcheur, Anse Coulevre, path towards Anse Lévrier, 17 Aug. 2012, leg. P.-A. Moreau (LIP PAM/Mart 12.100, holotipo; sequência ITS GenBank MH635010, sequência LSU GenBank MH635037).

Diagnose. This species is morphologically similar to *G. pusillipilosum* (Figura 17 C1–C5), but the non-rugose and non-densely hairy mycelial layer, longer exoperidium hairs (0.3–0.7 mm high), grayish endoperidium, and reddish pseudoparenchymatous layer in *G. rubellum*, clearly differentiate these species. Also *G. rubellum* resembles *G. brunneocapillatum*, but *G. rubellum* has reddish to brownish exoperidium with smaller hairs.

Descrição. Basidioma imaturo globoso a suavemente obpiriforme, ligeiramente umbonado, 5–12 mm diam. Basidioma expandido saculiforme, 10 mm altura \times 8.5–30 mm diam, Exoperídio rompendo-se em 5–7 raios involutos ou revolutos, às vezes bífidus, não higroscópicos. Subículo branco (4A1) a branco amarelado. Camada micelial branco Rosado pálido a princípio, então tornando-se vermelho Rosado, marrom (5E6) após herborização,

superfície não incrustada, rugose, ligeiramente hirsuto e persistente. Pelos concolor com a camada micelial, separados entre si, 0.3–0.7 mm de altura, tornando-se avermelhados após colapsar. Camada fibrosa cinza rosado quando fresco, branco amarelado (4A2) em basidiomas herborizados, papirácea. Camada pseudoparenquimatosa rosa purpura quando fresco, cinza amarronzado (6D3) em basidiomas herborizados, persistente. Endoperídio cinza (6D3), subgloboso, 6×3 –10 mm, séssil, superfície glabra. Peristômio fimbriado, delimitado, annellum cinza alaranjado (6B2), mamiforme, concolor com endoperídio. Columella conspícua, avançando a até 2/3 da gleba, branca, cilíndrica. Gleba marrom escuro (6F4).

Subículo composto por hifas hialinas, filamentosas, delgadas, sinuosas, 0.9–1.6 μm diam, dextrinoides, presença abundante de cristais com formato de prisma oblíquo, 3–25 μm de comprimento, às vezes formando agregados em forma de rosa, maior parte na superfície, mas também internamente. Camada micelial composta por hifas hialinas, 2.3–4.5 μm diam, sinuosas, dextrinoides, paredes 0.5–0.7 μm , superfície não incrustada. Pelos compostos por hifas esqueléticas, 4.7–6.4 μm diam, amarronzadas, com paredes de 0.5–1.2 μm , fortemente dextrinoides, superfície não incrustada. Camada fibrosa composta por hifas hialinas, 4.3–7.2 μm diam, paredes 0.6–0.9 μm , ligeiramente incrustadas. Camada pseudoparenquimatosa formada por esferocistos marrom claro, subglobosos a ovaliformes, 33.7 – 57.0×41.4 – $37.1 \mu\text{m}$, com paredes de 0.8–1.3 μm . Capilícios amarronzados, 2.3–5.5 μm diam., com paredes de 0.5–1.1 μm , superfície incrustada. Basídios globosos quando imaturos, tornando-se vesiculosos a lageniformes, 6.5 – 12×5 – $6.8 \mu\text{m}$, com um pescoço subcapitado suportando os esterigmas inconspícuos. Basidiosporos marrom escuro, globosos a subglobosos, $(3.5)4.4$ – 6.3×4.4 – $6.0 \mu\text{m}$ [$x = 5.5 \pm 0.5 \times 5.3 \pm 0.1$, $Q_m = 1.03$, $n = 60$], ornamentação conspícua sob MO, verrugas 0.6–1.2 μm de altura em MEV.

Ecologia e distribuição. Bioma “Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests”; em solo coberto por liteira ou em madeira morta, com crescimento gregário.

Material adicional examinado. BRASIL. Rio Grande do Norte, Baía Formosa, Reserva Particular do Patrimônio Natural Mata Estrela, 09 Jun. 2009, leg. B.D.B Silva, I.G. Baseia, T.S. Cabral (UFRN–Fungos 1214, paratipo; sequência ITS GenBank KJ127029, sequência LSU GenBank JQ683662); Acre, Floresta Nacional do Macauã, 29 Jan. 2016, leg. A.M. Ottoni, AMO 604 (UFRN–Fungos 2844, paratipo; sequência ITS GenBank MH634999, sequência LSU GenBank MH635031). MARTINIQUE, Le Prêcheur, Anse Couleuvre, along the road, in secondary mesophytic forest, 25 Aug. 2008, leg. C. Lécure (LIP CL/Mart 08.067B; sequência ITS GenBank MH635009, sequência LSU Genbank MH635035).

Comentários. Essa espécie pode ser reconhecida por apresentar exoperídio avermelhado a marrom na maturidade, e camada micelial verrucosa a hirsuta, com pelos fasciculares curtos (0.34–0.68 mm alt.), efêmeros, espaçados entre si; endoperídio cinza; peristômio delimitado, annullum cinza alaranjado; e basidiósporos 4.4–6.3 µm diam, globosos a subglobosos. *Geastrum rubellum* é morfologicamente similar a *G. hirsutum*. Por essa razão algumas confusões taxonômicas podem ocorrer, como ocorreu com a coleção UFRN–Fungos 1214, que fora previamente determinada como *G. hirsutum* (Cabral et al. 2014). No entanto, *G. hirsutum* pode ser diferenciado por apresentar endoperídio mais claro (laranja acinzentado, 5B2), e pelos mais longos (0.6–1.8 mm altura) e mais escuros (marrom escuro) no exoperídio. A coleção UFRN–Fungos 1214 é descrita aqui como *G. rubellum*.

Geastrum rubropusillum J.O. Sousa, Accioly, M.P. Martín & Baseia, sp. nov. Figura 16 D1–D5, Mycobank MB 827094

Etimologia. Refere-se à camada pseudoparenquimatosa avermelhada e a seus diminutos basidiomas.

Holotipo. MARTINIQUE, Le Prêcheur, anse Couleuvre, 1 Sep. 2003, leg. R. Courtecuisse (LIP RC/Mart 03.015; sequência ITS GenBank MH635006).

Diagnose. This species is morphologically close to *Geastrum pleosporum*, but *G. rubropusillum* is distinguished by mammiform peristome and subglobose to oval basidiospores, $3.8\text{--}5.9 \times 3.7\text{--}5.3 \mu\text{m}$ with short warts ($0.1\text{--}0.5 \mu\text{m}$ high).

Descrição. Basidioma imaturo epígeo, napiforme a citriforme, marrom claro (5D4), $4.3\text{--}8.0 \text{ mm} \times 4.0\text{--}7.4 \text{ mm}$, superfície densamente tomentosa a rugulosa na maturidade, não incrustada. Subículo branco alaranjado (5A2) a amarelado (4A2), recobrindo o substrato, com rizomorfias marrom claro (5D4) acopladas. Basidioma expandido saculiforme, $2.9\text{--}7 \text{ mm alt.} \times 7.0\text{--}9.5 \text{ mm diam.}$ Exoperídio rompendo-se em 5–6 raios revolutos, triangulares, não higroscópicos. Camada micelial marrom claro (5D4) a branco alaranjado (N₀₀Y₃₀M₁₀), superfície papirácea, levemente tomentosa a rugosa, não incrustada, persistente. Camada fibrosa papirácea, branco amarelado (4A2). Camada pseudoparenquimatosa vermelho pálido (7A3) quando fresco, marrom claro (6D4) a marrom (N₇₀Y₉₀M₅₀) em basidiomas herborizados, persistente ou rachando-se na curvatura dos raios. Endoperídio cinza amarronzado (6D2) a marrom acinzentado (N₇₀Y₄₀M₂₀), globoso a subgloboso, $3.0\text{--}5.5 \times 3.0\text{--}6.0 \text{ mm}$, séssil, glabro. Peristômio fibriloso, delimitado, annellum cinza amarronzado (6E2), mais claro que endoperídio, mamiforme, 2 mm diam. , até 1 mm altura, levemente depresso no endoperídio. Columella cilíndrica, $4.2 \times 0.4 \text{ mm}$, central, conspícua, branco amarelado (3A2). Gleba marrom (6E4).

Subículo compost por hifas hialinas, filamentosas, $0.9\text{--}1.2 \mu\text{m diam.}$, delgadas, sinuosas, dextrinoides. Rizomorfias composta por hifas hialinas, delgadas, superfície recoberta por cristais com formato de prisma oblíquo irregular, $1.1\text{--}2.9 \times 6.2\text{--}8.2 \mu\text{m}$. Camada micelial formada por hifas hialinas a amareladas, $2.8\text{--}4.8 \mu\text{m diam.}$, com paredes de $< 1 \mu\text{m}$, dextrinoides, superfície incrustada, não ramificadas. Camada fibrosa composta por hifas hialinas, $4.6\text{--}8.7 \mu\text{m diam.}$, superfície não incrustada, lúmen não evidente. Camada pseudoparenquimatosa formada por esferocistos amarronzados, subglobosos a piriformes, $29.4\text{--}53.2 \times 22.5\text{--}40.5 \mu\text{m}$, com paredes

de $< 1 \mu\text{m}$. Capilícios formados por hifas marrom escuro, $2.2\text{--}4.4 \mu\text{m}$ diam, com paredes de $> 1 \mu\text{m}$, sinuosas, ramificadas, e superfície ligeiramente verrucosa, incrustadas. Basídios subglobosos a calvados, $4.5\text{--}21.4 \times 3\text{--}6.6 \mu\text{m}$, com 3–5 esterigmas, marrom amarelados. Basidiosporos subglobosos a ovaliformes, $3.8\text{--}5.9 \times 3.7\text{--}5.3 \mu\text{m}$ [$x = 4.3 \pm 0.5 \times 4.6 \pm 0.4$, $Q_m = 1.05$, $n = 60$], amarelados, ornamentação incospícua sob MO, verrucosos em MEV; verrugas de $0.1\text{--}0.5 \mu\text{m}$ de altura, ligeiramente colunares, com extremidades aplanadas a arredondadas; apículo reduzido, rodeado por processos colunares.

Ecologia e distribuição. Neotropics. Bioma “Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests”, Ecorregiões: “Pernambuco coastal forests”, “Windward Islands”. Bioma “Mangroves”, Ecorregião: “Southern Mesoamerican Pacific mangroves”. Em madeira morta, gregário, raramente cespitoso.

Material adicional examinado. BRASIL, Paraíba, Areia, Mata do Pau Ferro, Trilha do Cumbe, 15 Jul. 2013, leg. J.O. Sousa, D.S. Alfredo & R.A Lima JM36 (UFRN–Fungos 2308, paratipo; sequência ITS GenBank MH634994, sequência LSU GenBank MH635027). PANAMA, Coiba Island, 15 Nov. 1996, leg. F. Pando & M.P. Núñez (MA–Fungi 36141; sequência ITS GenBank KF988438, sequência LSU GenBank KF988568). MARTINIQUE, Le Robert, bois Pothau, 30 Aug. 2008, leg. C. Lécure (LIP CL/Mart 08.112; Sequência ITS GenBank MH635007, sequência LSU Genbank MH635034).

Comentários. Essa espécie possui basidiomas pequenos ($7\text{--}9 \text{ mm}$ diam. quando expandido), exoperídio marrom claro, tomentoso a ruguloso na maturidade; camada pseudoparenquimatosa avermelhada a marrom claro na maturidade; peristômio ligeiramente depresso no endoperídio, basidiósporos subglobosos a ovaliformes ($Q_m = 1.07$) de $4.2\text{--}5.9 \mu\text{m}$ diam, com verrugas de $0.1\text{--}0.5 \mu\text{m}$ altura com extremidades aplanadas a arredondadas. Morfologicamente, *G. rubropusillum* é similar a *G. schweinitzii*, e isso explica alguns erros de identificação, como quando a coleção MA–Fungi 36141 foi identificada como *G. schweinitzii* (Zamora et al. 2014),

enquanto pertence à nova espécie *G. rubropusillum*. *Geastrum schweinitzii* difere de *G. rubropusillum* por apresentar camada pseudoparenquimatosa mais clara, peristômio não depresso no endoperídio, e basidiósporos globosos. Outra espécie similar a *G. rubropusillum* é *G. pusillipilosum*, que se distingue por apresentar exoperídio densamente hirsuto e basidiósporos globosos ($Q_m = 1.00$).

5.2. FILOGENIA E TEMPOS DE DIVERGÊNCIA NA SUBSEÇÃO EPIGAEA

De acordo com a análise molecular de datação dos tempos de divergência (Figura 19), Hysterangiales diversificou-se há 81.8–101.3–118 Ma. Esse tempo de divergência é compatível com literatura prévia (Sheedy et al. 2016), e foi utilizado como ponto auxiliar à calibração fóssil para Geastrales, como indicador de plausibilidade da análise de relógio molecular.

A ordem Geastrales irradiou há 105–110.5–116 Ma, dando origem às famílias Sphaerobolaceae e Geastraceae. *Sphaerobolus* é gênero monoespecífico da família Sphaerobolaceae, e diversificou-se há 63–68.5–79 Ma. Portanto, a idade de irradiação de Sphaerobolaceae é a mesma que a da diversificação da ordem Geastrales.

O ancestral comum entre Sphaerobolaceae e Geastraceae, que irradiou há 105–110.5–116 Ma., fundando a ordem Geastrales, diversificou-se há 93–100.9–109 Ma, dando origem à família Geastraceae (*Geastrum* e *Myriostoma*). O tempo de diversificação da família Geastraceae é o mesmo que a idade basal dos gêneros *Geastrum* e *Myriostoma*.

Geastrum foi o primeiro gênero a se diversificar dentro da família Geastraceae, há 72 – 80.5 – 93.2 Ma., enquanto *Myriostoma* diversificou-se tardiamente há 26.7–34.9–43.2 Ma.

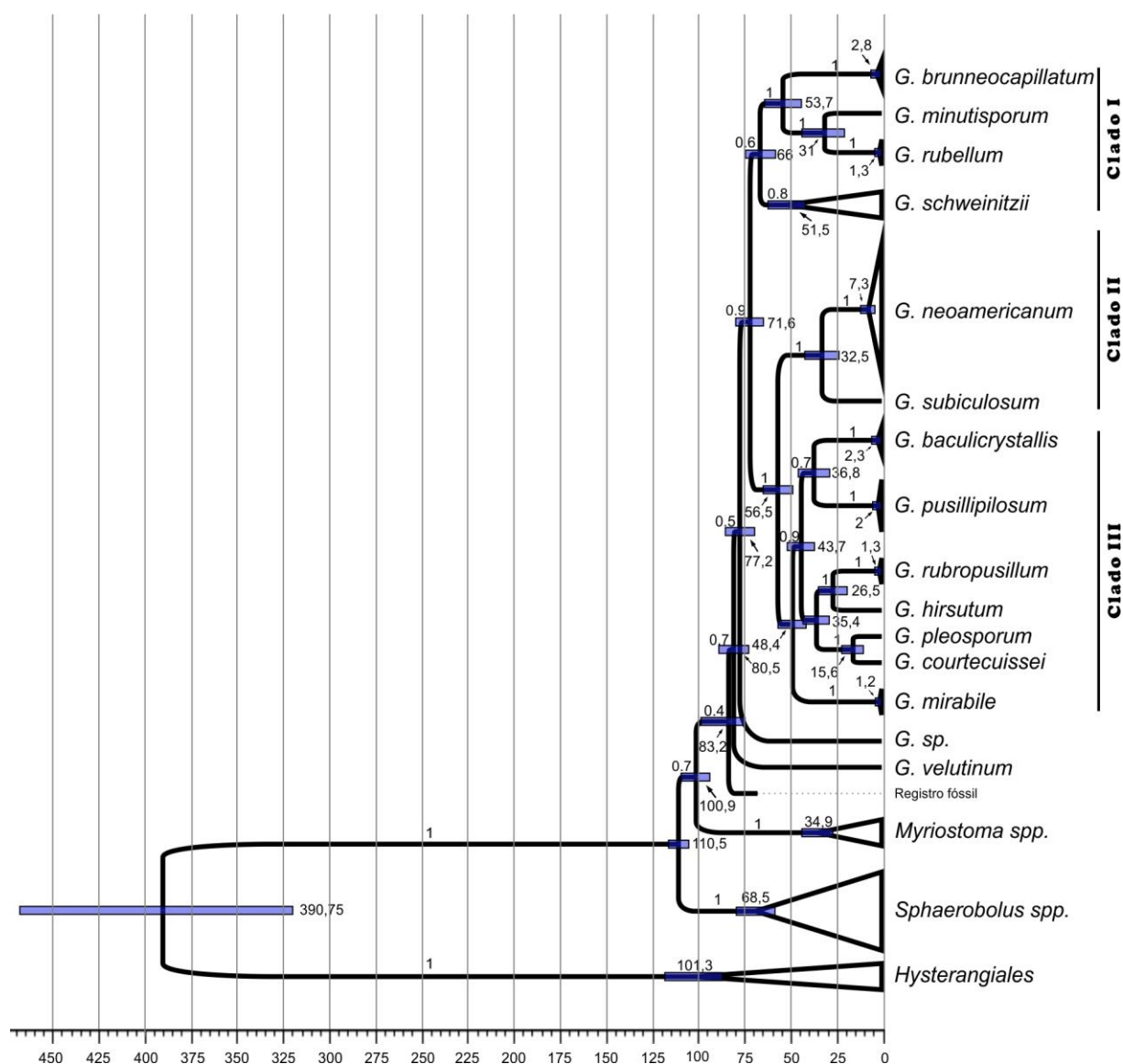


Figura 19. Filogenia com tempos de divergência calculados por relógio molecular estrito no software BEAST, com calibração baseada em registro fóssil da ordem Geastrales e no ponto de calibração fornecido por Sheedy et al. (2016).

A subseção Epigaea teria divergido da subseção Velutina há 72–80.5–93.2 Ma., e diversificado-se há 64–71.6–79 Ma, dando origem ao clado mais basal (clado I) há 58–66–74 Ma, com a irradiação de *G. schweinitzii* e sua diversificação, há 42–51.5–62 Ma. Há cerca do mesmo intervalo irradiava *G. brunneocapillatum* para diversificar-se apenas há 0.9–2.8–6.2 Ma. Neste clado basal, ainda, *G. minutisporum* e *G. rubellum* divergem de seu ancestral comum

há 20–31–43.2 Ma, e, assim como *G. brunneocapillatum*, *G. rubellum* diversifica-se, recentemente, há apenas 0.2 – 1.3 – 3.9 Ma.

É possível identificar mais dois clados principais. O segundo (clado II) é formado por *Geastrum neoamericanum* e *G. subiculosum*, quando seu ancestral comum divergiu do clado III há 48–56–64 Ma., e deu origem às linhagens das duas espécies há 23–32.5–42 Ma., sendo que *G. neoamericanum* diversificou-se há 3–7.3–16.2 Ma.

O terceiro clado (clado III) evoluiu mais rápido que os clados I e II, diversificando-se recentemente em relação a sua quantidade de processos de especiação (41–48.4–57 Ma.; sete espécies emergiram desse clado), e dando origem ao ancestral comum entre *Geastrum mirabile* (0.2–1.2–3.2 Ma.) e o restante do clado. Praticamente ao mesmo tempo, entre 46 e 28 Ma, duas cladogêneses importantes ocorreram, a primeira (46–36–28 Ma.) deu origem às linhagens que viriam a dar origem a *G. baculicrystallum* (0.2–2.3–5.3 Ma.) e *G. pusillipilosum* (0.2–2–5 Ma.). A cladogênese concorrente (43–35.4–28 Ma.) deu origem a duas linhagem que vieram a se tornar quatro espécies, quando da divergência entre os ancestrais de *Geastrum rubropusillum* (0.2–1.3–4 Ma.) e *G. hirsutum* há 18–26.5–34 Ma., e da divergência entre os ancestrais de *G. pleosporum* e *G. courtecuissei*, há 10–15.6–22 Ma.

5.3. RECONSTRUÇÃO BIOGEOGRÁFICA ANCESTRAL

A reconstrução do passado biogeográfico (Figura 20) resultou em uma ancestralidade basal amplamente distribuída entre os domínios Amazônia e Mata Atlântica para toda subseção Epigaea, com, em geral, subsequentes eventos vicariantes e mais recentes eventos de dispersão e recolonização de áreas ancestrais.

O clado I possui ancestralidade dispersa entre Amazônia e Mata Atlântica (AC), com subsequente vicariância, originando uma linhagem que permaneceu na Amazônia (A) e deu origem a *G. schweinitzii*, e uma outra linhagem ficou restrita à Mata Atlântica (C). A referida linhagem é ancestral de *Geastrum brunneocapillatum* e *G. rubellum*; enquanto *G. rubellum*, durante sua diversificação, permaneceu restrito à Mata Atlântica, *G. brunneocapillatum* recolonizou a Amazônia em evento recente (ca. < 5 Ma), entre o Mioceno e o Plioceno.

O ancestral comum entre os clados II e III esteve isolado na Mata Atlântica (C). Após recolonização da Amazônia, o clado II voltou a ter ampla distribuição entre Amazônia e Mata Atlântica (AC), e sofreu vicariância isolando a linhagem de *Geastrum subiculosum* na Amazônia (A), e *G. neoamericanum* na Mata Atlântica (C). Após o processo de especiação se consolidar e dar início à diversificação de *Geastrum neoamericanum*, essa espécie passou por eventos recentes de dispersão e/ou recolonização de habitats, expandindo sua distribuição para Amazônia e Caatinga (em Brejo de Altitude).

O clado III comportou-se de forma diferente dos anteriores. Ao invés da tendência de recolonização da Amazônia (A), essa linhagem dispersou-se ampliando sua distribuição (C) para a região de América Central e Caribe (D), ocupando ambientes mais litorâneos ao longo da costa (CD). O ancestral das espécies *G. baculicrystallum* e *G. pusillipilosum* ficou isolado na Mata Atlântica (C) após evento vicariante, e subsequentemente colonizou a região da Caatinga durante o Pleistoceno (B; em Brejo de Altitude).

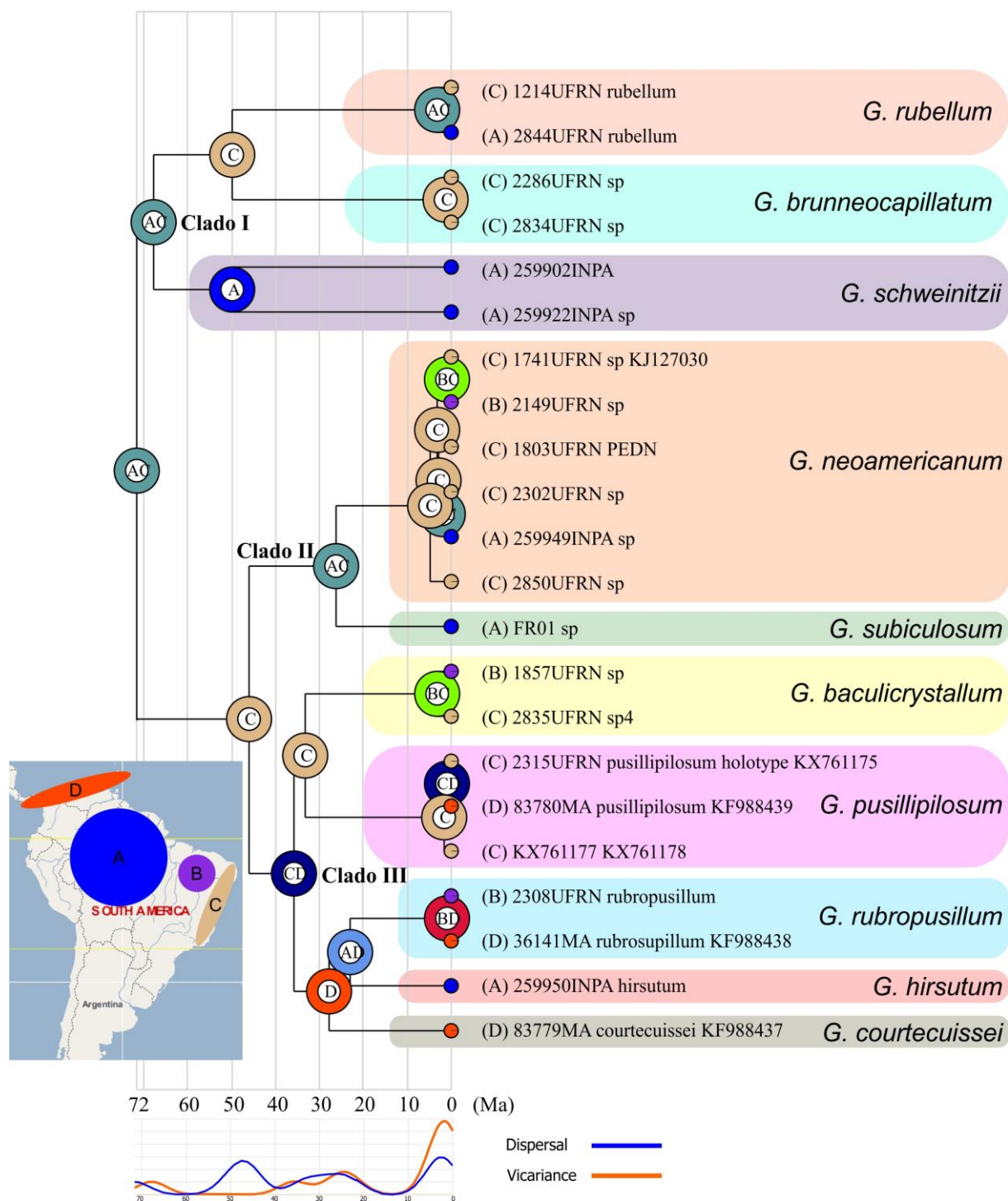


Figura 20 Reconstrução biogeográfica ancestral inferida pelo software RASP através do modelo S-DIVA (Spatial Dispersal–Vicariance Analysis) de evolução biogeográfica através do algoritmo LAGRANGE (Likelihood Analysis of Geographical Range Evolution) implementado no software RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies) v3.2. A árvore foi calibrada com base nos tempos de divergência calculados na análise da Figura 19. (A) Amazônia, (B) Caatinga, (C) Mata Atlântica, (D) Mesoamérica e Caribe.

Após mesmo evento vicariante que isolou as espécies acima citadas, a linhagem ancestral da espécies *G. rubropusillum*, *G. hirsutum*, e *G. courtecuissei* ficou isolada na região da América Central e Caribe (D), recolonizando a Amazônia (AD) e dispersando-se para remanescer em Brejo de Altitude na região da Caatinga (BD) em *G. rubropusillum*. *Geastrum courtecuissei* permaneceu distribuído na região de América Central e Caribe.

No diagrama gerado após calibração temporal da reconstrução biogeográfica com base no tempo de divergência estimado na análise de relógio molecular para a subseção *Epigaea*, é possível notar três tendências principais nos eventos de dispersão e vicariância das linhagens. Há um incremento nos eventos de dispersão por volta de 50 Ma, durante a primeira metade do Eoceno, seguido de dois períodos com eventos vicariantes e dispersivos concomitantes, entre 35–25 Ma, durante todo o Oligoceno; e a partir de 10 Ma, fim do Eoceno.

5.4. DISTRIBUIÇÃO DE HAPLÓTIPOS

5.4.1. Análise de variância molecular (AMOVA)

Dentre todas as hipóteses de estruturação populacional testadas a que obteve o maior grau de estruturação, assim como menores valores de p , foi: Amazônia / Martinica / Guadalupe / Mata Atlântica + Brejo de Altitude / Caatinga / Mata Atlântica Minas Gerais (Tabela 5).

Tabela 5. Análise de Variância Molecular (AMOVA), a partir de haplótipos de *Geastrum neoamericanum*.

| Fonte de Variação | g.l. | Percentual de variação | Índice de Fixação | p-Value |
|--|------|------------------------|--------------------|---------|
| Entre populações | 5 | 74.37 | $F_{CT} = 0.74371$ | <0.05 |
| Entre localidades dentro de populações | 3 | -1.51 | $F_{ST} = 0.72864$ | <0.001 |
| Dentro de localidades | 21 | 27.14 | | |
| Total | 29 | | | |

5.4.2. Rede e Mapa de haplótipos

A rede de haplótipos (Figura 22) foi gerada para a espécie *Geastrum neoamericanum* por ter sido melhor e mais amplamente amostrada nesse estudo. As amostras dessa espécie estão distribuídas de acordo com a Figura 21. A análise através do algoritmo Median Joining tomou como base a hipótese de estruturação sugerida pelas análises de variância molecular (AMOVA), Amazônia (AMZ) / Martinica (MART) / Guadelupe (GUAD) / Mata Atlântica + Brejo de Altitude (MATLBRJ) / Caatinga (CAAT) / Mata Atlântica Minas Gerais (MATLMG).

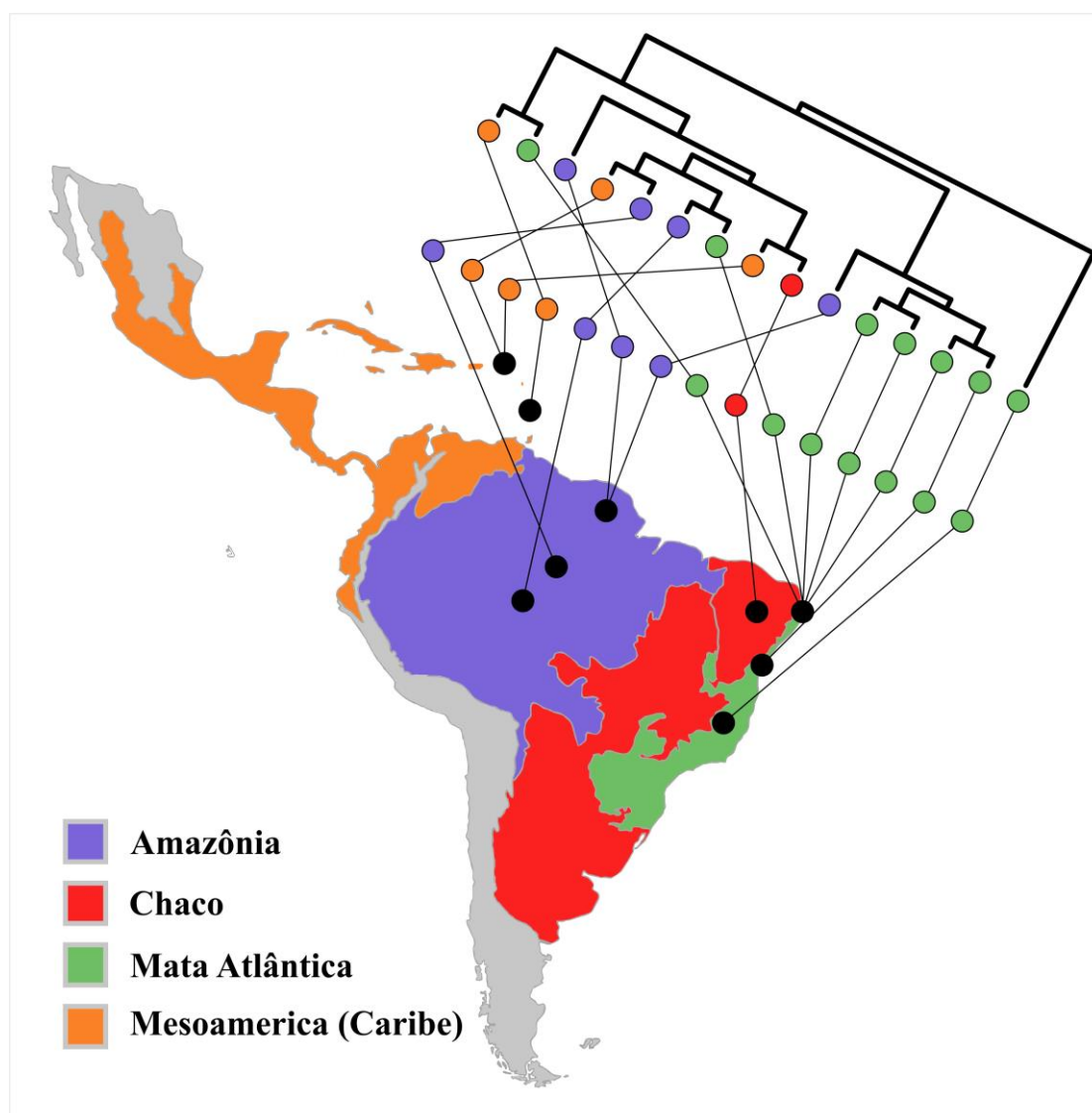


Figura 21. Geofilogenia de *Geastrum neoamericanum* construída através do software GenGIS 2.5 (Parks et al. 2013), a partir de ITS nrDNA, denotando as localidades das coleções em relação às sub-regiões Neotropicais propostas por Morrone (2001).

A reconstrução apontou um haplótipo central mais antigo e amplamente disperso entre as regiões de Amazônia, Mata Atlântica, Caatinga e Caribe (Haplótipo 2) dando origem a haplótipos mais recentes e mais restritos a suas localidades (Haplótipos 4, 5 e 6).

Outrossim, foram detectadas duas distâncias inesperadas entre haplótipos: a separação por cinco passos mutacionais do haplótipo 4, exclusivo da Ilha de Guadelupe, do haplótipo amostrado na ilha de Martinica; e a separação, também por cinco passos mutacionais, entre o haplótipo 5, exclusivo da Mata Atlântica, e outros haplótipos do mesmo domínio morfoclimático, porém com distanciamento geográfico longitudinal ao Sul.

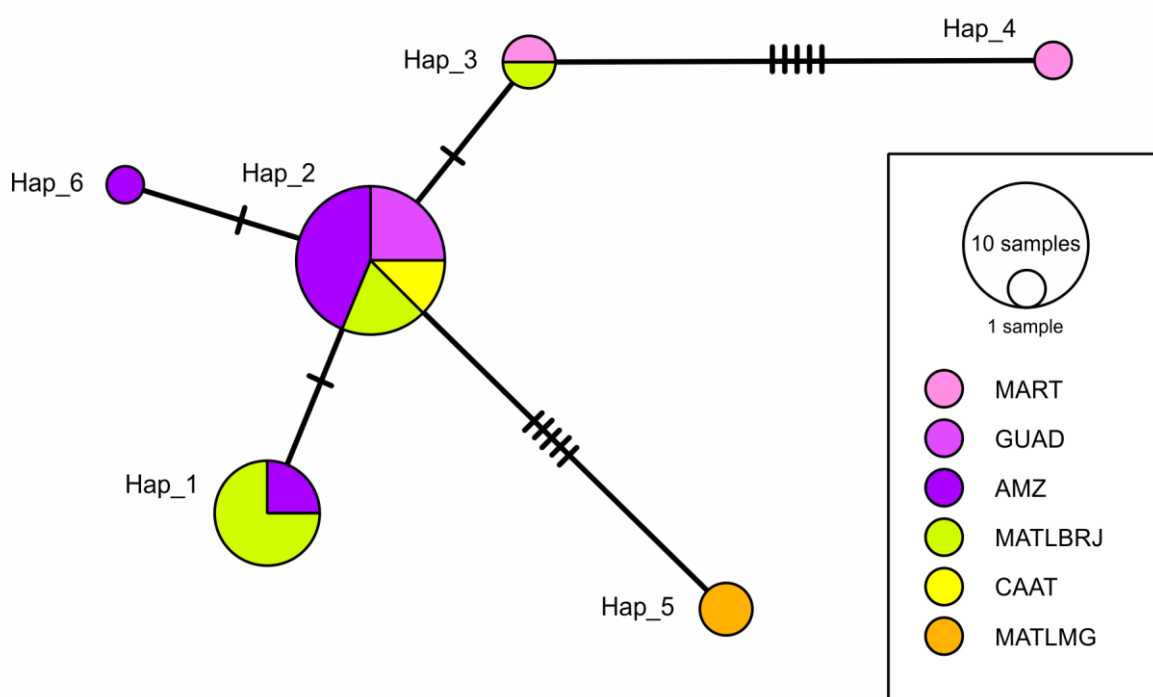


Figura 22. Rede de haplótipos de *Geastrum neoamericanum* inferida através do algoritmo Median Joining pelo software PopART. As siglas referem-se às áreas discretas da hipótese de agrupamento testada: Ilha de Martinica (MART), Ilha de Guadelupe (GUAD), Amazônia (AMZ), Mata Atlântica e Brejos de altitude (MATLBRJ), Caatinga *stricto sensu* (CAAT), e Mata Atlântica de Minas Gerais (MATLMG).

De acordo com a distribuição dos haplótipos plotada em mapa por áreas discretas (Figura 23), o agrupamento geográfico da Caatinga *stricto sensu* apresentou maior similaridade com o agrupamento da Amazônia ao compartilhar a ocorrência do haplótipo 2.

Apenas o agrupamento geográfico Amazônia (haplótipo 6), o agrupamento da Martinica (haplótipo 4) e o agrupamento da Mata Atlântica de Minas Gerais (haplótipo 5) possuem haplótipos exclusivos. O haplótipo 3 possui ocorrência Na ilha de Martinica (Caribe) e na Mata Atlântica. O haplótipo 1 possui ocorrência ampla, na Mata Atlântica, Brejo de altitude da Caatinga e na Amazônia.

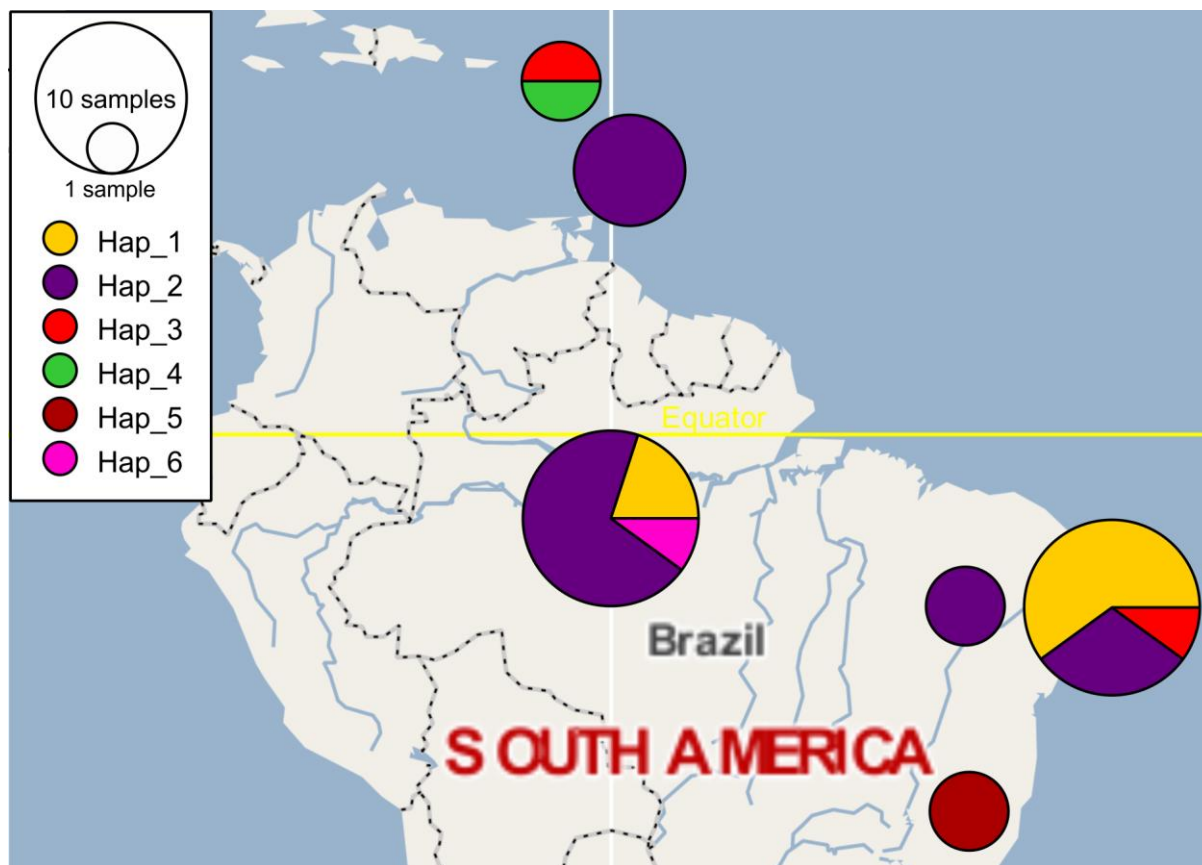


Figura 23. Distribuição representativa dos haplótipos nas áreas discretas. Ilha de Martinica (MART), Ilha de Guadelupe (GUAD), Amazônia (AMZ), Mata Atlântica e Brejos de altitude (MATLBRJ), Caatinga *stricto sensu* (CAAT), e Mata Atlântica de Minas Gerais (MATLMG).

6. DISCUSSÃO

6.1. DELIMITAÇÃO DE ESPÉCIES E FILOGENIA NA SUBSEÇÃO *EPIGAEA*

Este trabalho demonstrou que a diversidade do gênero *Geastrum* nos neotrópicos se mostrou subestimada, principalmente no que tange a existência de espécies subiculosas neotropicais crípticas e/ou semi-crípticas (Figuras 13, 16 e 17).

As análises resgataram doze espécies, a maioria proveniente dos Neotrópicos, e das quais, seis se mostraram desconhecidas para a ciência. Portanto, a hipótese de que espécies neotropicais de *Geastrum* vinham sendo negligenciadas, subestimando a diversidade no grupo, fora corroborada.

As novas espécies *Geastrum baculicrystallum*, *G. courtecuissei*, *G. neoamericanum* e *G. rubropusillum* são todas crípticas ou semi-crípticas de *G. schweinitzii*. As novas espécies *G. brunneocapillatum* e *G. rubellum* são semi crípticas de *G. hirsutum*. Esses complexos de espécies denotam como e porque essa diversidade se manteve subestimada até então.

A sequência *barcode* (ITS nrDNA) do isótipo de *G. schweinitzii* (K (M) 180187) agrupou com apenas uma sequência (INPA 143435). Essas duas coleções são provenientes da mesma região biogeomorfológica da Amazônia, o Escudo das Guianas, revelando um possível cenário para uma dinâmica de especiação alopátrica ou parapátrica, em que *G. schweinitzii* pode ser uma espécie endêmica, uma vez que o Planalto das Guianas (*Pakaraima mountains*) já se revelou uma barreira ecológica para diversos organismos (Fouquet et al. 2012, Uehling et al. 2012, Wurdack 2017).

Levando em conta a potencial diversidade críptica encontrada, e os indícios da existência de espécies endêmicas, as dez sinonímias de *Geastrum schweinitzii* propostas por Ponce de León (1968) precisam ser reavaliadas. Além disso, algumas sinonímias são provenientes de regiões biogeográficas muito distintas (Dinerstein et al. 2017): i.e. *G. papyraceus* Berk. & M.A.

Curt. das Ilhas Bonin (Reino Indomalaio); *G. lignicola* Berk. da Australia (Reino Australasio); *G. rhizophorum* Dissing & M. Lange do Congo (Reino Afrotrópico); e *G. subiculosum* da Australia (Reino Australasio).

Quinze amostras com morfologia tradicionalmente associada a *G. schweinitzii*, com ampla distribuição geográfica, aparecem na Figura 13 como *Geastrum neoamericanum*, ilustrando um caso de espécie semicríptica não irmã (Hodkinson & Lendemer 2011, Vondrak et al. 2009, Korshunova et al. 2017), com convergência evolutiva (homoplasia) morfológica. Outro caso de espécie semicríptica em relação a *G. schweinitzii* é *G. baculicrystallum*. Essas espécies podem ser distinguidas apenas por pequenas variações no tamanho e ornamentação dos basidiósporos e pelos cristais bacilares presentes nas rizomorfias.

Três sequências do GenBank anteriormente identificadas como *G. schweinitzii* em Zamora et al. (2014), KF988437, KF988438, and KF988439, são na verdade três espécies distintas: *G. courtecuissei*, *G. rubropusillum*, and *G. pusillipilosum*, respectivamente. Nesses casos, características morfológicas conspícuas distinguem essas espécies.

A presença de pelos no exoperídio é uma característica recorrente em espécies subiculosas. No entanto, a presença ou ausência desses pelos como fator decisivo para delimitação taxonômica pode resultar em identificações errôneas. Cinco espécies reconhecidas apresentam exoperídio hirsuto.

Tais espécies crípticas podem ser distinguidas através de dados moleculares, mas características morfológicas discriminatórias, quando presentes, são inconspícuas e tradicionalmente consideradas desprovidas de valor taxonômico. *Geastrum brunneocapillatum*, *G. rubellum* e *G. hirsutum* são espécies semicrípticas, com morfologia muito próxima entre si, e que até então vinham sendo negligenciadas, subestimando a diversidade do grupo. No entanto, essas espécies não são sequer espécies irmãs (Bickford et al. 2006; Vondrak et al. 2009, Hodkinson & Lendemer 2011; Korshunova et al. 2017; Martín et al. 2018), reforçando a ideia

de que o exoperídio hirsuto por si só não é caracter taxonômico decisivo para delimitação de espécies em *Geastrum*, mas na verdade uma convergência evolutiva polifilética.

Recentemente, foi proposta uma sinonímia de *Geastrum trichiferum* para *G. hirsutum* (Trierveiler-Pereira & Silveira 2012). *Geastrum trichiferum* foi foco de divergências taxonômicas e nomenclaturais nos últimos anos (Trierveiler-Pereira & Silveira, 2012, Silva et al., 2015, Zamora & Parra 2016). A fim de compreender melhor o status taxonômico e nomenclatural dessa espécie, foram analisadas as coleções PACA 15970 (holótipo, de acordo com o herbário), BPI 706086 (coleção original de Rick, de acordo com Zamora & Parra 2016) e BPI 706086 (lectotipo designado por Trierveiler-Pereira & Silveira 2012) (Figura 24).

As coleções do BPI e do PACA são distintas das espécies aqui delimitadas. Essas duas exsicatas são notavelmente distintas entre si, e provavelmente deveriam ser tratadas como espécies diferentes: PACA 15970 possui peristômio não delimitado e basidiósporos pequenos (2.7–4 µm diam); enquanto BPI 706086 possui peristômio delimitado e basidiósporos maiores (4.4–6.5 µm diam). Portanto, além das questões nomenclaturais envolvendo o protologo de *G. trichiferum*, essa espécie tem coleção tipo ambígua, uma vez que nenhum voucher foi indicado na descrição original.

Quando comparada a *G. hirsutum*, a coleção BPI 706086 de *G. trichiferum* apresenta basidiosporos maiores (4.4–6.5 µm diam) e pelos mais claros no exoperídio (marrom claro). As análises morfológicas da coleção PACA 15970 demonstra que essa unicata é distinta de *G. hirsutum* por apresentar peristômio não delimitado e pelos mais curtos no exoperídio.

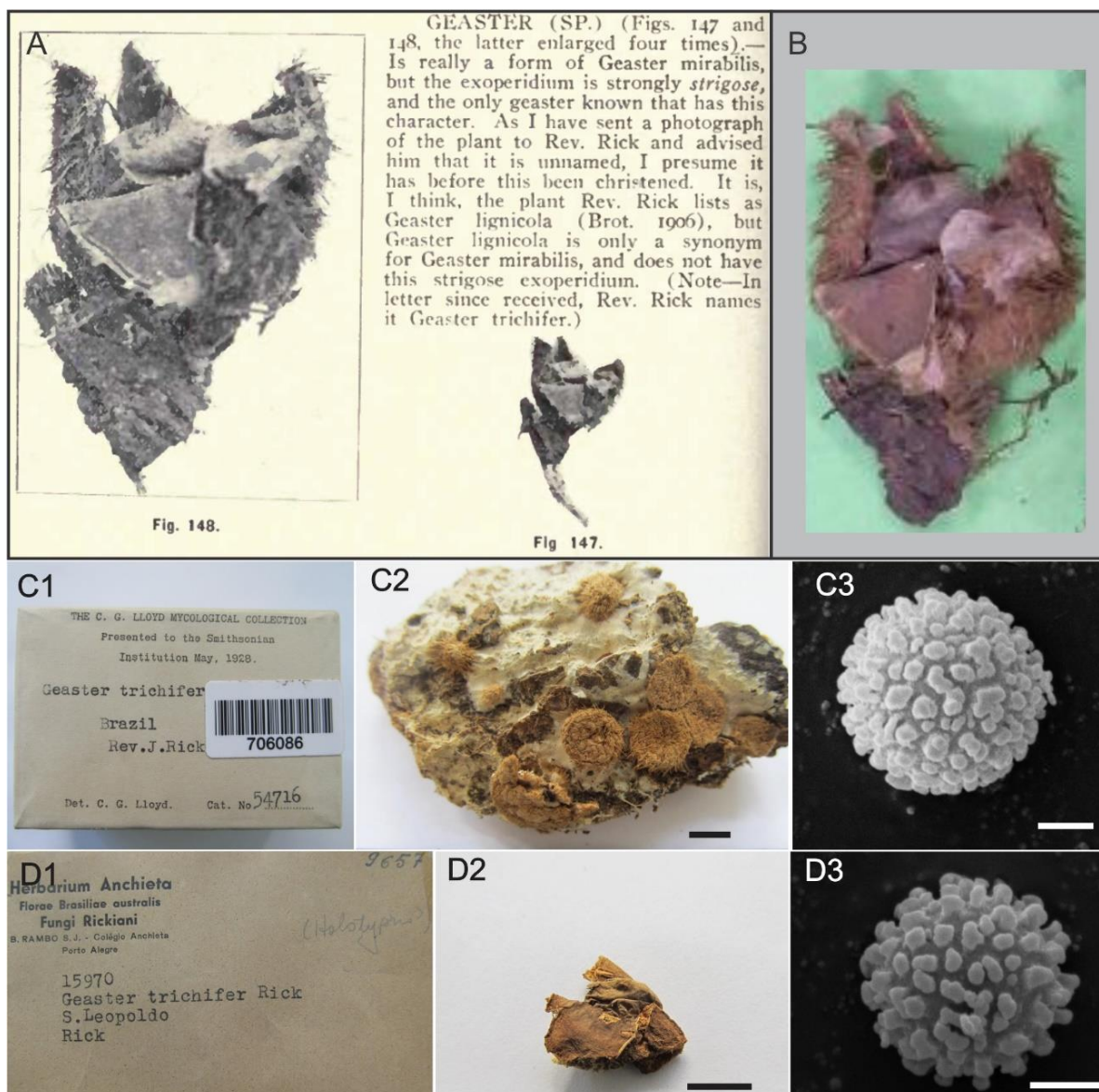


Figura 24. Collections of *Geastrum trichiferum*. (A) protologo em Lloyd (1907). (B) BPI 706088, material que corresponde à ilustração de Lloyd (1907), de acordo com Zamora & Parra (2016). Retirado de: http://nedoko.sakura.ne.jp/sblo_files/nedoko/image/RIMG2757.JPG). (C). BPI 706086. (D) PACA 15970. (C1, D1) Dados de herbário. (C2, D2) Basidiomas da coleção. (C2, D3) Basidiosporos em MEV. Escalas: C2, D2 = 5 mm, C3, D3 = 1 μ m.

As coleções tipo de *G. trichiferum* também foram comparadas com *G. pusillipilosum*, uma espécie morfológicamente similar, que também apresenta exoperídio hirsuto. Essas espécies podem ser distinguidas principalmente pelas dimensões e ornamentações de seus basidiosporos. A coleção PACA 15970 se diferencia de *G. pusillipilosum* pelo peristômio não

delimitado e basidiosporos menores (2.7–4 μm diam) com ornamentação composta por verrugas curtas (0.1–0.6 μm) com extremidades arredondadas, inconspícuas sob MO; enquanto os espécimes do BPI 706086 apresentam pelos mais longos no exoperídio (0.8–1.3 mm alt.), e basidiósporos com verrugas pequenas (0.2–0.6 μm) com extremidades arredondadas, inconspícuas sob MO. Extrações de DNA não foram autorizadas pelos herbários, e por essa razão, conclusões mais precisas não são possíveis.

Cautela é necessária ao sinonimizar espécies, subestimando a diversidade. A integração de abordagens morfológica, molecular, e bioinformática para estudos de taxonomia e sistemática demonstrou-se essencial para delimitação de espécies em *Geastrum*, especialmente quando essas estão envolvidas em complexos de espécies.

6.2. TEMPOS DE DIVERGÊNCIA E CLADOGÊNESES NA SUBSEÇÃO *EPIGAEA*

A datação dos tempos de divergência da subseção *Epigaea* demonstrou que a irradiação das espécies foi marcada por três períodos principais de cladogênese (Figura 25). O primeiro, anterior a ca. 45 Ma, até a porção inicial do Eoceno; o segundo entre 37 e 26 Ma., durante todo o Oligoceno; e o terceiro a partir do fim do Mioceno (< 10 Ma).

As divergências iniciais entre as primeiras linhagens na subseção *Epigaea* coincidem com o período logo após à última grande extinção, há cerca de 65 Ma, entre os períodos Cretáceo e Terciário, a mesma que teria extinguido os dinossauros. Uma possível explicação para tal é que essa grande extinção tenha gerado um volume enorme de matéria orgânica vegetal morta, que possa ter favorecido o florescimento do modo de vida sapróbio, majoritário entre os membros da ordem Geastrales.

O período entre 55 e 45 Ma., durante a primeira metade do Eoceno, foi propenso a eventos de dispersão. Esse período foi marcado por temperaturas altas e constantes (Zachos et al. 2001). Embora *G. mirabile* não estivesse presente na análise de reconstrução biogeográfica,

sua dispersão por longas distâncias (DLD) para a região biogeográfica da Oceania (Ilhas Bonin) encaixa perfeitamente na predição de tendência de eventos de dispersão denotada no diagrama da Figura 23.

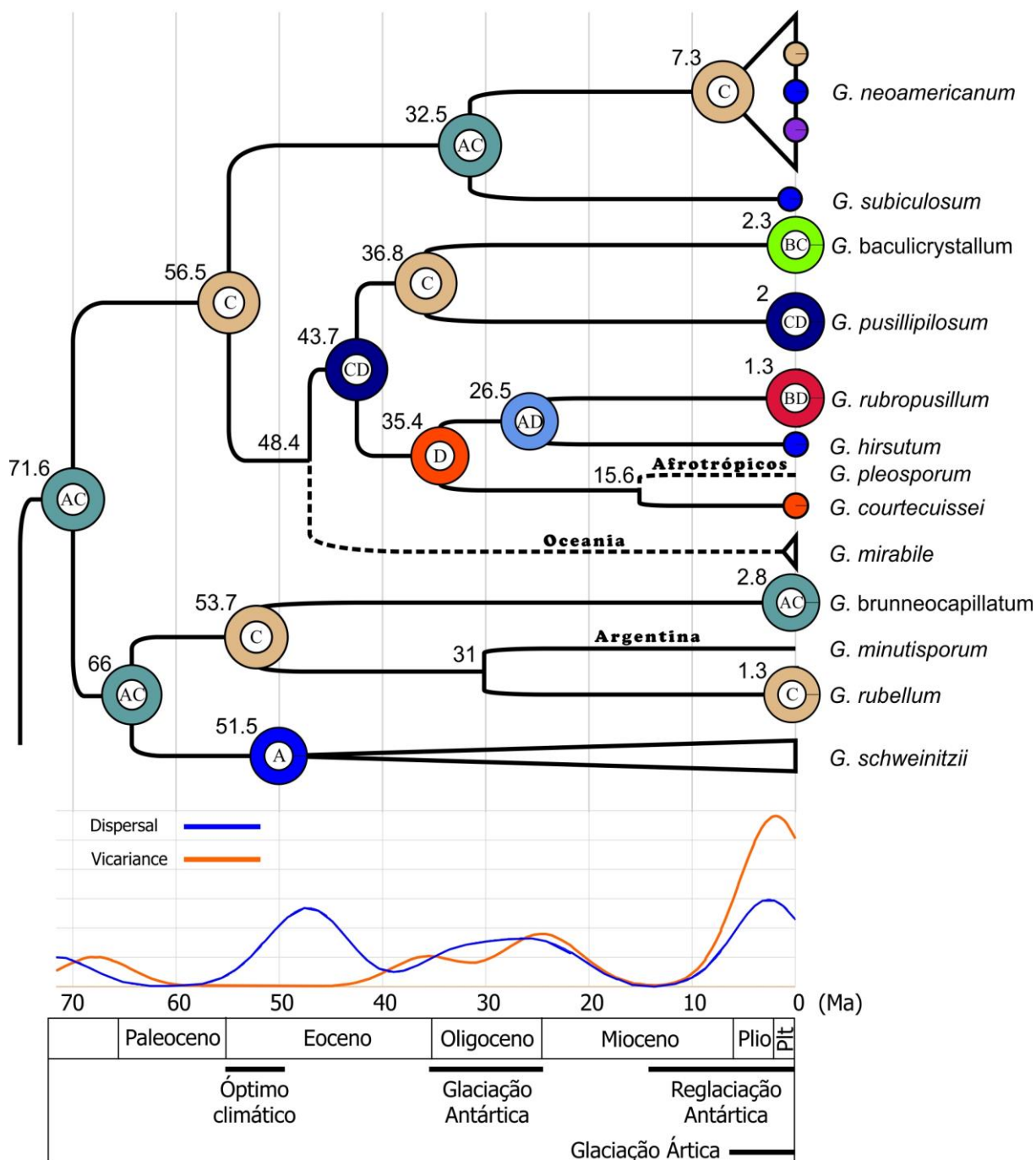


Figura 25. Períodos de cladogênese na subseção Epigaea. de acordo com tempos de divergência calculados através de análise Bayesiana de matrizes de dados concatenadas (ITS–LSU) no software BEAST. Os nós representam a reconstrução de distribuição geográfica ancestral realizada através do algoritmo S-DIVA (Spatial – Dispersal-Vicariance Analysis) no software RASP (Reconstruct Ancestral States in Phylogenies) v3.2. A = Amazônia, B = Caatinga, C = Mata Atlântica, D = Mesoamérica/Caribe.

Há, ainda, um segundo evento de dispersão por longas distâncias, dando origem à colonização de *G. pleosporum* nos Afrotrópicos (Camarões), há ca. 15,6 Ma. Esse período coincide com a reglaciação Antártica, período em que novamente, e definitivamente, foi formada a calota polar Sul (Zachos et al. 2001). Rotas de dispersão através da Antártica conectando continentes isolados já foram sugeridas para outros táxons durante o Cretáceo (Noonan & Chippindale 2006), no entanto, a dispersão anemocórica é mais plausível no caso de *Geastrum*.

Por outro lado, semelhante às condições ambientais vigentes na DLD do ancestral de *G. mirabile* para Oceania, o ótimo climático do Mioceno médio antecedeu a DLD do ancestral de *G. pleosporum* para os Afrotrópicos (Zachos et al. 2001). É possível, portanto, que a dispersão por longas distâncias seja favorecida em épocas com temperaturas mais altas, provavelmente por função de uma maior disponibilidade de habitats apropriados ao nicho adaptativo de *Geastrum* (florestas úmidas), como apontado em Thomé et al. (2016) para os Neotrópicos.

O segundo período de cladogêneses denota aumentos nos eventos de dispersão e vicariância, concomitantemente, há 35–25 Ma. Esse período é marcado pela primeira grande glaciação antártica (Oi-1; Zachos et al. 2001). As modificações ambientais resultantes marcam o início da separação entre as florestas Atlântica e Amazônica devido a reduções de temperatura e umidade pelo acúmulo de água nas geleiras antárticas e redução do nível do mar (Zachos et al. 200; Hoorn et al. 2010). Nessa cladogênese se concentra a divergência entre os ancestrais de *Geastrum rubellum* e *G. minutisporum*, entre *G. neoamericanum* e *G. subiculosum*, entre *G. baculicrystallum* e *G. pusillipilosum*, além dos processos que deram origem aos ancestrais de *G. rubropusillum*, *G. hirsutum*, *G. pleosporum*, e *G. courtecuissei*.

É possível identificar o início de processos vicariantes nesse segundo período (Figura 25). Sendo que a rota de fluxo entre a Mata Atlântica e a Mesoamérica pelo litoral fora

prejudicada antes da rota de fluxo interior entre a Mata Atlântica e a Amazônia, que continuou conectando por mais tempo as linhagens distribuídas nesses domínios (Figura 26).

Por outro lado, a concomitância de processos dispersivos e vicariantes no mesmo período pode ser interpretada como rupturas biogeográficas pelo estabelecimento de barreiras ecológicas, i.e. fragmentação das florestas, ao invés de efetivos eventos de dispersão simplesmente: por exemplo, *G. minutisporum* teria divergido de uma linhagem da Mata Atlântica durante um desses períodos, colonizando a Argentina, onde hoje equivale à região do Chaco (Figura 25). Embora hoje essas áreas não sejam contíguas, refúgios florestais de Mata Atlântica já foram reconhecidos nessa região (Carnaval & Mortiz 2008; Carnaval et al. 2014), corroborando, portanto, essa hipótese como um fator para a diversificação de *G. minutisporum*.

É notável, ainda, um terceiro período de cladogênese, quando a partir de ca. 10 Ma, entre o Mioceno e o Plioceno, a maioria das espécies amostradas têm sua idade de diversificação, marcando o fim do processo de especiação com o sorteamento completo das linhagens. Esse processo coincide temporalmente com o período em que as modificações na paisagem da América do Sul já se estabilizavam e os domínios morfoclimáticos já se delineavam com forma semelhante à atual, num período conhecido como “the Age of the Southern Plains” (ASP; Pascual & Bondesio 1982, Pascual et al. 1996, Ortiz-Jaureguizar 1998; Ortiz-Jaureguizar & Cladera 2006), quando então passaram a sofrer episódios recorrentes de expansões e retrações influenciadas por severos ciclos glaciais, especialmente durante o Pleistoceno e o Holoceno.

O período entre o pleistoceno e o holoceno é marcado por intensos ciclos glaciais, que podem dinamizar contrações e retrações de florestas, promovendo o contato entre espécies previamente isoladas. Esse perfil de processo de diversificação é comum para outras espécies que evoluíram nos domínios morfoclimáticos da América do Sul (Costa 2003, Haffer 1969, Vanzolini & Williams 1970, Brown & Ab’Saber 1979; Batalha-Filho et al. 2013, Batalha-Filho

& Miyaki 2014) e, frequentemente utiliza-se da teoria de refúgios florestais para explicar tais padrões de isolamento e recolonizações de ambientes. Como pode ser observado nas Figuras 20 e 25, os eventos de dispersão/recolonização se concentram nos nós terminais, que representam fenômenos ocorridos na janela temporal do plioceno-pleistoceno.

Embora seja frequentemente utilizada como contraponto à teoria dos refúgios florestais, a teoria dos gradientes ecológicos (Smith et al. 1997, 2001), que trata de parapatria, ao invés de alopatria e isolamento, infere que na condição de um ambiente polimórfico/heterogêneo espécies que estejam em aparente simpatria podem ser submetidas a pressões diferenciadas, criando uma condição funcional de alopatria. Essas ideias na verdade não são mutuamente exclusivas, pois refúgios florestais surgem inevitavelmente por função de alteração de pressão seletiva de forma diferenciada ao longo de uma mesma região, de forma a criar gradientes ecológicos capazes de isolar fragmentos de biodiversidade, que podem voltar a conectar-se pela modificação desses mesmo gradientes, dinamizando a disponibilidade e distribuição de habitats (Thomé et al. 2016).

6.3. BIOGEOGRAFIA HISTÓRICA

6.3.1. Evolução da distribuição geográfica da subseção *Epigaea*

A análise de reconstrução de biogeografia ancestral indicou uma ancestralidade amplamente distribuída na região neotropical, com subsequentes eventos vicariantes e recentes eventos de dispersão/recolonização. Muitos desses eventos estão contemplados a partir de quando se inicia o período de grandes mudanças climáticas e ambientais que moldaram as florestas neotropicais, a partir do fim do Eoceno.

O episódio de dispersão/recolonização para o domínio Caatinga a partir da Mata Atlântica na evolução da distribuição geográfica de *G. baculicrystallum* (Figuras 20 e 25) ocorreu ao final do último período de cladogêneses, durante a consolidação da atual

conformação entre os domínios morfoclimáticos no plioceno-pleistoceno, com a intensificação dos ciclos glaciais. Esse cenário é corroborado pela teoria de refúgios florestais pleistocênicos (i.e. ilhas de florestas densas úmidas isoladas por vegetação aberta) de uma floresta atlântica ancestral, uma vez que a localidade específica da amostra da Caatinga é um Brejo de Altitude (Areia, PB –Brasil), enclave de mata úmida em meio ao semi-árido.

De forma semelhante, *G. rubropusillum*, em meio a um clado com ancestralidade em florestas úmidas (Mesoamérica/Caribenha e Amazônia), coloniza a Caatinga em um Brejo de altitude (Areia, PB). Nesse caso ambas localidades (Brejo de altitude e Ilhas caribenhas) podem estar se comportando como refúgio florestal para algum tipo ambiental proveniente da Amazônia ancestral, e podem constituir stepping-stones para a dispersão de *Geastrum* no Norte dos Neotrópicos no sentido Amazônia–Mata Atlântica.

Três centros de dispersão são propostos para a subseção Epigaea (Figura 26), operando de forma interconectada entre si devido à dinâmica histórica de contatos entre as florestas neotropicais. Esses centros de dispersão disjuntos, portanto, potencialmente refletem um passado convergente. São reconhecidos, ainda, dois refúgios florestais pleistocênicos na região do Chaco, sendo um em Brejos de Altitude na Caatinga, e outro no Chaco Argentino, resguardando linhagens divergidas desde o Oligoceno.

São propostas, portanto, seis rotas neotropicais de dispersão para a subseção Epigaea (Figura 26), das quais, a maioria provavelmente se trata de vestígios de conexões pretéritas entre os sistemas florestais neotropicais que hoje conhecemos. A rota de dispersão reconhecida ao longo do litoral norte dos Neotrópicos (via Caribe), e a rota interior conectando os domínios Mata Atlântica e Amazônia, juntamente com a existência de refúgio florestal na Caatinga recebendo contribuições Atlântica e Amazônica, são consoantes com estudos prévios realizados com outros táxons Neotropicais (Costa 2003; Batalha-Filho et al 2012; Sobral-Souza et al. 2015; Hoorn et al. 2010).



Figura 26. Esquema dispersivo para espécies de *Geastrum* na subseção *Epigaea*. São identificados três centros de dispersão interconectados (1, 2 e 3), dois refúgios biogeográficos (®; Caatinga e Chaco Argentino), e duas rotas de dispersão por longas distâncias (LDL) conectando os Neotrópicos com outras regiões biogeográficas globais. As divisões entre as sub-regiões biogeográficas (Mesoamerica, Amazônia, Chaco e Mata Atlântica) estão em acordo com Morrone (2001).

Além disso, duas rotas de dispersão por longas distâncias (DLD) são propostas para explicar a distribuição da subseção *Epigaea* nos reinos biogeográficos Paleotropical e Oceania. Duas espécies possuem distribuição incomum para um clado eminentemente neotropical.

Geastrum pleosporum, do Marrocos, África (Afrotropic), e *G. mirabile*, das Ilhas Bonin, Ásia (Oceania), divergiram de seus ancestrais neotropicais há 10–15.6–22 Ma e 41–48.4–56.2 Ma, respectivamente. É relevante notar que ambos eventos de DLD ocorrem acerca de períodos de ótimo climático (Figura 25), com temperaturas altas e constantes. Aparentemente, existe uma correlação entre esse tipo de padrão climático facilitando eventos de DLD.

Outrossim, a rota de dispersão entre os Neotropic e os Paleotropic (Figura 26), embora em sentido contrário, condiz com os resultados obtidos por Matheny et al. (2009), que identificou recorrentes rotas dispersivas a partir dos Paleotropic para os Neotropic. É possível verificar, portanto, que essa rota de dispersão também esteve ativa no sentido oposto, ocasionando fluxos dos Neotropic para os Paleotropic, e vice versa. No entanto, a rota de dispersão aqui identificada, partindo dos Neotropic para Oceania não foi identificada em estudos anteriores, mas é verossímil e pode ter tido seu acesso facilitado pelo fato de que as análises no presente estudo foram focadas na região Neotropical, historicamente negligenciada em estudos moleculares em geral.

A aparente dispersão por longas distâncias em algumas espécies de *Geastrum* levou à falsa generalização de que esses fungos não possuiriam uma estruturação geográfica de seus clados. Apesar de que dispersões por longas distâncias ocorrerem, não se configuram regra na evolução da subseção Epigaea, tendo ocorrido apenas duas vezes em sua história evolutiva, com intervalo de mais de 30 Ma entre os eventos e, portanto, não parece ser evento frequente na evolução do grupo (Kasuya et al. 2012).

A baixa incidência de dispersões consolidadas a grandes distâncias em um gênero conhecido por possuir hábil dispersão anemocórica (Sunhede 1874, 1989) pode refletir a premissa de que o estabelecimento de espécies em determinada região não seja dirigido apenas pela capacidade de dispersão de basidiósporos por correntes de ar. Outras questões como adaptabilidade a novos ambientes, baixa viabilidade temporal dos esporos ou ineficiência na

competição com outros organismos podem ser pressões que dificultem a incidência de efetivas dispersões por longas distâncias em *Geastrum*, sendo, provavelmente, os fatores geográficos e ambientais, como clima, solo e vegetação, mais importantes na direção dos eventos de dispersão no grupo (Peay et al. 2010, Galante et al. 2011). Ainda, um baixo número de esporos que de fato consigam dispersar-se até determinada região podem não garantir o sucesso da colonização (Holmer & Stenlid 1993, 1997; Kasuya et al. 2012).

De fato, observa-se que a germinação dos esporos de *Geastrum* em meio de cultura BDA demora vários dias para ocorrer e, além disso, o crescimento micelial é bastante lento e frequentemente cria halos de inibição ao redor do micélio (Santana 2015, dados não publicados). Esse comportamento micelial pode indicar que *Geastrum* não seja um competidor agressivo, ao contrário de outros fungos que apresentam aumento na velocidade de crescimento micelial quando na presença de competidores (Treton et al. 2004). Uma estratégia que possa fazer um organismo evitar desenvolver-se em ambientes competitivos pode ter sido selecionada de forma a desencorajar o gasto energético em ambientes com muita competição, e o crescimento lento com produção de compostos antimicrobianos pode possibilitar que o micélio de *Geastrum* resista no ambiente até que pressões de competição sejam diminuídas, possibilitando seu florescimento.

6.3.2. Distribuição haplotípica na subseção *Epigaea*: um estudo de caso

O teste de agrupamento de haplótipos com base na estruturação proposta pela AMOVA para as amostras de *Geastrum neoamericanum* (Figura 22) apoia a hipótese de atuação dos domínios morfoclimáticos nos padrões de diversificação na subseção *Epigaea*, uma vez que o haplótipo 2, o mais antigo, possui ampla distribuição em todos os domínios morfoclimáticos e sub-regiões neotropicais (Ab'Saber 1977; Morrone 2001).

Outro fator consoante com uma influência é a distribuição do Haplótipo 1 nos três domínios morfoclimáticos (Mata Atlântica, Caatinga e Amazônia), sendo que na Caatinga esse haplótipo ocorre em Brejo de Altitude, consoante com a ideia de refúgios florestais.

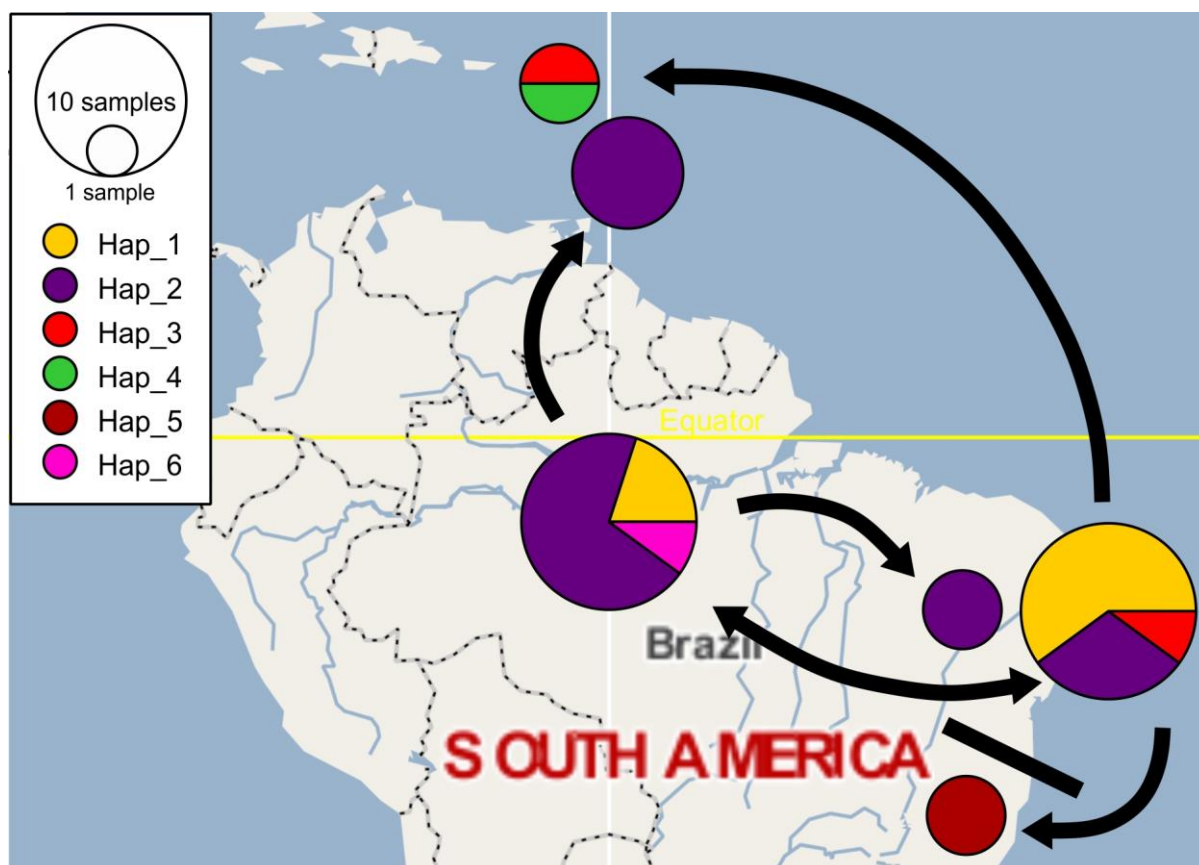


Figura 27. Cenário dispersivo para *Geastrum neoamericanum*. Rotas de dispersão conectam Mata Atlântica e Caribe através do litoral Neotropical Norte, e Mata Atlântica e Amazônia através do interior. A rota de dispersão entre Amazônia e Caatinga evidencia potencial refúgio florestal pleistocênico. A rota de dispersão entre os subdomínios bioclimáticos Norte e Sul da Mata Atlântica separados por suposta barreira ecológica corrobora a tese de Carnaval & Moritz (2008).

Adicionalmente, a linhagem testada na reconstrução da distribuição haplotípica (*G. neoamericanum*) iniciou sua irradiação há 23–32.5–42 Ma. e diversificou-se há 3–7.3–16.2 Ma. Esses períodos são perfeitamente condizentes com os períodos de cladogêneses no Oligoceno, e entre o Mioceno e o Pleistoceno, marcados inicialmente por vicariâncias devido às alterações ambientais ocasionadas durante a primeira glaciação Antártica (Oi-1; Zachos et al. 2001) e

consolidadas durante os períodos de reglaciação Antártica e glaciação Ártica (Figura 25). Os eventos dispersivos entre o Plioceno e o Pleistoceno, com a intensificação dos ciclos glaciais, resultou nos haplótipos mais recentes e com distribuição mais restrita (Haplótipos 4, 5 e 6), por meio de expansões e retrações de florestas úmidas neotropicais e de existência de núcleos de estabilidade na Caatinga, i.e. refúgios florestais, durante os máximos glaciais.

A distância de cinco passos mutacionais evidenciada entre o Haplótipo 5 e os demais haplótipos do mesmo domínio morfoclimático (Mata Atlântica; Ab'Saber 1977) e sub-região neotropical (Paranaense; Morrone 2001), pode indicar que tenha havido, no passado, possíveis barreiras estruturantes, semelhante à aqui proposta entre os domínios Amazônia e Mata Atlântica, que possa ter isolado esse haplótipo por tempo suficiente para que os passos mutacionais se acumulassem.

De fato, o domínio Mata Atlântica pode ser dividido ontologicamente em uma porção mais ao norte, mais estável, e outra porção mais ao sul, mais suscetível às contrações e expansões devido às alterações climáticas dos períodos de glaciação, após o estabelecimento da diagonal de formações abertas, durante o Pleistoceno. Carnaval et al. (2014) propuseram dois domínios bioclimáticos para a Floresta Atlântica, com a descontinuidade entre eles no Rio Doce, em Minas Gerais (logo ao norte da localidade de ocorrência do Haplótipo 5), e tendo o domínio bioclimático Sul um histórico de maior heterogeneidade climática em relação ao domínio bioclimático da Mata Atlântica Norte.

As rotas de dispersão aqui reconhecida para *Geastrum neoamericanum* (Figura 27) estão em acordo com o padrão geral diagnosticado para a subseção *Epigaea* (Figura 26). O Haplótipo 5, portanto, pode ter-se isolado em manchas florestais do domínio bioclimático do sul da Mata Atlântica durante episódios de retração de florestas em máximos glaciais pleistocênicos. Essa rota de dispersão pode estar relacionada à mesma rota utilizada pelo ancestral de *Geastrum minutisporum* para colonizar o Chaco Argentino (Figura 26).

A distância evidenciada entre o Haplótipo 4 (Ilha de Martinica) e os demais (Figura 22) potencialmente também denota um possível cenário de refúgio geográfico na Ilha de Martinica, Tal evento dispersivo deve ter ocorrido para o Haplótipo 3, que, isolado, teria dado origem ao Haplótipo 4.

7. CONCLUSÕES

Com base no presente estudo é possível concluir:

Conclusão 1: Havia de fato considerável diversidade de espécies de *Geastrum* negligenciadas sob espécies crípticas na subseção *Epigaea*.

Conclusão 2: Detalhes morfológicos da camada micelial (comprimento, organização e disposição do tomento, microscopia) e uma completa caracterização dos basidiósporos e suas ornamentações são características relevantes para a distinção entre espécies próximas de *Geastrum* na subseção *Epigaea*.

Conclusão 3: A evolução da diversidade de espécies Neotropicais de *Geastrum* na subseção *Epigaea* possui estrutura filogeográfica, e eventos de vicariância e dispersão são os principais diretores dos processos de diversificação.

Conclusão 4: A irradiação de *Geastrum* subseção *Epigaea* nos Neotrópicos foi de fato influenciada pela evolução biogeográfica do ambiente.

Conclusão 5: A emergência da Grande Disjunção Sulamericana (i.e. fragmentação de florestas úmidas Neotropicais) foi de fato um importante evento vicariante

influenciando, juntamente com suas posteriores reconexões, processos de diversificação em espécies Neotropicais de *Geastrum*.

Conclusão 6: A região Neotropical, representada pela floresta Neotropical contígua ancestral, é o centro de dispersão para a subseção *Epigaea*.

Conclusão 7: Não obstante sejam as espécies de *Geastrum* na subseção *Epigaea* dispersoras anemocóricas, dispersões por longas distâncias não constituem regra, e não ocorreram com frequência ao longo da histórica evolutiva do grupo.

Conclusão 8: A dispersão por longas distâncias em *Geastrum* subseção *Epigaea* ao longo dos Holotrópicos parece sofrer influência positiva de períodos com elevação e estabilidade das temperaturas.

Conclusão 9: Embora o domínio Mata Atlântica seja o centro de dispersão para *Geastrum neoamericanum*, as populações no subdomínio bioclimático Norte do domínio são mais próximas das populações do domínio Amazônia do que em relação às populações do subdomínio bioclimático Sul do domínio Mata Atlântica.

8. REFERÊNCIAS

- Ab'Saber A.N. 1977. Os domínios morfoclimáticos da América do Sul. Primeira aproximação. **Geomorfologia (São Paulo) 53**: 1–23.
- Accioly T. (2014). Fungos gasteroides (Basidiomycota) em áreas da Amazônia Central. 120 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas). Centro de Biociências. Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Rio Grande do Norte, Brasil.
- Alfredo D.S. 2013. Fungos gasteroides (Basidiomycota) na Caatinga: estudo de duas áreas de conservação no Ceará e Paraíba. 135f. Dissertação (Mestrado em Sistemática e Evolução). Centro de Biociências. Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Rio Grande do Norte, Brasil.
- Alfredo D.S., Accioly T., Baseia I.G. 2014. *Morganella arenicola*, a new and widespread species from Brazil. **Turkish Journal of Botany 38**: 595–599.
- Alfredo D.S., Braga-Neto R., Leite A.G., Cortez V.G., Baseia I.G. 2012a. *Scleroderma minutisporum*, a new earthball from the Amazon rainforest. **Mycosphere 3**: 294–299.
- Alfredo D.S., Leite A.G., Braga-Neto R., Baseia I.G. 2012b. Two new *Morganella* species from the Brazilian Amazon rainforest. **Mycosphere 3**: 66–71.
- Alfredo, D. S., Baseia, I. G., Accioly, T., Silva, B. D., Moura, M. P., Marinho, P., & Martín, M. P. 2017. Revision of species previously reported from Brazil under *Morganella*. **Mycological Progress 16**(10): 965-985.
- Altschul SF, Madden TL, Schäffer AA, Zhan J, Zhan GZ, Millar W, Lipman DJ. 1997. Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs. **Nucleic Acid Res 25**: 3389–3402. doi: 10.1093/nar/25.17.3389

- Amaro R.C., Rodrigues M.T., Yonenaga-Yassuda Y., Carnaval A.C. 2012. Demographic processes in the montane Atlantic rainforest: Molecular and cytogenetic evidence from the endemic frog *Proceratophrys boiei*. **Mol Phylogenet Evol** **62**: 880–888.
- Antonelli A., Sanmartín I. 2011. Why are there so many plant species in the Neotropics?. **Taxon** **60**(2): 403-414.
- Archie J.W. 1996. Measures of homoplasy. In: Sanderson MJ, Hufford L, eds. *Homoplasy: The recurrence of similarity in evolution*. San Diego: **Academic Press**. pp 153–188.
- Arnold A.E., Lutzoni F. 2007. Diversity and host range of foliar fungal endophytes: are tropical leaves biodiversity hotspots? **Ecology** **88**(3): 541-549.
- Auler A.S., Smart P.L. 2001. Late quaternary paleoclimate in semiarid Northeastern Brazil from U-series dating of travertine and water-table speleothems. **Quat Res** **55**: 159–167.
- Auler A.S., Wang X., Edwards R.L., Cheng H., Cristalli P.S., Smart P.L., Richards D.A. 2004. Quaternary ecological and geomorphic changes associated with rainfall events in presently semi-arid northeastern Brazil. **J Quat Sci** **19**: 693–701.
- Bailey R.G. 1998. *Ecoregions: The ecosystem geography of the oceans and continents*. **Springer-Verlag**, New York.
- Bandelt, H. J., Forster, P., & Röhl, A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. **Molecular biology and evolution** **16**(1), 37-48.
- Barbosa M.M.B., Cruz R.H.S.F., Calonge F.D. 2011. First report of *Morganella compacta* (Agaricales, Lycoperdaceae) from South America. **Mycotaxon** **116**: 381–386. doi: 10.5248/116.381
- Baseia I.G., Calonge F.D. 2006. *Geastrum hirsutum*: a new earthstar fungus with a hairy exoperidium. **Mycotaxon** **95**: 301–304.
- Baseia I.G., Cavalcanti M.A., Milanez A.I. 2003. Additions to our knowledge of the genus *Geastrum* (Phallales: Geastraceae) in Brazil. **Mycotaxon** **85**: 409-416, 2003.

- Baseia I.G., Milanez A.I. 2002. *Geastrum setiferum* (Gasteromycetes): a new species with a setose endoperidium. **Mycotaxon 84**: 135–139.
- Baseia I.G., Silva B.D.B., Ishikawa N.K., Soares J.V.C., Franca I.F., Ushijima S., Maekawa N., Martin M.P. 2016. Discovery or Extinction of New *Scleroderma* Species in Amazonia?. **Plos One 11**: p. e0167879-.
- Batalha-Filho H. 2012. Padrões e processos de diversificação em aves da Amazônia e Mata Atlântica. 166 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas). Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo. São Paulo, Brasil.
- Batalha-Filho H., Fjeldså J., Fabre P. H., Miyaki C. Y. 2013. Connections between the Atlantic and the Amazonian forest avifaunas represent distinct historical events. **Journal of Ornithology 154**(1): 41-50.
- Batalha-Filho H., Fjeldså J., Fabre P.H., Miyaki C.Y. 2013. Connections between the Atlantic and the Amazonian forest avifaunas represent distinct historical events. **Journal of Ornithology 154**(1): 41-50.
- Batalha-Filho H., Irestedt M., Fjeldså J., Ericson P. G., Silveira L. F., Miyaki, C. Y. 2013. Molecular systematics and evolution of the *Synallaxis ruficapilla* complex (Aves: Furnariidae) in the Atlantic Forest. **Molecular phylogenetics and evolution 67**(1): 86–94.
- Batalha-Filho H., Waldschmidt AM., Campos L.A.O., Tavares M.G., Fernandes-Salomão T.M. 2010. Phylogeography and historical demography of the Neotropical stingless bee *Melipona quadrifasciata* (Hymenoptera, Apidae): incongruence between morphology and mitochondrial DNA. **Apidologie 41**: 534–547.
- Batalha-Filho, H., & Miyaki, C. Y. 2014. Processos evolutivos na Amazônia e na Mata Atlântica. **Fronteiras: Journal of Social, Technological and Environmental Science, 3**(2): 34-44.

- Bates, Scott Thomas. *Arizona members of The Geastraceae and Lycoperdaceae (Basidiomycota, Fungi)*. 2004. 465f. Master of Science Thesis. Arizona State University. U.S.A.
- Behling H., Arz H.W., Pätzold J., Wefer G. 2000. Late Quaternary vegetational and climate dynamics in northeastern Brazil, inferences from marine core GeoB 3104-1. **Quat Sci Rev** **19**: 981–994.
- Berbee M.L., Taylor J.W. 2001. Fungal molecular evolution: gene trees and geologic time. P. 229–245. In: **Systematics and Evolution**. Springer-Verlag Berlin Heidelberg: 229–245.
- Berndt R. 2008. The rust mycobiota of southern Africa: species richness, composition and affinities. **Mycological Research** **112**: 463–471.
- Bickford D., Lohman D.J., Sodhi N.S. *et al.* 2006. Cryptic species as a window on diversity and conservation. **Trends in Ecology and Evolution** **22**: 148–155.
- Bigarella J.J., Andrade-Lima D., Riehs P.J. 1975. Considerações a respeito das mudanças paleoambientais na distribuição de algumas espécies vegetais e animais no Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** **47**: 411–464.
- Binder M., Bresinsky A. 2002). Derivation of a polymorphic lineage of Gasteromycetes from boletoid ancestors. **Mycologia** **94**(1): 85–98.
- Bottomley A.M. 1948. Gasteromycetes of South Africa. **Bothalia** **4**: 473–810.
- Bouckaert R., Heled J., Kühnert D., Vaughan T., 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**(4): e1003537. doi:10.1371/journal.pcbi.1003537
- Brewer M.T., Milgroom M.G. 2010. Phylogeography and population structure of the grape powdery mildew fungus, *Erysiphe necator*, from diverse *Vitis* species. **BMC Evolutionary Biology** **10**(1): 268.

Brieger F.G. 1969. Contribuição à fitogeografia do Brasil com referência especial às orquídeas.

Anais do XX Congresso Nacional de Botânica: 41–44.

Brown K.S., Ab'Saber A.N. 1979. Ice-age forest refuges and evolution in the neotropics: correlation of paleoclimatological, geomorphological and pedological data with modern biological endemism. **Paleoclimas** **5**: 1-30.

Bush M. B., Oliveira P.E.D. 2006. The rise and fall of the Refugial Hypothesis of Amazonian speciation: a paleoecological perspective. **Biota Neotropica** **6**(1): 0-0.

Cabanne G.S., d'Horta F.M., Sari E.H.R., Santos F.R., Miyaki C.Y. 2008. Nuclear and mitochondrial phylogeography of the Atlantic forest endemic *Xiphorhynchus fuscus* (Aves: Dendrocolaptidae): biogeography and systematic implications. **Mol Phylogenet Evol** **49**: 760–773.

Cabanne G.S., Santos F.R., Miyaki C.Y. 2007. Phylogeography of *Xiphorhynchus fuscus* (Passeriformes, Dendrocolaptidae): vicariance and recent demographic expansion in southern Atlantic forest. **Biol J Linn Soc** **91**: 73–84.

Cabral T.S., Marinho P., Goto B.T., Baseia I.G. 2012. *Abrachium*, a new genus in the Clathraceae, and *Itajahya* reassessed. **Mycotaxon** **119**: 419–429.

Cabral T.S., Silva B.D.B., Ishikawa N.K., Alfredo D.S., Braga-Neto R., Clement C.R., Baseia I.G. 2014a. A new species and new records of gasteroid fungi (Basidiomycota) from Central Amazonia, Brazil. **Phytotaxa** **183**(4): 239–253. DOI: 10.11646/phytotaxa.183.4.3

Cabral T.S., Silva B.D.B., Marinho P., Baseia I.G. 2014b. *Geastrum rusticum* (Geastraceae, Basidiomycota), a new earthstar fungus in the Brazilian Atlantic rainforest – a molecular analysis. **Nova Hedwigia** **98**(1 – 2): 265 – 272. DOI: 10.1127/0029-5035/2013/0158

- Cabral T.S., Sousa J.O., Silva B.D.B. Martín M.P., Clement C.R., Baseia I.G. 2017. A remarkable new species of *Geastrum* with an elongated branched stipe. **Mycoscience** **58**(5): 344–350. doi: 10.1016/j.myc.2017.03.004
- Caffot M.L.H., Amarilla L.D., Crespo E.M., Domínguez L.S. 2016. *Geastrum minutisporum* sp. nov. from *Polylepis australis* woodlands in central Argentina. **Mycoscience**. **57**(3): 157-163. doi: 10.1016/j.myc.2015.08.004
- Calonge F.D. 1998. Gasteromycetes: Lycoperdales, Nidulariales, Phallales, Sclerodermatales, Tulostomatales. **Flora Micológica Ibérica** **3**: 271 p.
- Calonge F.D., Moreno-Arroyo B., Gómez J. 2000. Aportación al conocimiento de los Gasteromycetes, Basidiomycotina de Bolivia (América del Sur). *Geastrum ovalisporum* sp. nov. **Bol. Soc. Micol. Madrid** **25**: 271-276.
- Carnaval A.C., Hickerson M.J., Haddad C.F.B., Rodrigues M.T., Moritz C. 2009. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. **Science** **323**: 785–789.
- Carnaval A.C., Moritz C. 2008. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. **Journal of Biogeography** **35**(7): 1187-1201.
- Carnaval A.C., Waltari E., Rodrigues M.T., Rosauer D., VanDerWal J., Damasceno R., Prates I., Strangas M., Spanos Z., Rivera D., Pie M.R., Firkowski C.R., Bornschein M.R., Ribeiro L.F., Moritz C. 2014. Prediction of phylogeographic endemism in an environmentally complex biome. **Proc R Soc Lond B** **281**:20141461
- Cestaro L.A., Soares J.J. 2008. The Arboreal Layer of a Lowland Semideciduous (Tabuleiro) Forest Fragment in Rio Grande do Norte, Brasil. In: THOMAS, W. et al (eds). **The Atlantic Coastal Forest of Northeastern Brazil**. New York: *Memoirs of the New York Botanical Garden* **100**: 417–438.

- Cheng H., Sinha A., Cruz F.W., Wang X., Edwards L., d’Horta F.M., Ribas C.C., Vuille M., Stott L.D. Auler A.S. 2013. Climate change patterns in Amazonia and biodiversity. **Nat Commun** **4**:1411
- Coimbra-Filho A.F., Câmara I.G. 1996. Os limites originais do bioma Mata Atlântica na Região do Nordeste do Brasil. **FBCN**.
- Coker W.C., Couch J.N. 1928. **Gasteromycetes of the Eastern United States and Canada**. USA: *University of North Carolina Press*.
- Colinvaux P.A., Oliveira P.E., Bush M.B. 2000. Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: the failure of the aridity and refuge hypotheses. **Quaternary Science Reviews** **19**(1-5): 141-169.
- Cortez V.G. 2009. *Estudos sobre fungos gasteróides (Basidiomycota) no Rio Grande do Sul, Brasil*. 286 f. Tese (Doutorado em Ciências – Botânica). Instituto de Biociências. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil.
- Costa L.P. 2003. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest: a study of molecular phylogeography with small mammals. **Journal of Biogeography** **30**: 71–86.
- Cracraft J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. **Ornithological Monographs** **36**: 49-84.
- Cracraft J., Prum R.O. 1988. Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some Neotropical birds. **Evolution** **42**(3): 603-620.
- Cracraft, J. 1988. Deep-history biogeography: retrieving the historical pattern of evolving continental biotas. **Systematic Biology** **37**(3): 221-236.
- Crous P. ... Baseia I.G. ... Martín M.P. ... Groenewald J.Z. 2018. Fungal Planet description sheets: 716-784. **Persoonia** **40**: 240-393. doi: [10.3767/persoonia.2018.40.10](https://doi.org/10.3767/persoonia.2018.40.10)
- Crous P. ... Martín M.P. ... Baseia I.G. ... Accioly T. ... Groenewald J.Z. 2017. Fungal Planet 625-715. **Persoonia** **40**: 270-467. doi: [10.3767/persoonia.2017.39.11](https://doi.org/10.3767/persoonia.2017.39.11)

- Crous P.W. ... Martín M.P., Alfredo D.S. ... Baseia I.G. ... Sousa J.O. ... Accioly T. ...
Groenewald J.Z. 2016. Fungal Planet description sheets: 469–557. **Persoonia** **37**, 218.
doi: 10.3767/003158516X694499
- Cruz F.W., Vuille M., Burns S.J., Wang X., Cheng H., Werner M., Edwards R.L., Karmann I.,
Auler A.S., Nguyen H. 2009. Orbitally driven east-west antiphasing of South American
precipitation. **Nat Geosci** **2**:210–214
- Cruz R.H.S.F., Barbosa M.M.B., Baseia I.G. 2012a. *Cyathus badius* and *C. earlei* reported from
Brazilian Atlantic rainforest. **Mycotaxon** **121**: 365–369.
- Cruz R.H.S.F., Lima R.A.A., Braga-Neto R., Baseia I.G. 2012b. *Cyathus morelensis*, a bird's
nest fungus in the Brazilian Amazon rain forest. **Mycosphere** **3**: 880–882.
- Cunningham G.H. 1944. **The Gasteromycetes of Australia and New Zealand**. Australia:
John McInhoe.
- D'Horta F.M., Cabanne G.S., Meyer D., Miyaki C.Y. 2011. The genetic effects of Late
Quaternary climatic changes over a tropical latitudinal gradient: diversification of an
Atlantic Forest passerine. **Molecular Ecology** **20**(9): 1923-1935.
- Darriba D, Taboada GL, Posada D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and
parallel computing. **Nature methods** **9**(8): 772. doi: 10.1038/nmeth.2109
- Dennis R.W.G. 1953. Some West Indian Gasteromycetes. **Kew Bulletin** **8**(3): 307-328.
- Dinerstein E., Olson D., Joshi A., Vynne C., Burgess N.D., Wikramanayake E., ... Saleem M.
2017. An Ecoregion-Based Approach to Protecting Half the Terrestrial Realm.
BioScience **67**(1): 534–545. doi: 10.1093/biosci/bix014
- Donoghue M.J., Smith S.A. 2004. Patterns in the assembly of temperate forests around the
Northern Hemisphere. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**
B **359**(1450): 1633-1644.

- Drechsler-Santos E.R., Wartchow F., Baseia I.G., Gibertoni T.B., Cavalcanti M.A.Q. 2008. Revision of the Herbarium URM I. Agaricomycetes from the semi-arid region of Brazil. **Mycotaxon** **104**: 9-18.
- Excoffier L., Lischer H.E.L. 2010. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. **Molecular Ecology Resources** **10**: 564-567.
- Farris J.S. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. **Cladistics** **5**:417–419. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1989.tb00573.x>
- Fazolino E. 2009. O gênero *Geastrum* Pers. (Phallomycetidae, Basidiomycota) em algumas áreas de Mata Atlântica e Caatinga do Rio Grande do Norte. 75f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas). Centro de Biociências. Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Rio Grande do Norte, Brasil.
- Fazolino E.P., Calonge, F.D., Baseia I.G. 2008. *Geastrum entomophilum*, a new earthstar with an unusual spore dispersal strategy. **Micotaxon** **104**: 449–453.
- Fazolino E.P., Trierveiller-Pereira L., Calonge F.D., Baseia I.G. 2010. First record of *Clathrus* (Phallaceae, Agaricomycetes) from the Northeast Region of Brazil. **Mycotaxon** **113**: 195–202.
- Fearnside P.M. 2006. Desmatamento na Amazônia: dinâmica impacto e controle. **Acta Amazônica** **36**(3): 395–400.
- Fearnside P.M., Graça P.M.L.A. 2009. BR-319: a rodovia Manaus-Porto Velho e o impacto potencial de conectar o arco de desmatamento à Amazônia Central. **Novos Cadernos NAEA** **12**(1): 19–50.
- Fernandes A.M., Wink M., Aleixo A. 2012. Phylogeography of the chestnut-tailed antbird (*Myrmeciza hemimelaena*) clarifies the role of rivers in Amazonian biogeography. **Journal of Biogeography** **39**(8): 1524-1535.

- Fiaschi P., Pirani J. R., Heiden G., Antonelli A. 2016. Biogeografia da flora da América do Sul. In: Carvalho, C.J.B., Almeida E.A.B (Org.). *Biogeografia da América do Sul*. 2. ed. Rio de Janeiro: **Roca**. Cap. 15, p. 215-226..
- Flynn J.J., Wyss A.R. 1998. Recent advances in South American mammalian paleontology. **Trends in Ecology & Evolution** **13**(11): 449-454.
- Fouquet A., Loebmann D., Castroviejo-Fisher S., Padial J.M., Orrico V.G.D., Lyra M.L., Roberto I.J., Kok P.J.R., Haddad C.F.B., Rodrigues M.T. 2012b. From Amazonia to the Atlantic forest: molecular phylogeny of Phyzelaphryninae frogs reveals unexpected diversity and a striking biogeographic pattern emphasizing conservation challenges. **Mol Phylogenet Evol** **65**:547–556
- Fouquet A., Recoder R., Teixeira M.J., Cassimiro J., Amaro R.C., Camacho A., Damasceno R., Carnaval A.C., Moritz C., Rodrigues M.T. 2012a. Molecular phylogeny and morphometric analyses reveal deep divergence between Amazonia and Atlantic Forest species of *Dendrophryniscus*. **Mol Phylogenet Evol** **62**: 826–838
- Fouquet A.L., Noonan B.P., Rodrigues M.T., Pech N., Gilles A., Gemmell N.J. 2012c. Multiple quaternary refugia in the eastern Guiana shield revealed by comparative phylogeography of 12 frog species. **Syst Biol** **61**(3): 461–489. doi: [10.1093/sysbio/syr130](https://doi.org/10.1093/sysbio/syr130)
- Freedman A.H., Thomassen H.A., Buermann W., Smith T.B. 2010. Genomic signals of diversification along ecological gradients in a tropical lizard. **Molecular Ecology**, **19**(17), 3773-3788.
- Funk W.C., Caldwell J.P., Peden C.E., Padial J.M., De la Riva I., Cannatella D.C. 2007. Tests of biogeographic hypotheses for diversification of the Amazonian forest frog, *Physalaemus petersi*. **Molecular Phylogenetics and Evolution** **44**: 825–837.
- Galante T.E., Horton T.R., Swaney D.P. 2011. 95% of basidiospores fall within 1 m of the cap: a field-and modeling-based study. **Mycologia** **103**(6): 1175-1183.

- Gardes M, Bruns T.D. 1993. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes – application to the identification of mycorrhizae and rusts. **Mol. Ecol.** **2**: 113–118. doi: 10.1111/j.1365-294X.1993.tb00005.x
- Gardes M., Bruns T.D. 1993. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes: application to the identification of mycorrhizae and rusts. **Molecular ecology** **2**(2): 113–118.
- Geml J., Laursen G.A., O'Neill K., Nusbaum H.C., Taylor D. L. 2006. Beringian origins and cryptic speciation events in the fly agaric (*Amanita muscaria*). **Molecular Ecology** **15**(1): 225-239.
- Geml J., Laursen G.A., Timling I., McFarland J.M., Booth M.G., Lennon N., ... Taylor D.L. 2009. Molecular phylogenetic biodiversity assessment of arctic and boreal ectomycorrhizal *Lactarius* Pers.(Russulales; Basidiomycota) in Alaska, based on soil and sporocarp DNA. **Molecular Ecology** **18**(10): 2213-2227.
- Geml J., Timling I., Robinson C.H., Lennon N., Nusbaum H.C., Brochmann C., ... Taylor D.L. 2012. An arctic community of symbiotic fungi assembled by long-distance dispersers: phylogenetic diversity of ectomycorrhizal basidiomycetes in Svalbard based on soil and sporocarp DNA. **Journal of Biogeography** **39**(1), 74-88.
- Geml J., Tulloss R.E., Laursen G.A., Sazanova N.A., Taylor D.L. 2008. Evidence for strong inter-and intracontinental phylogeographic structure in *Amanita muscaria*, a wind-dispersed ectomycorrhizal basidiomycete. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, **48**(2), 694-701.
- Geml J., Tulloss R.E., Laursen G.A., Sazanova N.A., Taylor D.L. 2010. Phylogeographic analyses of a boreal-temperate ectomycorrhizal basidiomycete, *Amanita muscaria*, suggest forest refugia in Alaska during the last glacial maximum. In *Relict Species* (pp. 173-186). **Springer**, Berlin, Heidelberg.

- Gil P.R. 2002. **Wilderness: earth's last wild places**. Cidade do México: *CEMEX*.
- Grazziotin F.G., Monzel M., Echeverrigaray S., Bonatto S.L. 2006. Phylogeography of the *Bothrops jararaca* complex (Serpentes: Viperidae): past fragmentation and island colonization in the Brazilian Atlantic Forest. **Molecular Ecology** **15**: 3969–3982.
- Gube M., Dörfelt H. 2011. Gasteromycetation in Agaricaceae sl (Basidiomycota): Morphological and ecological implementations. **Feddes Repertorium** **122**(5-6), 367-390.
- Haffer J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. **Science** **165**(3889): 131-137.
- Halling R.E., Osmundson T.W., Neves M.A. 2008. Pacific boletes: implications for biogeographic relationships. **Mycological Research** **112**: 437–447.
- Hennings P. 1904. Fungi amazonici a. cl. Ernesto Ule collecti: 1. **Hedwigia** **43**: 154–186.
- Hibbett D.S., Pine E. M., Langer E., Langer G., Donoghue M.J. 1997. Evolution of gilled mushrooms and puffballs inferred from ribosomal DNA sequences. **Proceedings of the National Academy of Sciences** **94**(22), 12002-12006.
- Hibbett, D. S., Binder, M., Bischoff, J. F., Blackwell, M., Cannon, P. F., Eriksson, O. E., ... & Lumbsch, H. T. 2007. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. **Mycological research** **111**(5): 509-547.
- Hodkinson B.P., Lendemer J.C. 2011. Molecular analyses reveal semi-cryptic species in *Xanthoparmelia tasmanica*. **Bibliotheca Lichenologica** **106**(409): 108-119.
- Holmer L., Stenlid J. 1993. The importance of inoculum size for the competitive ability of wood decomposing fungi. **FEMS Microbiology Ecology** **12**(3): 169-176.
- Holmer L., Stenlid J. 1997. Competitive hierarchies of wood decomposing basidiomycetes in artificial systems based on variable inoculum sizes. **Oikos** **79**(1): 77-84.

- Hoorn C., Wesselingh F.P., Ter Steege H., Bermudez M.A., Mora A., Sevink J., ... Jaramillo C. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. **Science** **330**(6006): 927-931.
- Hopkins M.J.G. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil. **Rodriguésia** **56**(86): 9–25.
- Hosaka K., Bates S.T., Beever R.E., Castellano M.A., Colgan III W., Dominguez L.S., ... Simpson N.B. 2006. Molecular phylogenetics of the gomphoid-phalloid fungi with an establishment of the new subclass Phallomycetidae and two new orders. **Mycologia** **98**(6): 949-959.
- Hosaka K., Castellano M.A., Spatafora J.W. 2008. Biogeography of Hysterangiales (Phallomycetidae, Basidiomycota). **Mycological Research** **112**: 448–462.
- Huelsenbeck J.P., Ronquist F. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. **Bioinformatics** **17**(8): 754–755.
- Huson D.H., Bryant D. 2006. Application of phylogenetic networks in evolutionary studies. **Molecular Biology and Evolution** **23**(2): 254–267. doi: 10.1093/molbev/msj030
- IBGE. 2004. IBGE lança o Mapa de Biomas do Brasil e o Mapa de Vegetação do Brasil, em comemoração ao Dia Mundial da Biodiversidade. Disponível em: http://www.ibge.gov.br/home/presidencia/noticias/noticia_visualiza.php?id_noticia=169 (acessado em 30 de janeiro de 2012).
- James T.Y., Moncalvo J.-M., Li S., Vilgalys, R. 2001. Polymorphism at the ribosomal DNA spacers and its relation to breeding structure of the widespread mushroom *Schizophyllum commune*. **Genetics** **157**: 149–161.
- Jargeat P., Martos F., Carriconde F., Gryta H., Moreau P. A., Gardes M. (2010). Phylogenetic species delimitation in ectomycorrhizal fungi and implications for barcoding: the case of the *Tricholoma sculpturatum* complex (Basidiomycota). **Molecular Ecology** **19**(23): 5216-5230.

- Jeandroz S., Murat C., Wang Y., Bonfante P., Le Tacon F. 2008. Molecular phylogeny and historical biogeography of the genus *Tuber*, the 'true truffles'. **Journal of Biogeography** **35**: 815–829. doi: 10.1111/j.1365-2699.2007.01851.x
- Juen L, De Marco P. 2012. Dragonfly endemism in the Brazilian Amazon: competing hypotheses for biogeographical patterns. **Biodiversity and Conservation** **21**(13): 3507–3521. doi: 10.1007/s10531-012-0377-0
- Kasuga T., White T.J., Koenig G., Mcewen J., Restrepo A., Castaneda E., ... Qin Z. 2003. Phylogeography of the fungal pathogen *Histoplasma capsulatum*. **Molecular ecology** **12**(12): 3383-3401.
- Kasuya T., Hosaka K., Uno K., Kakishima M. 2012. Phylogenetic placement of *Geastrum melanocephalum* and polyphyly of *Geastrum triplex*. **Mycoscience** **53**(6): 411–426.
- Kennedy P.G., Garibay-Orijel R., Higgins L.M., Angeles-Arguiz R. 2011. Ectomycorrhizal fungi in Mexican *Alnus* forests support the host co-migration hypothesis and continental-scale patterns in phylogeography. **Mycorrhiza** **21**(6): 559-568.
- Kimbrough J., Alves M.H., Maia L.C. 1994/1995. Basidiomycetes saprófitos presentes em troncos vivos e em folheto de "sombreiro" (*Clitoria falrchildiana* [benth.] Howard). **Biológica brasileira**, [S.l.], v. 6, n. 1-2, p. 51-56.
- Kluge A.G., Farris J.S. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. **Systematic Zoology** **18**: 1–32. doi: 10.1093/sysbio/18.1.1
- Kornerup A, Wansher JE. 1978. **Methuen handbook of Colour**, 3.ed. Londres, Inglaterra: Methuen.
- Korshunova T., Martynov A., Bakken T., *et al.* 2017. External diversity is restrained by internal conservatism: New nudibranch mollusk contributes to the cryptic species problem. **Zoologica Scripta** **46**: 683–692.

- Krassilov V.A., Makulbekov N.M. 2003. The first finding of Gasteromycetes in the Cretaceous of Mongolia. **Paleontological Journal** **37**(4): 439-442.
- Kreisel H., Al-Fatimi M. 2008. Further basidiomycetes from Yemen. **Feddes Repertorium** **119**(5-6), 463-483.
- Kumar S, Stecher G, Tamura K. 2016. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for Bigger Datasets. **Mol. Biol. Evol** **33**(7): 1870–1874. doi:10.1093/molbev/msw054
- Küppers H. 2002. **Atlas de los colores**. Barcelona, España, Blume.
- Lavin M., Luckow M. 1993. Origins and relationships of tropical North America in the context of the boreotropics hypothesis. **American Journal of Botany** **80**(1): 1-14.
- Leal I.R., Silva J.M.C., Tabarelli M., Lacher Jr. T.E. 2005. Mudando o curso da conservação da biodiversidade na Caatinga do Nordeste do Brasil. **Megadiversidade** **1**(1): 139–146.
- Leal I.R., Tabarelli M., Silva J.M.C. 2003. *Ecologia e conservação da caatinga*. Recife: **Ed. Universitária da UFPE** (822 p.).
- Ledru M.-P. 1993. Late quaternary environmental and climatic changes in central Brazil. **Quaternary Research**: 90–98.
- Leigh, J.W., & Bryant, D. 2015. Popart: full-feature software for haplotype network construction. **Methods in Ecology and Evolution** **6**(9), 1110-1116.
- Leite A.G., Assis H.K., Silva B.D.B., Sotao H.M.P., Baseia I.G. 2011. *Geastrum* species from the Amazon Forest, Brazil. **Mycotaxon** **118**(1): 383–392.
- Leite A.G., Baseia I.G. 2007. Novos Registros de *Geastraceae* Corda para o Nordeste Brasileiro. **Sitientibus. Série Ciências Biológicas** **7**: 178–183, 2007.
- Leite A.G., Calonge F.D. Baseia I.G. 2007a. Additional studies on *Geastrum* from Northeastern Brazil. **Mycotaxon** **101**: 103-111, 2007a.

- Leite A.G., Silva B.D.B., Araújo R.S., Baseia I.G. 2007. Rare species of Phallales (Agaricomycetidae, Basidiomycetes) in Northeast Brazil. **Acta Botanica Brasilica** **21**(1): 119–124.
- Librado P., Rozas J. 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. **Bioinformatics** **25**(11), 1451-1452.
- Luizão F.J., Vasconcelos H.L. 2005. Floresta tropical úmida (Manaus): Site 1. Disponível em: http://www.miniweb.com.br/geografia/Artigos/vegetacao/port_site01.pdf (Acessado em 14 de agosto de 2018).
- Lumbsch H.T., Buchanan B.K., May T.W., Mueller G.M. 2008. Phylogeography and biogeography of fungi. **Mycological Research** **112**: 423–424.
- Lumbsch H.T., Leavitt S.D. 2011. Goodbye morphology? A paradigm shift in the delimitation of species in lichenized fungi. **Fungal Diversity** **50**(1): 59.
- Maldonado-Coelho M. 2012. Climatic oscillations shape the phylogeographical structure of Atlantic Forest fire-eye antbirds (Aves: Thamnophilidae). **Biol J Linn Soc** **105**: 900–924.
- Malloch D., Blackwell M. 1992. Dispersal of fungal diaspores. In: Carrol G.C., Wicklow D.T. *The fungal community: its organization and role in the ecosystem*. **Mycology Series v.9**. Marcel Dekker INC. New York: 147-171.
- Marques J.P.C., Pinheiro E.S. 2011. O desflorestamento na metrópole da Amazônia Central: Manaus/AM. **Anais XV Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto**: 2876–2882.
- Martín M.P., Zhang L.F., Fernández-López J., Dueñas M., Rodríguez-Armas J.L., Beltrán-Tejera E., Telleria M.T. 2018. *Hyphoderma paramacaronesticum* sp. nov. (Meruliaceae, Polyporales, Basidiomycota), a cryptic lineage to *H. macaronesticum*. **Fungal Systematics and Evolution** **2**: 57–68. doi: 10.3114/fuse.2018.02.05
- Martín M.P., Winka K. 2000. Alternative methods of extracting and amplifying DNA from lichens. **Lichenologist** **32**(2): 189–196. doi: 10.1006/lich.1999.0254

- Martini A.M.Z., Fiaschi P., Amorim A.M., Paixão J.L. 2007. A hot-point within a hot-spot: a high diversity site in Brazil's Atlantic Forest. **Biodivers Conserv** **16**: 3111–3128.
- Martini P.R. 2002. Panamazônia: o domínio da Floresta Amazônica na América do Sul. *In*: Rudorff B.F.T., Moraes E.C.... Santos V.M.N. (Org.). **Curso de uso de sensoriamento remoto no estudo do meio ambiente**. São José dos Campos: INPE.
- Martins F.M., Templeton A.R., Pavan A.C.O., Kohlbach B.C., Morgante J.S. 2009. Phylogeography of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*): marked population structure, Neotropical Pleistocene vicariance and incongruence between nuclear and mtDNA markers. **BMC Evol Biol** **9**: 294.
- Matheny P.B., Aime M.C., Bougler N.L., Buyck B., Desjardin D.E., Horak E., Kropp B.R., Lodge D.J., Soyong K., Trappe J.M., Hibbett D.S. 2009. Out of the Palaeotropics? Historical biogeography and diversification of the cosmopolitan ectomycorrhizal mushroom family Inocybaceae. **Journal of Biogeography** **36**: 577–592.
- Menezes L., Canedo C., Batalha-Filho H., Garda A.A., Gehara M., Napoli M.F. 2016. Multilocus phylogeography of the treefrog *Scinax eurydice* (Anura, Hylidae) reveals a Plio-Pleistocene diversification in the Atlantic Forest. **Plos One** **11**: e0154626.
- Metzger J.P. 2009. Conservation issues in the Brazilian Atlantic forest. **Biological Conservation** **142**: 1138–1140.
- Mikheyev A.S., Vo T., Mueller U.G. 2008. Phylogeography of post-Pleistocene population expansion in a fungus-gardening ant and its microbial mutualists. **Molecular Ecology** **17**(20): 4480-4488.
- Miller O.K., Miller H.H. 1988. *Gasteromycetes: morphological and development features*. **Eureka**: Mad River.

- Miller, M.A., Pfeiffer, W., and Schwartz, T. 2010. "Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees". In **Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)**, 14 Nov. 2010, New Orleans, LA pp 1 - 8.
- Milne R.I. 2006. Northern hemisphere plant disjunctions: a window on Tertiary land bridges and climate change? **Annals of Botany** **98**(3): 465-472.
- MMA – Ministério do Meio Ambiente, dos Recursos Hídricos e da Amazônia Legal. 2002. *Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da Caatinga*. Brasília: **Universidade Federal de Pernambuco, Conservation International do Brasil e Fundação Biodiversitas**.
- MMA. 2008. **Amazônia**. Disponível em: <http://www.mma.gov.br/index.php?ido=conteudo.monta&idEstrutura=95&idConteudo=10248> (Acessado em de 30 janeiro de 2012).
- Moncalvo J.M., Buchanan P.K. 2008. Molecular evidence for long distance dispersal across the Southern Hemisphere in the *Ganoderma applanatum*: austral species complex (Basidiomycota). **Mycological Research** **112**: 425–436.
- Montagne C. 1839. Florulae Boliviensis, ou cryptogammes de la Bolivie, recueillies par Alcide d'Orbigny. Pp. 46–49, en: *Voyage dans l'Amérique Méridionale* (A. d'Orbigny, ed.). Tome VII, Paris.
- Mori S.A. 1989. Eastern, extra-amazonian Brazil. In: Campbell DG, Hammond HD (eds) *Floristic inventory of tropical countries: the status of plant systematics, collections, and vegetation, plus recommendations for the future*. **New York Botanical Garden**, New York
- Moritz C., Patton J.L., Schneider C.J., Smith T.B. 2000 Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. **Annual Review of Ecology and Systematics** **31**: 533–563.

- Morley R.J. 2000. Origin and evolution of tropical rain forests. **John Wiley & Sons Ltd**, Chinchester.
- Morrone J.J. 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe. Manuales & Tesis SEA*, vol. 3. Zaragoza, 148 pp. ISBN: 84 – 922495 – 4 – 4
- Morrone J.J. 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 J.J. 2014. Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. **Zootaxa** **3782**(1): 1-110.
- Morrone J.J. 2015. Biogeographical regionalisation of the world: a reappraisal. **Australian Systematic Botany** **28**(3): 81-90.
- Morrone J.J. 2017. *Neotropical biogeography: Regionalization and evolution*. **CRC Press**.
- Moyersoen B., Beever R.E., Martin F. 2003 Genetic diversity of *Pisolithus* in New Zealand indicates multiple long-distance dispersal from Australia. **New Phytologist** **160**: 569–579.
- Moyersoen B., Weiß M. 2014. New neotropical Sebaciniales species from a Pakaraimaea dipterocarpacea forest in the Guayana region, Southern Venezuela: structural diversity and phylogeography. **PloS one** **9**(7): e103076.
- Mueller G.M., Bills G.F., Foster M.S. 2004. *Biodiversity of fungi: Inventory and monitoring methods*. London: **Elsevier Academic Press**.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature** **403**(6772): 853.
- Naka L.N. 2011. Avian distribution patterns in the Guiana Shield: implications for the delimitation of Amazonian areas of endemism. **Journal of Biogeography** **38**: 681–696. doi: 10.1111/j.1365-2699.2010.02443.x

- Nylander J.A.A. 2004. **MrModeltest v2**. Program distributed by the author. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University.
- Oliveira P.E., Barreto A.M.F., Suguu K. 1999. Late Pleistocene/Holocene climatic and vegetational history of the Brazilian caatinga: the fossil dunes of the middle São Francisco River. **Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol** **152**:319–337
- Oliveira-Filho A.T. 1993. Gradient analysis of an area of coastal vegetation in the state of Paraíba, northeastern Brazil. **Edinb. J. Bot.** **50**(2): 217–236.
- Oliveira-filho A.T., Carvalho D.A. 1993. Florística e fisionomia da vegetação no extremo norte do litoral da Paraíba. **Revta Brasil. Bot.** **16**(1): 115–130
- Oliveira-Filho A.T., Ratter J.A. 1995. A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. **Edinburgh Journal of Botany** **52**: 141-94.
- Ortiz-Jaureguizar E. 1998. Paleoeología y evolución de la fauna de mamíferos de América del sur durante la “Edad de las Planicies Australes” (Mioceno Superior–Plioceno Superior). **Estudios Geológicos** **54**: 161–169.
- Ortiz-Jaureguizar E., Cladera G. A. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. **Journal of Arid Environments** **66**(3): 498-532.
- Otoni T.B.S., Silva B.D.B., Fazolino E.P., Baseia I.G. 2010. Phallus roseus, first record from the neotropics. **Mycotaxon** **112**: 5–8.
- Parks D.H., Mankowski T., Zangoeei S., Porter M.S., Armanini D.G., Baird D.J., Langille M.G.I., Beiko R.G. 2013. GenGIS 2: Geospatial analysis of traditional and genetic biodiversity, with new gradient algorithms and an extensible plugin framework. **PLoS One** **8**: 7, e69885.

- Pascual R., Bondesio P. 1982. Un roedor Cardiatheriinae (Hydrochoeridae) de la Edad Huayqueriense (Mioceno tardío) de La Pampa. Sumario de los ambientes terrestres en la Argentina durante el Mioceno. **Ameghiniana** **19**: 19–36.
- Pascual R., Ortiz-Jaureguizar E., Prado J.L. 1996. Land mammals: paradigm of Cenozoic South American geobiotic evolution. In: G. Arratia (Ed.), Contribution of Southern South America to Vertebrate Paleontology, **Müncher Geowissenschaftliche Abhandlungen (A)** **30**: 265–319.
- Patel S., Weckstein J.D., Patané J.S., Bates J.M., Aleixo A. 2011. Temporal and spatial diversification of *Pteroglossus aracarís* (Aves: Ramphastidae) in the Neotropics: constant rate of diversification does not support an increase in radiation during the Pleistocene. **Molecular Phylogenetics and Evolution** **58**(1): 105-115.
- Patton J.L., Da Silva M.N.F., Malcolm J.R. 1994. Gene genealogy and differentiation among arboreal spiny rats (Rodentia: Echimyidae) of the Amazon basin: a test of the riverine barrier hypothesis. **Evolution** **48**(4): 1314-1323.
- Patton J.L., Da Silva M.N.F., Malcolm J.R. 2000. Mammals of the Rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. **Bulletin of the American Museum of Natural History** **244**: 1-306.
- Patton J.L., Silva M.N.F., Malcolm J.R. 1994. Gene genealogy and differentiation among arboreal spiny rats (Rodentia: Echimyidae) of the Amazon Basin: a test of the riverine barrier hypothesis. **Evolution** **48**: 1314–1323.
- Peay, K. G., Bidartondo, M. I., & Elizabeth Arnold, A. 2010. Not every fungus is everywhere: scaling to the biogeography of fungal–plant interactions across roots, shoots and ecosystems. **New Phytologist** **185**(4): 878-882.
- Pegler D.N., Lassøe T., Spooner B.M. 1995. **British Puffballs, Earthstars and Stinkhorns**. England: Royal Botanic Gardens.

- Pellegrino K.C.M., Rodrigues M.T., Harris D.J., Yonenaga-Yassuda Y., Sites Jr. J.W. 2011. Molecular phylogeny, biogeography and insights into the origin of parthenogenesis in the Neotropical genus *Leposoma* (Squamata: gymnophthalmidae): Ancient links between the Atlantic Forest and Amazonia. **Mol Phylogenet Evol** **61**: 446–459.
- Perkins J. 1912. Beiträge zur Flora von Bolivia. **Botanische Jahrbücher für Sytematik** **49**: 171–233.
- Phosri C., Martín M.P., Watling R. 2013. *Astraeus*: hidden dimensions. **IMA fungus** **4**(2): 347–356.
- Pölme S., Bahram M., Yamanaka T., Nara K., Dai Y.C., Grebenc T., ... Naadel T. 2013. Biogeography of ectomycorrhizal fungi associated with alders (*Alnus* spp.) in relation to biotic and abiotic variables at the global scale. **New Phytologist** **198**(4), 1239–1249.
- Ponce De León P. 1968. A revision of the family Geastraceae. *Fieldiana* **32**: 109–125.
- Prado D.E., Gibbs P.E. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. **Annals of the Missouri Botanical Garden** **80**: 902–927.
- Rambaut A, Drummond AJ, Xie D, Baele G & Suchard MA. Tracer v1.7. 2018. Available from <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer/>
- Redford K.H., Fonseca G.A. 1986. The role of gallery forests in the zoogeography of the Cerrito's non-volant mammalian fauna. **Biotropica** **18**: 126–135.
- Ree R.H., Smith S.A. 2008. Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. **Syst. Biol** **57**: 4–14.
10.1080/10635150701883881
- Ribas C.C., Aleixo A., Nogueira A.C.R., Miyaki C.Y., Cracraft J. 2012. A paleobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over past three million years. **Proceedings of the Royal Society B** **279**: 681–689.

- Ribeiro R.A., Lemos-Filho J.P., Ramos A.C. S., Lovato M.B. 2011. Phylogeography of the endangered rosewood *Dalbergia nigra* (Fabaceae): insights into the evolutionary history and conservation of the Brazilian Atlantic Forest. **Heredity** **106**(1), 46.
- Rizzini C.T. 1963. Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica do Brasil. **Rev Bras Geogr** **25**: 1–64.
- Rodrigues A.C.M. 2014. Fungos gasteroides (Basidiomycota, Agaricomycetes) de três áreas de semiárido no estado do Ceará, Brasil. 113f. Dissertação (Mestrado em Sistemática e Evolução). Centro de Biociências. Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Rio Grande do Norte, Brasil.
- Rodrigues A.C.M., Baseia I.G. 2013. *Blumenavia angolensis* (Clathraceae), a rare phalloid reported from Northeastern Brazil. **Mycosphere** **4**: 1066–1070.
- Roig-Juñent S., Domínguez M.C., Flores G.E., Mattoni C. 2006. Biogeographic history of South American arid lands: A view from its arthropods using TASS analysis. **Journal of Arid Environments**, **66**(3): 404-420.
- Rozas J. 2009. DNA Sequence Polymorphism Analysis using DnaSP. Pp. 337-350. In Posada, D. (ed.) **Bioinformatics for DNA Sequence Analysis: Methods in Molecular Biology Series 537**. Humana Press, NJ, USA.
- Rubini A., Paolocci F., Riccione C., Vendramin G.G., Arcioni S. 2005. Genetic and phylogeography structure of the symbiotic fungus *Tuber magnatum*. **Applied and Environmental Microbiology** **71**(11): 6584–6589.
- Rull V. 2008. Speciation timing and neotropical biodiversity: the Tertiary–Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. **Mol Ecol** **17**: 2722–2729.
- Rull V. 2011a. Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. **Trends Ecol Evol** **26**: 508–513.
- Rull V. 2011b. Origins of biodiversity. **Science** **331**: 398–399.

- Rull V. 2013. Palaeoclimates and Amazon biodiversity. **J Biogeogr** **40**: 1413–1414.
- Sánchez-Ramírez S., Tulloss R. E., Amalfi M., Moncalvo J. M. 2015. Palaeotropical origins, boreotropical distribution and increased rates of diversification in a clade of edible ectomycorrhizal mushrooms (Amanita section Caesareae). **Journal of Biogeography** **42**(2): 351-363.
- Santana M.D.F. 2015. *Geastrum lloydianum* e *G. subiculosum*: germinação de esporos, obtenção de culturas monocarióticas e dicarióticas e condições de crescimento micelial in vitro. 71f. Dissertação (Mestrado em Botânica). Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Amazonas, Manaus.
- Scarano F.R. 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. **Annals of Botany** **90**: 517–524.
- Schoch C.L., Seifert K.A., Huhndorf S., Robert V., Spouge J.L., Levesque C.A. ... Fungal Barcoding Consortium. 2012. Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal barcode marker for Fungi. **P Natl Acad Sci USA** **109**(16): 6241–6246.
- Sclater P.L. 1858. On the general geographic distribution of the members of the class Aves. **Proceedings of the Linnean Society of London, Zoology** **2**: 130–145.
- Setaro S.D., Kron K.A. 2011. Neotropical and North American Vaccinioideae (Ericaceae) share their mycorrhizal Sebacinales: an indication for concerted migration? **PLoS currents** **3**.
- Sheedy E.M., Ryberg M., Lebel T., May T.W., Bougher N.L., Matheny P.B. 2016. Dating the emergence of truffle-like fungi in Australia, by using an augmented meta-analysis. **Australian Systematic Botany** **29**(5): 284-302.
- Silva B.D.B, Sousa J.O., Baseia I.G. 2011. Discovery of *Geastrum xerophilum* from the Neotropics. **Mycotaxon** **118**: 355-359.

- Silva B.D.B., Cabral T.S., Marinho P., Baseia I.G. 2013. Two new species of *Geastrum* (Geastraceae, Basidiomycota) found in Brazil. **Nova Hedwigia** **96**: 445-456.
- Silva B.D.B., Sousa J.O., Baseia I.G. 2012. Discovery of *Geastrum xerophilum* from the Neotropics. **Mycotaxon** **118**(1): 355–359.
- Silva B.D.B., Sousa J.O., Rodrigues A.C.M., Bicudo C.E.M., Calonge F.D., Baseia I.G. 2015. *Geastrum hirsutum* or *G. trichiferum* (Basidiomycota, Geastraceae): which name do use?. **Mycosphere** **6**: 462-462.
- Silva J.M.C., Rylands A.B., Fonseca G.A.B. 2005. The fate of the Amazonian areas of endemism. **Conservation Biology** **19**(3): 689–694. doi: 10.1111/j.1523-1739.2005.00705.x
- Silva J.M.C., Straube F.C. 1996. Systematics and biogeography of scaled woodcreepers (Aves: Dendrocolaptidae). **Studies on Neotropical Fauna and Environment** **31**(1): 3-10.
- Skrede I., Engh I. B., Binder M., Carlsen T., Kausrud H., Bendiksbj, M. 2011. Evolutionary history of Serpulaceae (Basidiomycota): molecular phylogeny, historical biogeography and evidence for a single transition of nutritional mode. **BMC Evolutionary Biology** **11**(1): 230.
- Smith M.F., Patton J.L. 1993. The diversification of South American murid rodents: evidence from mitochondrial DNA sequence data for the akodontine tribe. **Biology Journal of the Linnean Society** **50**: 149–177.
- Smith S.A. 2010. Lagrange C++ Manual.
- Smith T.B., Schneider C.J., Holder K. 2001. Refugial isolation versus ecological gradients. In *Microevolution Rate, Pattern, Process* (pp. 383-398). **Springer**, Dordrecht.
- Smith T.B., Wayne R.K., Girman D.J., Bruford M.W. 1997. A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. **Science**, **276**(5320), 1855-1857.

- Sobral-Souza T., Lima-Ribeiro M.S., Solferini V.N. 2015. Biogeography of Neotropical Rainforests: past connections between Amazon and Atlantic Forest detected by ecological niche modeling. **Evolutionary Ecology** 29(5): 643-655.
- Sotão H.M.P., Gilbertoni, T., Maziero, R., Basia, I. G., Medeiros, P.S., Junior Al M., Capelari M. 2009. Fungos macroscópicos da Floresta Nacional de Caxiuanã: Basidiomycota (Agaricomycetes). In: Lisboa, P. L. B. (Org.). *Caxiuanã: Desafios para a conservação de uma Floresta Nacional na Amazônia*. Belém: **Museu Paraense Emílio Goeldi**: 383-396.
- Sousa J. O., Suz L.M., García M.A., Alfredo D.S., Conrado L.M., Marinho P., ... Martín M.P. 2017. More than one fungus in the pepper pot: Integrative taxonomy unmasks hidden species within *Myriostoma coliforme* (Geastraceae, Basidiomycota). **PLoS one** 12(6): e0177873.
- Sousa J.O. 2012. O gênero *Geastrum* Pers. (Geastraceae, Basidiomycota) em duas áreas de Mata Atlântica do Rio Grande do Norte, Brasil. 105 f. Monografia (Graduação em Ciências Biológicas). Centro de Biociências. Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Rio Grande do Norte, Brasil.
- Sousa J.O. 2015. O gênero *Geastrum* Pers. (Geastraceae, Basidiomycota): ocorrência, chave taxonômica e descrições de novas espécies do Nordeste brasileiro. 162 f. Dissertação (Mestrado em Sistemática e Evolução). Centro de Biociências. Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Rio Grande do Norte, Brasil.
- Sousa J.O., Baracho G.S., Baseia I.G. 2015. *Geastrum laevisporum*: a new earthstar fungus with uncommon smooth spores. **Mycosphere** 6(4): 501-507.
- Sousa, J. O., Morais, L. A., Nascimento, Y. M., & Baseia, I. G. 2014. Updates on the geographic distribution of three *Geastrum* species from Brazilian semi-arid region. **Mycosphere** 5(3), 467-474.

- Stamatakis A. 2014. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. **Bioinformatics** **30**(9), 1312-1313.
- Stephens M., Donnelly P. 2003. A comparison of bayesian methods for haplotype reconstruction from population genotype data. **The American Journal of Human Genetics** **73**(5), 1162-1169.
- Stephens, M., Smith, N.J., & Donnelly, P. 2001. A new statistical method for haplotype reconstruction from population data. **The American Journal of Human Genetics** **68**(4), 978-989.
- Sunhede S. 1974. Studies in Gasteromycetes. I. Notes on spore liberation and spore dispersal in Geastrum. **Svensk Botanisk Tidskrift** **68**: 329–343.
- Sunhede S. 1989. Geastraceae (Basidiomycotina): Morphology, Ecology, and Systematics with a Special Emphasis of the North European Species. **Synopsis Fungorum** **1**: 1–534.
- Swofford D.L. 2002. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4. **Sinauer Associates**, Sunderland, Massachusetts.
- Tabarelli M., Aguiar A.V., Ribeiro M.C., Metzger J.P., Peres C.A. 2010. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: lessons from aging human-modified landscapes. **Biological Conservation** **143**(10), 2328-2340.
- Tabarelli M., Pinto L.P., Silva J.M.C., Hirota M.M., Bedê L.C. 2005. Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira. **Megadiversidade** **1**(1): 132–138.
- Tabarelli M., Silva J.M.C. 2003. Áreas e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da Caatinga. *In*: Leal I.R., Tabarelli M., Silva J.M.C. (Org.). **Ecologia e conservação da Caatinga**. Recife: Ed. Universitária da UFPE: 777–796.
- Tabarelli M., Silva J.M.C., Santos A.M.M., Vicente A. 2000. Análise de representatividade das unidades de conservação de uso direto e indireto na caatinga: análise preliminar. Pp. 13.

- In*: Silva, J.C.M. & Tabarelli, M. (coord.). **Workshop Avaliação e identificação de ações prioritárias para a conservação, utilização sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade do bioma caatinga**. Petrolina, Pernambuco: <http://www.biodiversitas.org.br/caatinga>.
- Tamura K., Stecher G., Petersen D., Filipinski A., Kumar S. 2013. *MEGA6*: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0. **Molecular Biology and Evolution** **30**: 2725–2729.
- Taylor J.W., Jacobson D.J., Kroken S., Kasuga T., Geiser D.M., Hibbett D.S., Fisher M.C. 2000. Phylogenetic species recognition and species concepts in fungi. **Fungal genetics and biology** **31**(1): 21-32.
- 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): 1256688.
- Thomé M.T.C., Sequeira F., Brusquetti F., Carstens B., Haddad C. F., Rodrigues M.T., Alexandrino J. 2016. Recurrent connections between Amazon and Atlantic forests shaped diversity in Caatinga four-eyed frogs. **Journal of Biogeography** **43**(5): 1045-1056.
- Thomé M.T.C., Zamudio K.R., Giovanelli J.G.R., Haddad C.F.B., Baldissera Jr F.A., Alexandrino J.M.B. 2010. Phylogeography of endemic toads and post-Pliocene persistence of the Brazilian Atlantic Forest. **Mol Phylogenet Evol** **55**: 1018–1031.
- Tiffney B.H. 1985. Perspectives on the origin of the floristic similarity between eastern Asia and eastern North America. **Journal of the Arnold Arboretum** **66**(1): 73-94.
- Treton C., Chauvet E., Charcosset J.Y. 2004. Competitive interaction between two aquatic hyphomycete species and increase in leaf litter breakdown. **Microbial ecology** **48**(3): 439-446.
- Trierveiler-Pereira L., Baseia I.G. 2009b. A checklist of the Brazilian gasteroid fungi (Basidiomycota). **Mycotaxon** **108**: 441-444.

- Trierveiler-Pereira L., Baseia I.G. 2010. Additional data on *Geastrum entomophilum* (Geastraceae, Basidiomycota). **Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid** **34**: 135–139.
- Trierveiler-Pereira L., Baseia I.G. 2011a. Contribution to the knowledge of gasteroid fungi (Agaricomycetes, Basidiomycota) from Paraíba, Brazil. **Biociências (Porto Alegre)** **9**: 167–173.
- Trierveiler-Pereira L., Baseia I.G. 2009a. Revision of the Herbarium URM IV. Nidulariaceae (Basidiomycota). **Nova Hedwigia** **89**: 361–369.
- Trierveiler-Pereira L., Baseia, I.G. 2010. Additional data on *Geastrum entomophilum* (Geastraceae, Basidiomycota). **Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid** **34**: 135–139.
- Trierveiler-Pereira L., Bezerra K.M.T., Bezerra J.L., Baseia I.G. 2009. First records of Geastraceae and Nidulariaceae (Basidiomycota, Fungi) from Bahia, Northeastern Brazil. **Revista Brasileira de Biociências** **7**: 316–319.
- Trierveiler-Pereira L., Gomes-Silva A.C., Baseia I.G. 2011b. Observations on gasteroid Agaricomycetes from the Brazilian Amazon rainforest. **Mycotaxon** **118**(1): 273–282.
- Trierveiler-Pereira L., Gomes-Silva A.C., Baseia I.G. 2012. Observations on gasteroid Agaricomycetes from the Brazilian Amazon rainforest. **Mycotaxon** **118**: 273–282.
- Trierveiler-Pereira L., Kreisel H., Baseia I.G. 2010. New data on puffballs (Agaricomycetes, Basidiomycota) from the Northeast Region of Brazil. **Mycotaxon** **111**: 411–421.
- Trierveiler-Pereira L., Silveira R.M.B. 2012. On the *Geastrum* species (Geastraceae, Basidiomycota) described by Rick. **Phytotaxa** **61**: 37–46.

- Trierveiler-Pereira L., Baseia I.G. 2013. *Cyathus* species (Basidiomycota, Fungi) from the Atlantic Forest of Pernambuco, Brazil: taxonomy and ecological notes. **Revista Mexicana de Biodiversidad** **84**: 1–6.
- Trierveiller-Pereira L., Calonge F.D., Baseia I.G. 2011. New distributional data on *Geastrum* (Geastraceae, Basidiomycota) from Brazil. **Acta Botanica Brasílica** **25**: 574–582.
- Trierveiller-Pereira L., Santos P.J.P., Baseia I.G. 2013. Ecological aspects of epigeous gasteromycetes (Agaricomycetes, Basidiomycota) in four remnants of the Brazilian Atlantic Forest. **Fungal Ecology** **6**: 471–478.
- Turchetto-Zolet A.C., Pinheiro F., Salgueiro F., Palma-Silva C. 2013. Phylogeographical patterns shed light on evolutionary process in South America. **Molecular Ecology** **22**: 1193–1213.
- Turland, N.J.; et al., eds. 2018. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017 (electronic ed.). Glashütten: International Association for Plant Taxonomy.
- Uehling J.K.L., Henkel T.W., Aime M.C., Vilgalys R., Smith M.E. 2012. New species and distribution records for *Clavulina* (Cantharellales, Basidiomycota) from the Guiana Shield, with a key to the lowland neotropical taxa. **Fungal Biology** **116**(12):1263–74. doi: 10.1016/j.funbio.2012.09.004.
- Vanzolini P.E. 1963. Problemas faunísticos do Cerrado. **Simpósio sobre o Cerrado** (ed. 35 by M.G. Ferri), Editora da Universidade de São Paulo., São Paulo.
- Vanzolini P.E., Williams E.E. 1970. South American anoles: the geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). **Arquivos de Zoologia (Sao Paulo)** **19**(3-4): 125-298.

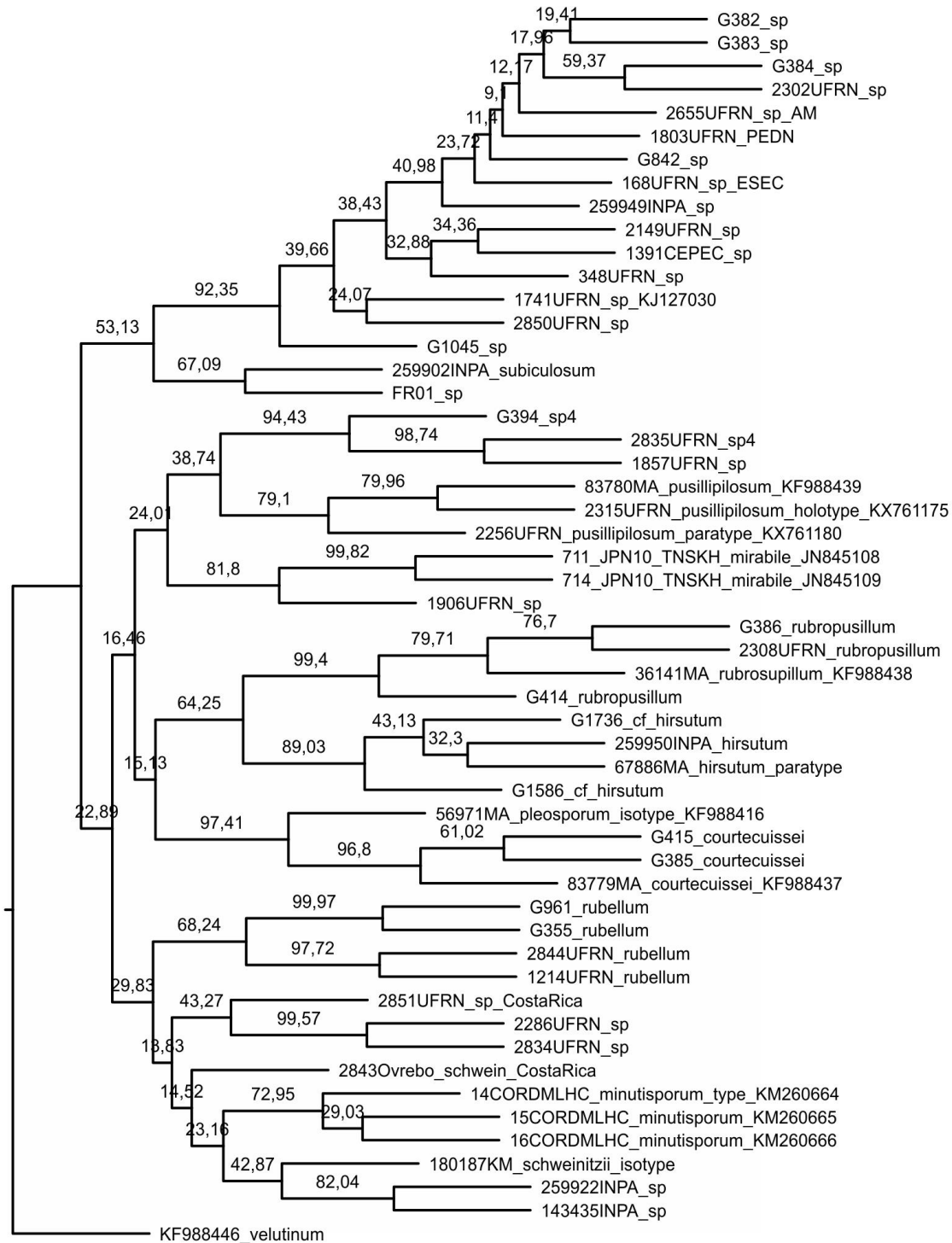
- Vasco-Palacios A.M.; Franco-Molano A.E.; López-Quintero C.A.; Boekhout T. 2005. Macromicetes (Ascomycota, Basidiomycota) de La región del medio Caquetá, departamentos de Caquetá y Amazonas (Colombia). **Biota Colombiana** 6(1): 127-140.
- Vilela R.V., Machado T., Ventura K., Fagundes V., Silva M.J.J., Yonenaga-Yassuda Y. 2009. The taxonomic status of the endangered thin-spined porcupine, *Chaetomys subspinosus* (Olfers, 1818), based on molecular and karyologic data. **BMC Evol Biol** 9:29
- Vilgalys R., Hester M. 1990. Rapid genetic identification and mapping of enzymatically amplified DNA from several *Cryptococcus* species. **Journal of Bacteriology** 172: 4238–4246. doi: 10.1128/jb.172.8.4238-4246.1990
- Vivo M. 1997. Mammalian evidence of historical ecological change in the Caatinga semiarid vegetation of northeastern Brazil. **J Comp Biol** 2: 65–73.
- Vondrák J., Říha P., Arup U., Söchting U. Söchting, U. 2009. The taxonomy of the *Caloplaca citrina* group (Teloschistaceae) in the Black Sea region; with contributions to the cryptic species concept in lichenology. **The Lichenologist** 41(6): 571-604.
- Waese J., Provarnt N.J., Guttman D.S. 2017. Topo-phylogeny: Visualizing evolutionary relationships on a topographic landscape. **PLoS ONE** 12(5): e0175895. doi: 10.1371/journal.pone.0175895
- Wallace A.R. 1852. On the monkeys of the Amazon. **Proc Zool Soc London** 20: 107–110.
- Wallace A.R. 1876. *The geographical distribution of animals. Vol. I and II.* **Harper and Brothers**, New York.
- Wang X.F., Auler A.S., Edwards R.L., Cheng H., Cristalli P.S., Smart P.L., Richards D.A., Chan C-C. 2004. Wet periods in northeastern Brazil over the past 210 kyr linked to distant climate anomalies. **Nature** 432: 740–743.
- White T.J., Bruns T., Taylor J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: Innes M.A., Gelfand D.H., Sninsky J.J., White T.J.

- PCR protocols. A guide to methods and applications.* **Academic Press**, Inc., California, San Diego. pp. 315–322. <https://nature.berkeley.edu/brunslab/papers/white1990.pdf>
- Whitmore T.C., Prance G.T. 1987. *Biogeography and Quaternary history in tropical America.* **Clarendon Press.**
- Wilkinson D.M. 2001. What is the upper size limit for cosmopolitan distribution in free-living microorganisms? **Journal of Biogeography** **28**(3): 285-291.
- Willis O. 1992. Zoogeographical origins of eastern brazilian birds. **Ornithol Neotrop** **3**: 1–15
- Wilson A.W., Binder M., Hibbett D.S. 2012. Diversity and evolution of ectomycorrhizal host associations in the Sclerodermatineae (Boletales, Basidiomycota). **New Phytologist** **194**(4): 1079-1095.
- Wilson J.B. 1991. A comparison of biogeographic models: migration, vicariance and panbiogeography. **Global Ecology and Biogeography Letters** **1**(3): 84-87.
- Wirtz N., Printzen C., Lumbsch H.T. 2008. The delimitation of Antarctic and bipolar species of neuropogonoid *Usnea* (Ascomycota, Lecanorales): a cohesion approach of species recognition for the *Usnea perpusilla* complex. **Mycological Research** **112**: 472–484.
- Wolfe J.A. 1975. Some aspects of plant geography of the Northern Hemisphere during the late Cretaceous and Tertiary. **Annals of the Missouri Botanical Garden** **62**: 264-279.
- Wurdack K.J. 2017. A new disjunct *Dendrothrix* (Euphorbiaceae, tribe Hippomaneae): a Guiana Shield element in sub-Andean cordilleras of Ecuador and Peru. **PhytoKeys** **83**: 117–130. doi: [10.3897/phytokeys.86.14761](https://doi.org/10.3897/phytokeys.86.14761)
- Yu, Y., Harris, A. J., Blair, C., & He, X. 2015. RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies): a tool for historical biogeography. **Molecular Phylogenetics and Evolution** **87**, 46-49.

- Yu, Y., Harris, A.J., & He, X. 2010. S-DIVA (Statistical Dispersal-Vicariance Analysis): a tool for inferring biogeographic histories. **Molecular Phylogenetics and Evolution** **56**(2), 848-850.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. **Science**, **292**(5517): 686-693.
- Zamora J.C., Calonge F.D., Hosaka k., Martín M.P. 2014. Systematics of the genus *Geastrum* (Fungi: Basidiomycota) revisited. **Taxon** **63**(3): 477–497.
- Zamora J.C., Calonge F.D., Martín M.P. 2015. Integrative taxonomy reveals an unexpected diversity in *Geastrum* section *Geastrum* (Geastrales, Basidiomycota). **Persoonia** **34**: 130.
- Zamora J.C., Calonge F.D., Martín, M.P. 2013. New sources of taxonomic information for earthstars (*Geastrum*, Geastraceae, Basidiomycota): phenoloxidases and rhizomorph crystals. **Phytotaxa** **132**(1): 1–20.
- Zamora J.C., Parra L.A. 2016. On the nomenclatural status of *Geastrum trichiferum* (Geastraceae, Basidiomycota). **Phytotaxa** **277**(3): 297–300. doi: 10.11646/phytotaxa.277.3.10

APÊNDICE I

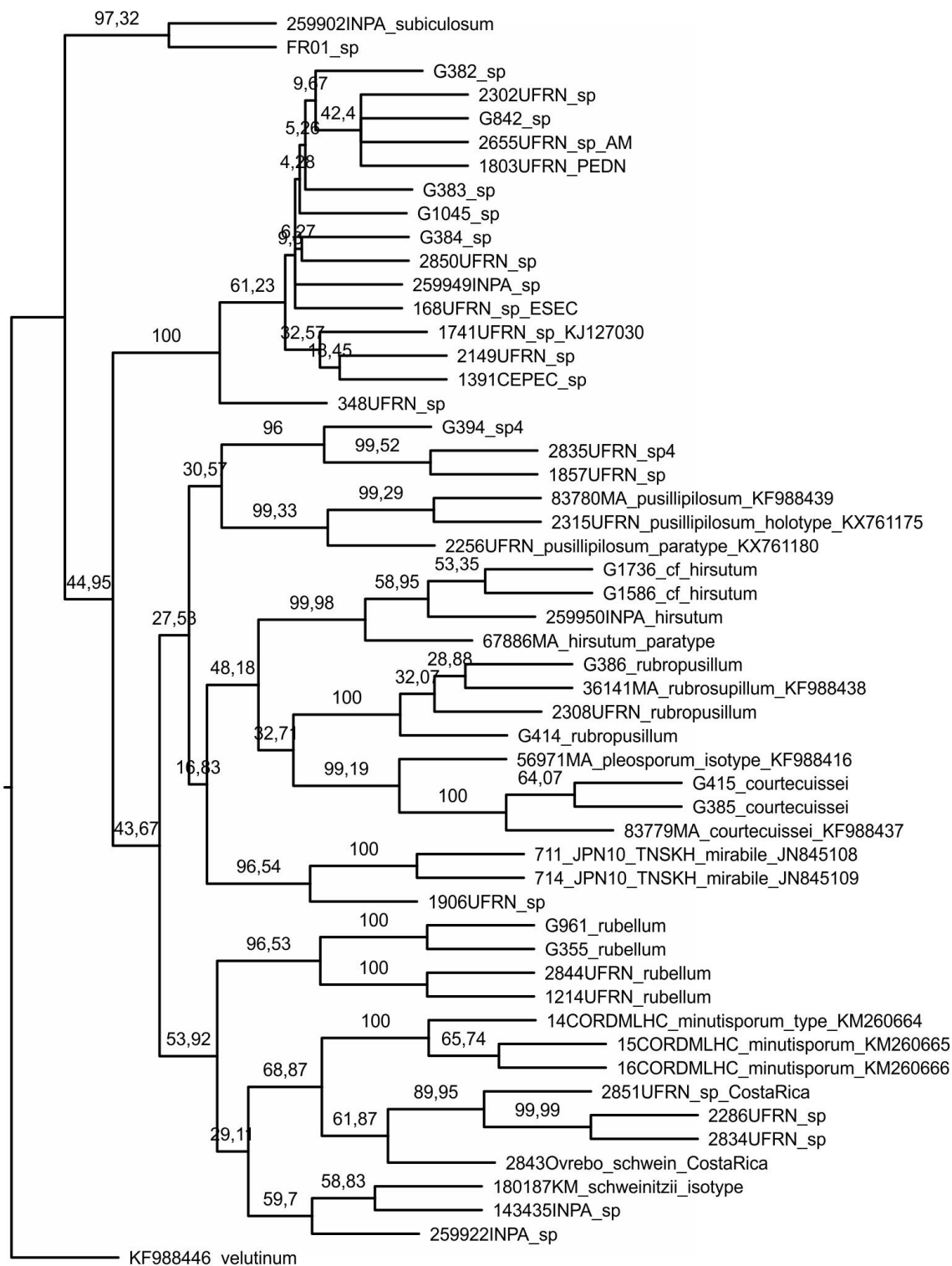
NEIGHBOR JOINING (BARCODING ITS nrDNA)



0.0

APÊNDICE II

MÁXIMA PARCIMÔNIA (BARCODING ITS nrDNA)



0.0

APÊNDICE III

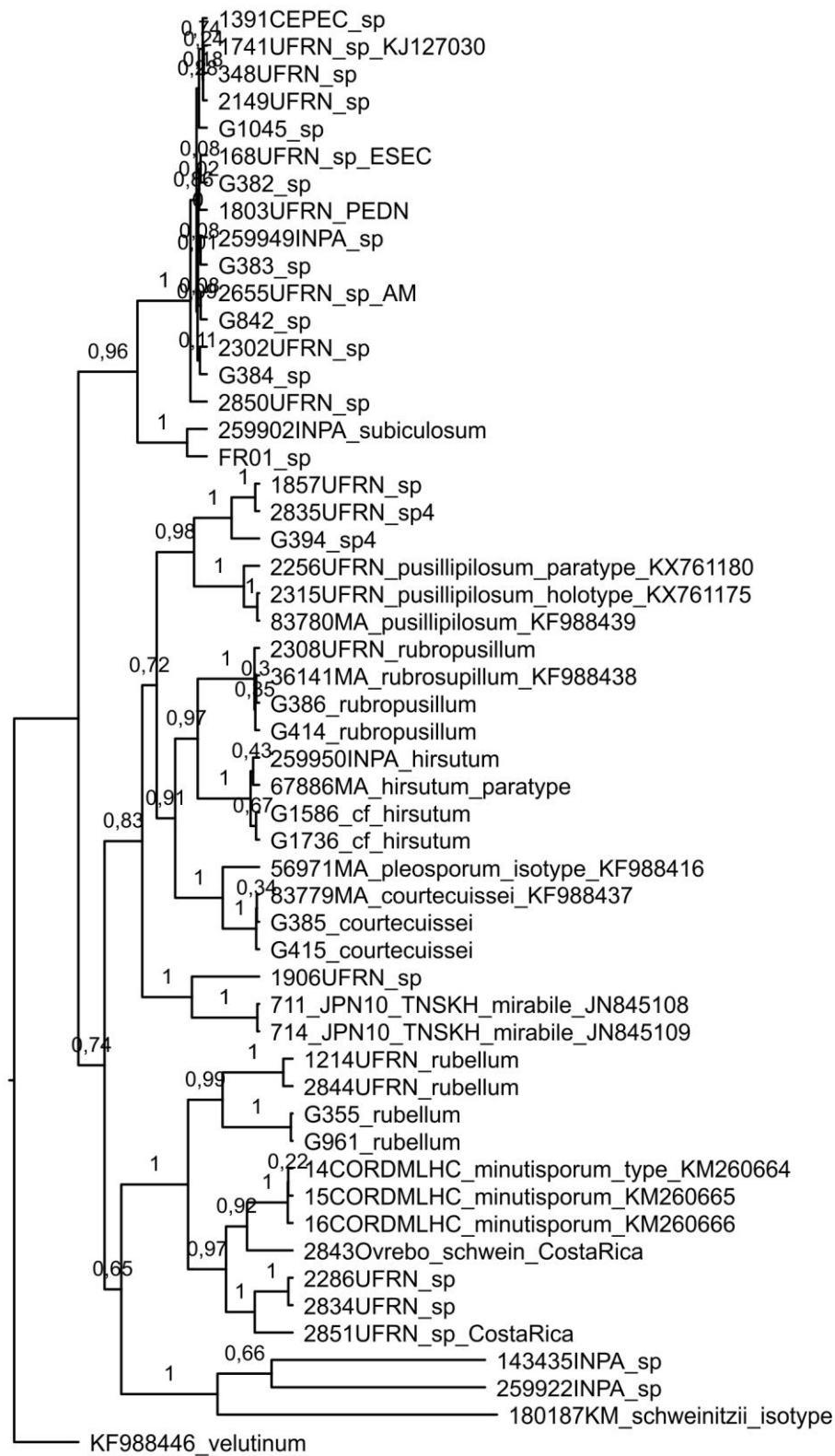
MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA (BARCODING ITS nrDNA)



0.06

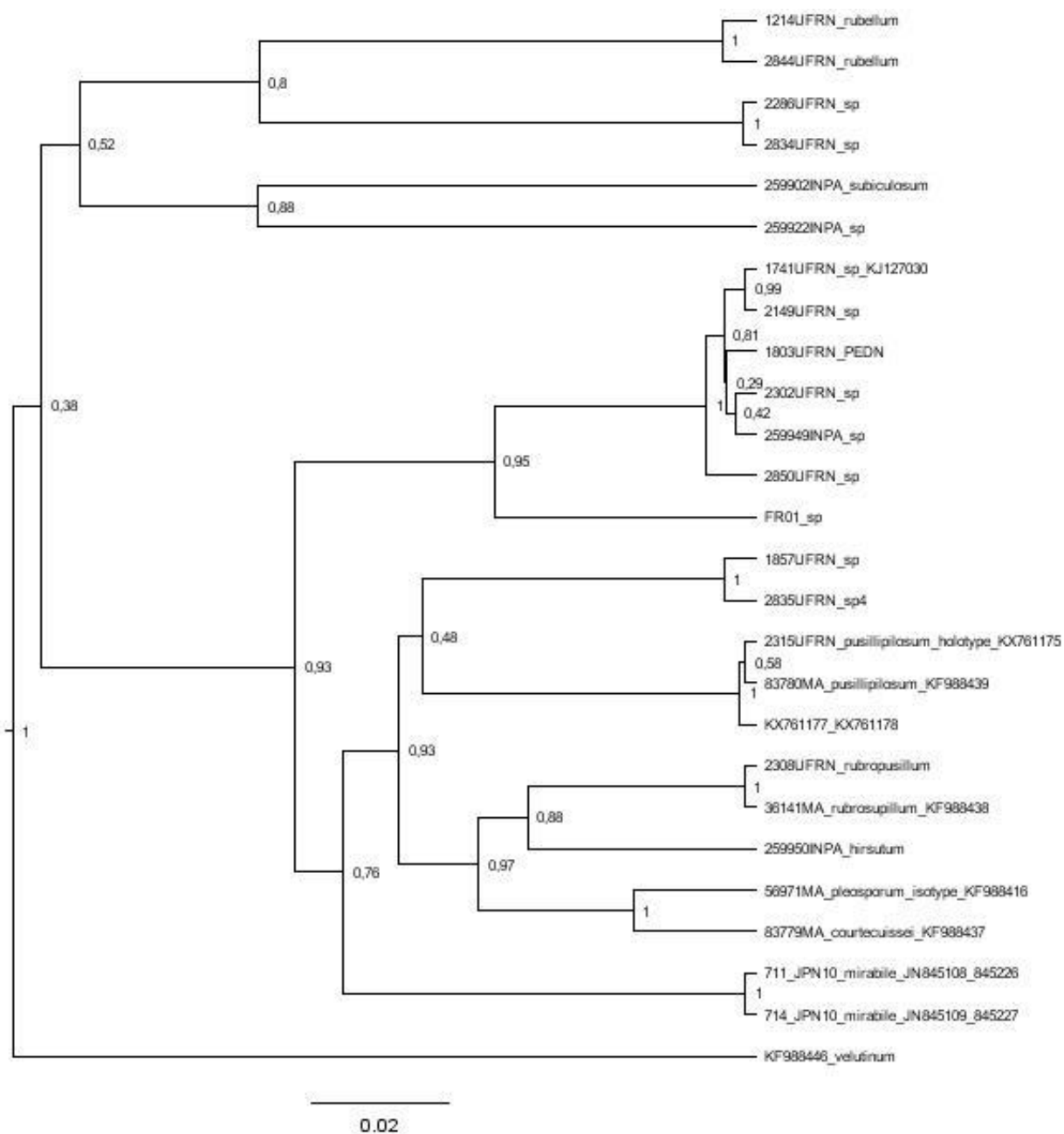
APÊNDICE IV

ANÁLISE BAYESIANA (BARCODING ITS nrDNA)

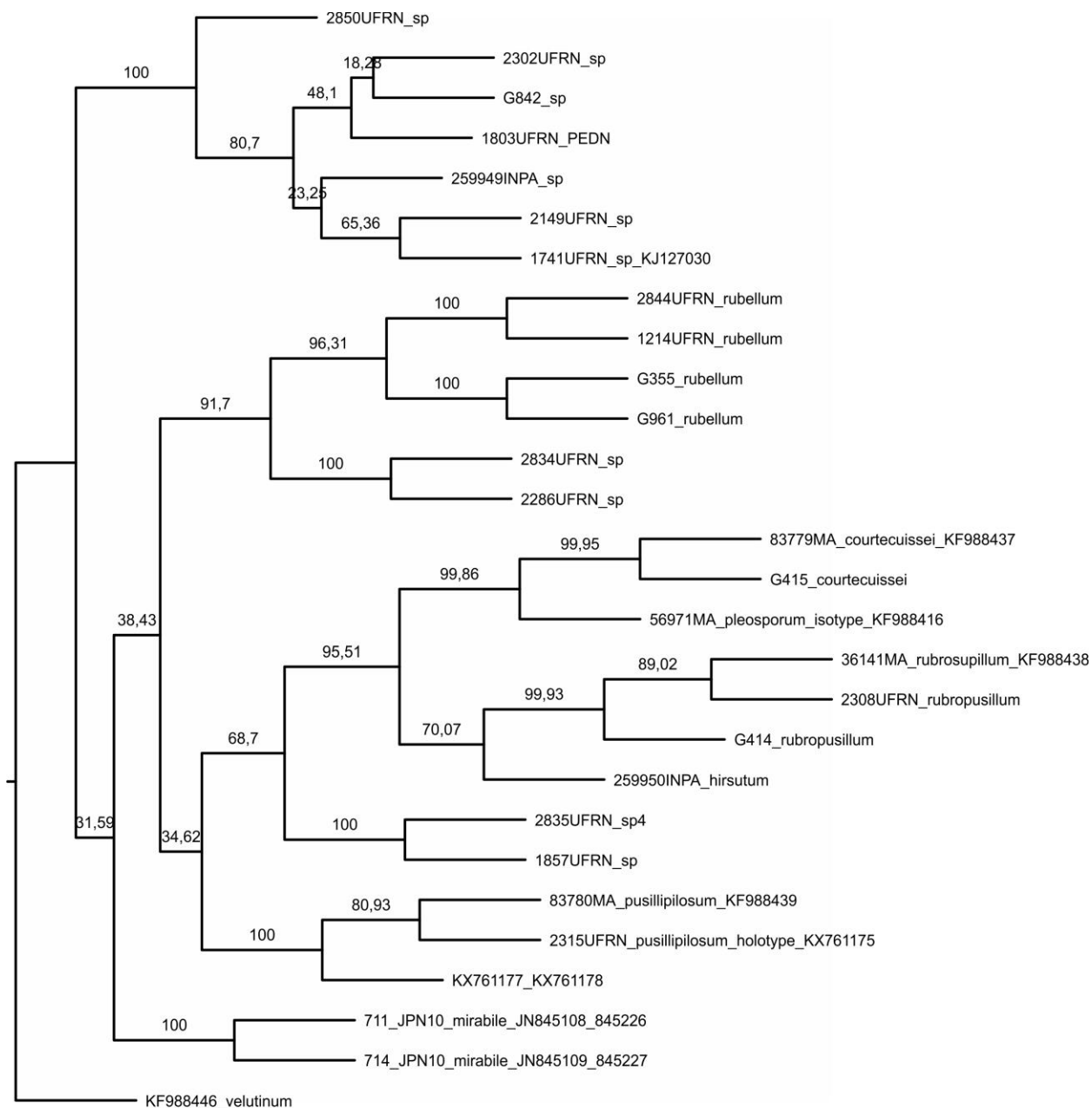


APÊNDICE V

Análise Bayesiana (ITS/LSU nrDNA)

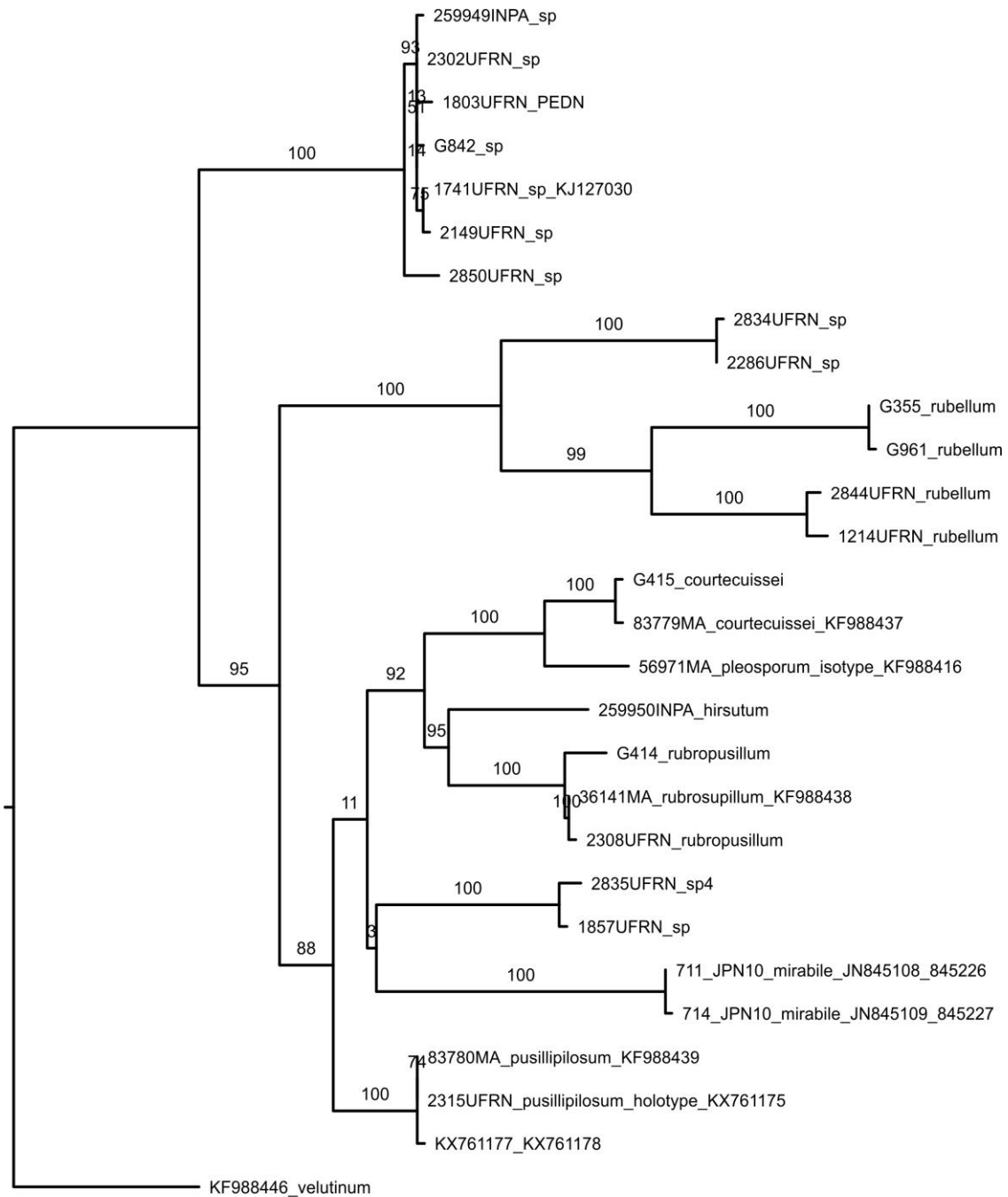


APÊNDICE VI
MÁXIMA PARCIMÔNIA (ITS/LSU nrDNA)



APÊNDICE VII

MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA (ITS/LSU nrDNA)



APÊNDICE VIII

Reconstrução de haplótipos em formato nexus (DNAsp v.5)

#NEXUS

[Hap# Freq. Sequences]

[Hap_1: 8 1-2 13-16 29-30]

[Hap_2: 16 3-4 7-11 17-18 21-23 25-28]

[Hap_3: 2 5 12]

[Hap_4: 1 6]

[Hap_5: 2 19-20]

[Hap_6: 1 24]

[Hap# Freq. Sequences]

[Hap_1: 8 1741UFRN_sp_KJ127030 1741UFRN_sp_KJ127030 2149UFRN_sp-1
2149UFRN_sp-2 1391CEPEC_sp-1 1391CEPEC_sp-2 348UFRN_sp-1 348UFRN_sp-2][Hap_2: 16 G382_sp-1 G382_sp-2 G1045_sp-1 G1045_sp-2 G383_sp-1 G383_sp-2
2302UFRN_sp-1 G842_sp-1 G842_sp-2 259949INPA_sp-1 259949INPA_sp-22655UFRN_sp_AM-1 168UFRN_sp_ESEC-1 168UFRN_sp_ESEC-2 1803UFRN_PEDN-
1 1803UFRN_PEDN-2]

[Hap_3: 2 G384_sp-1 2302UFRN_sp-2]

[Hap_4: 1 G384_sp-2]

[Hap_5: 2 2850UFRN_sp-1 2850UFRN_sp-2]

[Hap_6: 1 2655UFRN_sp_AM-2]

BEGIN DATA;

DIMENSIONS NTAX=6 NCHAR=13;

FORMAT DATATYPE=DNA MISSING=? GAP=- MATCHCHAR=.;

MATRIX

Hap_1 GAATGTACAGGAC

Hap_2C..

Hap_3T..C..

Hap_4 ..GG.G.T..CGG

Hap_5 AG..C.G..AC..

Hap_6G.C..

;

END;

APÊNDICE IX

=====

AMOVA ANALYSIS

=====

Structure: Amazônia / Martinica / Guadelupe / Mata Atlântica e Brejo de Altitude / Caatinga / Mata Atlântica Minas Gerais

Distance method: Jukes and Cantor

AMOVA design and results :

| Source of variation | d.f. | Sum of squares | Variance components | Percentage of variation |
|---------------------------------|-----------|----------------|---------------------|-------------------------|
| Among groups | 5 | 20.374 | 0.86177 Va | 74.37 |
| Among populations within groups | 3 | 0.769 | -0.01746 Vb | -1.51 |
| Within populations | 21 | 6.603 | 0.31444 Vc | 27.14 |
| Total | 29 | 27.746 | 1.15875 | |

Fixation Indices

FSC : -0.05879
FST : 0.72864
FCT : 0.74371

Significance tests (10100 permutations)

Vc and FST : P(rand. value < obs. value) = 0.00059
P(rand. value = obs. value) = 0.00000
P-value = 0.00059+-0.00024

Vb and FSC : P(rand. value > obs. value) = 0.17832
P(rand. value = obs. value) = 0.26139
P-value = 0.43970+-0.00495

Va and FCT : P(rand. value > obs. value) = 0.02584
P(rand. value = obs. value) = 0.00218
P-value = 0.02802+-0.00166

APÊNDICE X (em processo de submissão)

Final Version_7 (Plos One)

Hidden fungal diversity from Neotropics: *Geastrum hirsutum*, *G. schweinitzii* (Basidiomycota, Geastrales) and their allies

Short title: Hidden fungal diversity from Neotropics

Thiago Accioly¹, Julieth O. Sousa¹, Pierre-Arthur Moreau², Christophe Lécure³, Bianca D.B. Silva⁴, Mélanie Roy⁵, Monique Gardes⁵, Iuri G. Baseia⁶ & María P. Martín^{7*}

1. Programa de Pós-Graduação em Sistemática e Evolução, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Av. Senador Salgado Filho, 3000, 59072-970, Natal, Rio Grande do Norte, Brazil.

2. Université de Lille, EA 4483 IMPECS, BP 83, F-5900 Lille, France.

3. Herbarium LIP, UFR Pharmacie, université Lille 2, BP 83, F – 59006 Lille cedex

4. Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia, Ondina, Salvador, Bahia, Brazil.

5. Laboratoire Evolution et Diversite Biologique, Université Toulouse 3 Paul Sabatier, UMR 5174 EDB, UPS, CNRS, IRD, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex, France.

6. Departamento de Botânica e Zoologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Av. Senador Salgado Filho, 3000, 59072-970, Natal, Rio Grande do Norte, Brazil.

7. Departamento de Micología, Real Jardín Botánico-CSIC, Plaza de Murillo 2, 28014 Madrid, Spain.

* Corresponding author

E-mail: maripaz@rjb.csic.es

Abstract

Taxonomy of subciclose neotropical *Geastrum* species have been focus of great divergence among specialists. In our study, type collections were reassessed and compared with recent

collections in order to delimitate species in *Geastrum*, sect. *Myceliostroma*, subsect. *Epigaea*. A thorough revision of morphologic features combined with barcode and phylogenetic analysis (ITS and LSU nrDNA) revealed six new species (*G. neoamericanum*, *G. rubellum*, *G. brunneocapillatum*, *G. baculicrystallum*, *G. rubropusillum* and *G. courtecuissei*). Besides that, the presence of hairs on exoperidium, a commonly used feature to diagnose *Geastrum* species, was proved ineffective because its polyphyly within subsect. *Epigaea* results in cryptic or semi-cryptic species.

Key Words: biodiversity, Fungi, Geastraceae, gasteroid, ITS sequences, taxonomy, species complex

Introduction

The Neotropical biogeographic realm, or Neotropics, comprises Central and South America, and part of North America (southern Mexico). It is considered the most diverse region for well-studied terrestrial taxa, mainly animals (amphibians, reptiles, birds and mammals) and plants (Angiosperms) (Morawetz & Raedig 2007, Morrone 2001, Olson et al. 2001, Sodhi & Ehrlich 2010, Dinerstein et al. 2017). However, knowledge regarding neotropical fungi is still insufficient. Indeed, the neotropical region represents a priority area for taxonomic studies since it encompasses megadiverse countries (Brazil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Mexico, Peru, Venezuela) with hotspot areas, such as Atlantic Rainforest, Cerrado and Caribbean Islands; and tropical ecosystems where many potentially new taxa are threatened by anthropic impact (Myers et al. 2000, Hawksworth et al. 2001, Joppa et al. 2013, Baseia et al. 2016).

Geastrum Pers., is a genus of gasteroid fungi in which the fruiting-bodies open in a stellate pattern once the spores are mature, which makes it popularly known as *earthstars*. Moreover, *Geastrum* is one of the most diverse genera of gasteroid fungi, with 100–120 species around the world (Zamora et al. 2014). Although intensive inventories of gasteroid fungi in Brazil began only in the last two decades, already 56 *Geastrum* species have been described from this country, which comprises approximately half of the global *Geastrum* diversity. In recent years, at least one new species per year has been described from Brazil, including *Geastrum ishikawae* Accioly et al.; *G. pusillipilosum* J.O. Sousa et al.; *G. verrucoramulosum* T.S. Cabral, J.O. Sousa, & Baseia; *G. caririense* R.J. Ferreira et al. ; *G. magnosporum* J.O. Sousa et al. (Sousa et al. 2015, Crous et al. 2016, 2017, 2018 Cabral et al. 2017).

However, a great diversity remains hidden, especially in poorly sampled areas, as well as within species that have been considered of wide distribution, such as *Geastrum triplex* Jungh. (Kasuya et al. 2012). Based on molecular data (ITS and LSU nrDNA loci; as well as a fragment of the *atp-6* gene), these authors reported different groups according to their geographical origin, confirming that the epithet *G. triplex* represents, in fact, a complex of cryptic or semi-cryptic species (Vondrak et al. 2009, Hodkinson & Lendemer 2011, Lumbsch & Leavitt 2011) awaiting for description.

In another recent study about species complexes in sect. *Geastrum*, Zamora et al. (2015) discovered seven new species through integrative taxonomy by analysing not only molecular data, but also chemical and ultra-structural features which are not usually studied in the group. Even so, these studies only emphasized efforts on temperate or sub-tropical species, without much attention to tropical and neotropical regions, where greater diversity is expected

(Hawksworth & Rossman 1997, Hawksworth 2001a,b).

Subiculose *Geastrum* species are generally found in tropical habitats and are encompassed by section *Myceliostroma* (Zamora et al. 2014). The subiculum is a macroscopic, whitish layer, composed of thin, interlaced, sinuous hyphae (Sunhede 1989). This type of mycelium occurs mainly in lignicolous species, but it was also recorded in species growing on soil (Calonge et al. 2005). The most widespread neotropical species with this feature are *Geastrum schweinitzii* (Berk. & M.A. Curtis) Zeller and *G. hirsutum* Baseia & Calonge.

Both *G. schweinitzii* and *G. hirsutum* are included in subsect. *Epigaea* Dissing & M. Lange within sect. *Myceliostroma* (P. Henn.) P. Ponce de León, and there has been an on-going controversy about their identities. In 1989, Ponce de León synonymized ten epithets under the name *G. schweinitzii*, including *G. mirabile* Mont., *G. subiculosum* Cooke & Masee, and *G. trichiferum* Rick; and considered a stipitate variety: *Geastrum schweinitzii* var. *stipitatum* (Solms) P. Ponce de León. The species concept of Ponce de León has been applied by different authors with almost no restrictions since then.

When the epithet *G. trichiferum* (= *Geaster trichifer*) was revived by Trierveiler-Pereira & Silveira (2012), *G. hirsutum* was synonymized into it, mainly based on its hirsute exoperidium. Besides that, later, nomenclatural considerations rejected this synonymy and even the lectotypification of *G. trichiferum* itself (Silva et al. 2015, Zamora & Parra 2016).

This study aimed to enhance the knowledge about neotropical *Geastrum* species richness and taxonomy by investigating potential morphospecies complexes within sect. *Myceliostroma*, subsect *Epigaea*

Materials and Methods

Morphological studies

Macro and micro morphological analyses were performed with fresh and mainly with dry basidiomata from André Maurício Vieira de Carvalho Herbarium, Cocoa Research Center (CEPEC, Itabuna-BA, Brazil); Fungal Collection of the Federal University of Rio Grande do Norte (UFRN–Fungos, Natal-RN, Brazil); Herbarium Anchieta (PACA, Porto Alegre-RS, Brazil); Kew Fungarium of the Royal Botanic Garden (K(M), London, England); National Institute of Amazonian Research (INPA, Manaus-AM, Brazil); U.S. National Fungus Collections (BPI, Beltsville-MD, USA). The descriptions were based on specific literature: Bates (2004), Calonge (1998), Sunhede (1989), Sousa et al. (2014), Zamora et al. (2014). Comparative analyses were done including the following type collections: *Geastrum hirsutum*,

BRAZIL – Pernambuco, Recife, Reserva Ecológica do Gurjaú, 12 Jul. 2003, leg. I.G. Baseia (Ma-Fungi 67886 paratype); *Geastrum pleosporum*, CAMEROON, Centre Province, Department of Nyong & So’o, in the Mbalmayo forest reserve, 47 km South east of Yaounde, 16 Oct. 2002, leg. C. Douanla–Meli (MA–Fungi 56971 isotype); *Geastrum pusillipilosum*, BRAZIL. Paraíba, Mamanguape, REBIO Guaribas, SEMA II, 26 Jun.2014, leg. J.O. Sousa JM100 (UFRN–Fungos 2315 holotype, ITS sequence GenBank KX761175) (Fig 3, C1–C5); *Geastrum trichiferum* PACA 15970, BPI 706088 (Rick’s original collection), and BPI 706086; and *Geastrum schweinitzii*, BRAZIL, Roraima, Alto Alegre, 22 Jun. 1986, leg. K.F. Rodrigues (INPA 143435).

Colour descriptions were based on [Kornerup & Wanscher \(1978\)](#) and [Küppers \(2002\)](#). Sample observations and macro morphological image capturing were done using a stereomicroscope Nikon H600L coupled with a Nikon DS–Ri camera. Micro morphological studies were carried out using a Nikon Eclipse Ni light microscope (LM) coupled with a Nikon DS–Ri camera, and scanning electron microscope (SEM) analysis was done under a Shimadzu SSX–550. For light microscopy, free–hand sections of basidiospores, eucapillitium, rhizomorphs and exoperidial hyphae were mounted in 5% KOH (w/v). Also, microscope slides were mounted in Congo Red to observe clearly the basidia; and Melzer reagent was used to test the exoperidium, subiculum and rhizomorph hyphae reactions. Preparation of the material examined under SEM followed [Silva et al. \(2011\)](#). At least thirty randomly selected basidiospores were measured using LM at 1000× magnification and including surface ornamentation; and the height of the ornamentation was also measured. Basidiospore abbreviations follow [Sousa et al. \(2017\)](#): n = number of randomly measured basidiospores; \bar{x} = mean \pm standard deviation of basidiospore diameter and height (including ornamentation); Q_m = mean height/width quotient. Geographic distributions of delimited taxa followed Biogeographic Realms, Biomes and Ecoregions proposed by [Dinerstein et al. \(2017\)](#).

Molecular Analyses

For UFRN–Fungos, INPA-Fungos and CEPEC samples, the extractions of DNA were performed utilizing 10 mg of gleba from dry basidiomata, preferentially mature gleba. For the DNA isolation, DNeasyTMPlant Mini Kit (Qiagen, Valencia, CA) was used following manufacturer’s instructions; except that the incubation in the lysis buffer was done at 55–60 °C overnight. For all the other samples fungal DNA was extracted from fragments of dried fruitbodies by using the Wizard Genomic Purification kit (Promega, Charbonnière les Bains,

France) according to the manufacturer's recommendations, and the final pellet resuspended in 40ul of sterile water. Internal Transcribed Spacer (ITS) region of the nuclear ribosomal gene, including the 5.8S subunit (ITS nrDNA), the current barcoding of Fungi (Schoch et al. 2012), and Large Subunit region of nuclear ribosomal DNA (LSU nrDNA) were the loci selected for molecular analyses. After DNA extraction, the ITS region were amplified and sequenced using the primer pair ITS1F/ITS4 (Gardes & Bruns 1993, White et al. 1990) for all the samples. Part of the LSU was amplified and sequenced using either the primer pair LR0R/LR5 (Vilgalys & Hester 1990) for UFRN-Fungos, INPA-Fungos and CEPEC samples or the primer pair CTB6-TW14 (White et al. 1990) for the other samples. When amplifications were not obtained, nested PCR of ITS and seminested PCR of LSU were performed: first amplification with primers ITS1F/ITS4B (Gardes & Bruns 1993) and LR0R/LR7 (Vilgalys & Hester 1990), and a second amplification with ITS5/ITS4 (White et al. 1990), and LR0R/LR5 or LR0R/LR4 (Vilgalys & Hester 1990). Amplifications were done using illustra™ PureTaq™ Ready-To-Go™ PCR Beads (Healthcare, Buckinghamshire, UK), adding 1 μl [10 μM] of each primer and 23 μl [1.5–5.0 ng/μl] of isolated DNA, and cycling condition indicated in Martín and Winka (2000). Verification of amplification products was done on 1% agarose gels (UltraPure™ Invitrogen). Purification was done with ExoSAP-IT® (USB Corporation, OH, USA), the samples were sequenced bidirectionally in Macrogen Inc. (Seoul, South Korea). Consensus sequences were obtained using Sequencher 5.2.4 (Gene Codes Corp., USA). Preliminary identifications were performed through megablast searches comparing the newly-generated sequences with those in GenBank (Altschul et al. 1997). Sequences obtained in this study were submitted to Genbank under the accession numbers indicated in Table 1.

The newly-generated ITS and LSU sequences, and homologous sequences retrieved from EMBL/GenBank/DDBJ databases (mainly from Cabral et al. 2014, Crous et al. 2016, Kasuya et al. 2012, Zamora et al. 2014), were separately aligned in MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 (Kumar et al. 2016). Alignment gaps were marked with “–”, unresolved nucleotide positions were indicated with “N”. *Geastrum velutinum* was included as outgroup; this species is included in section *Myceliostroma*, subsection *Velutina* J.C. Zamora, sister clade of subsect. *Epigaea* (Zamora et al. 2014).

The molecular dataset of unambiguously aligned ITS sequences was submitted to three types of analyses: maximum parsimony (MP), maximum likelihood (ML), and Bayesian inference. Concatenate ITS/LSU analyses were also carried out through each method, but

concatenated datasets included only those specimens which have sequences for both ITS and LSU nrDNA (Table 1).

The software PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) version 4.0a (build 159) for 32-bit Microsoft Windows (Swofford 2002) was used for MP analysis, in which minimum length Fitch trees were calculated by heuristic search with the Tree Bisection Reconnection (TBR) algorithm for branch-swapping, collapsing branches if maximum length is zero, and Multitrees option in effect. The trees were obtained by 2 random stepwise addition, and bootstrap of 10,000 replicates (MPbs); gaps were treated as a new state. The consistency index, CI (Kluge & Farris 1969), retention index, RI (Farris 1989), rescaled consistency index, RC (Kluge & Farris 1969) and homoplasy index, HI (Archie 1996), were obtained for the summarized 50% majority rule consensus tree.

ML analyses were performed by Randomized Accelerated Maximum Likelihood (RAxML HPC-2, Stamatakis 2006) implemented in the Cyberinfrastructure for Phylogenetic Research web portal (CIPRES Science Gateway, <http://www.phylo.org/>). The analyses were performed with Lewis ascertainment bias correction and 1,000 bootstrap replicates (MLbs) under the default GTRCAT model. A 50% majority rule consensus tree was calculated from the resulting trees dataset.

Bayesian analyses were conducted with BEAST v2.4.7 software (Bouckaert et al. 2014) along with the utility software BEAUti v2, LogCombiner v2.4.7, and TreeAnnotator v.2.4.3. Both analyses from ITS alone and concatenated ITS/LSU consisted of two different runs with 50 million MCMC generations under Yule model of speciation, sampled every 5,000 generations. Trees were sampled every 5,000 generations, and evolutionary methods were chosen by JmodelTest 2 software (Darriba et al. 2012) for each marker. After checking for convergence between runs on Tracer v1.7 (Rambaut et al. 2018) a portion of trees was discarded as burn-in until the stationary phase. The remaining sampled trees were used to calculate Maximum Clade Credibility (MCC) trees.

Trees resulted from MP, ML and Bayesian analyses were visualized and edited with FigTree (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>) and CorelDraw® Graphics Suite X8.

Terminal nodes which were not supported in all three analyses were reanalyzed using an ITS nrDNA alignment containing only samples which, according morphology, needed to be delimited based on sequences. In this alignment, sequences were cut to avoid short nucleotide coverage at the beginning and at the end, reducing uncertain in the data. This alignment was submitted to Bayesian analysis in BEAST 2 software, following the same methodology described above. The resulting MCC tree was used as input for creating a Topo-Phylogeny

representation (Waese et al. 2017), and a Phylogenetic Network with SplitsTree4 (Huson & Bryant 2006) in order to better visualize species assignment. Final artwork was done in CorelDraw® Graphics Suite X8.

Nomenclature

The electronic version of this article in Portable Document Format (PDF) in a work with an ISSN or ISBN will represent a published work according to the International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants, and hence the new names contained in the electronic publication of a PLOS ONE article are effectively published under that Code from the electronic edition alone, so there is no longer any need to provide printed copies.

In addition, new names contained in this work have been submitted to MycoBank, from where they will be made available to the Global Names Index. The unique MycoBank number can be resolved and the associated information viewed through any standard web browser by appending the MycoBank number contained in this publication to the prefix at <http://www.mycobank.org/MB>. The online version of this work is archived and available from the following digital repositories: PubMed Central, LOCKSS and Digital-CSIC.

Results

The ITS dataset included 49 sequences of *Geastrum* specimens, 36 were generated in this study (Table 1), and 14 obtained from EMBL/GenBank/DDBJ databases. Among these sequences, six are from type collections: K(M) 180187 isotype of *G. schweinitzii*; CORD-MLHC 14 holotype of *Geastrum minutisporum* Hern. Caff. & L.S. Domínguez; MA-Fungi 56971 isotype of *Geastrum pleosporum* Douanla-Meli; MA-Fungi 67886 paratype of *G. hirsutum*; UFRN-Fungos 2315 e UFRN-Fungos 2256 holotype and paratype of *G. pusillipilosum*, respectively.

The ITS alignment resulted in 657 unambiguously aligned nucleotide positions (317 constant, 103 parsimony-uninformative, and 237 parsimony-informative). MP analysis resulted in one most parsimonious tree (S1 Fig) with 862 steps (CI = 0.572, RI = 0.823, RC = 0.471, HI = 0.428). The ITS/LSU concatenated dataset included 28 samples with both ITS and LSU sequences, 1583 unambiguously aligned nucleotide positions, of which 1242 constant, 72 parsimony uninformative, and 269 parsimony-informative. Parsimony analyses resulted in a most parsimonious tree (S3 Fig) with 748 steps (CI = 0.591, RI = 0.779, RC = 0.460, HI =

0.409).

Maximum likelihood analyses with the default model GTRCAT gave a best ITS tree with $-\ln L = -2,900.087$ (S2 Fig). Concatenated ITS/LSU likelihood analyses gave a best tree with $-\ln L = -4340.387$ (S4 Fig).

The evolutionary models chosen by jModel-Test for Bayesian inference were HKY+G for ITS dataset (according to all criteria: AIC, BIC, AICc and DT), and TIM3+I+G for LSU dataset (according to AIC and AICc criteria – BIC and DT suggested TIM3+I, so we decided to use the more thorough algorithm). In the Bayesian analyses, the first 2,000 trees from the non-stationary phase were discarded. Maximum Clade Credibility tree and Posterior Probabilities (PP) were calculated from the 18,002 remaining trees. Summarized MCC tree has $\ln L = -2962.852$. Concatenated ITS/LSU analysis gave us a MCC tree with $\ln L = -4329.812$ (S5 Fig), which has been summarized from 18,002 trees after excluding first 2,000 initial samples from the non-stationary phase.

Tree topologies generated by maximum parsimony (S1 and S3 Figs), maximum likelihood (S2 and S4 Figs), and Bayesian analyses (Fig 1 and S5 Fig) were similar, showing equivalent clustering pattern at terminal nodes. Except that in ML analyses, *G. schweinitzii* K(M) 180187 and the sample INPA143435 do not clustered together, and appear as singletons.

Bottom-up, excluding outgroup, eleven delimited clades, and a singleton are shown in Fig 1 that correspond to 12 species. The singleton is the isotype of *G. pleosporum* Douanla-Meli from Cameroon (Africa); among the delimited clades, six of them constitute new species:

Clade I. *Geastrum schweinitzii* isotype from Suriname (K (M) 180187), and a collection from Roraima-Brazil (INPA 1434535) grouped together. Specimens were collected in “Guiana Shield” biogeomorphological and pristine area at the Amazon forest, where there is a high level of endemism (Fouquet et al. 2012, Silva et al. 2005, Cracraft 1988, Naka 2011, Juen & De Marco 2012, Ribas et al. 2012). The specimens are characterized by small basidiomata (up to 8 mm wide), whitish, tomentose mycelial layer, light brown endoperidium and delimited, fibrillose peristome, small basidiospores (3.5–4.2 μm diam.) with inconspicuous verrucose ornamentation under LM. They have typically caespitose and lignicolous habit, growing on a whitish and developed subiculum

Clade II. The two sequences identified as *Geastrum* aff. *mirabile* Mont. obtained from GenBank (Kasuya et al. 2012) formed a strongly supported group (MPbs =100, MLbs = 100, PP= 1). According to the authors, specimens were collected in Asia (Bonin Island-Japan). In the protologue’s description of *G. mirabile* the specimen has small basidiomata, sessile endoperidial body, basidiospores with 3.5–5.0 μm diam., and lignicolous habit. A revision of

original type collections of *G. mirabile* from Leprieur from French Guiana at PC (Leprieur 849, 2 plates), not successfully sequenced, suggests that *G. mirabile* is a morphological synonym of *G. schweinitzii*. Since we have not been able to analyze the Japanese collections of Kasuya et al. (2012) we cannot argue if it matches or not with morphology found at PC vouchers of *G. mirabile*. However, all available photographs of the samples alleged to be *G. mirabile* at on-line TNS fungarium databases (including source materials of the sequences used in our analysis) are from specimens with small mycelial tufts in a slightly hirsute exoperidium (http://db.kahaku.go.jp/webmuseum_en/mediaDetail?cls=col_b2_01&pkey=36748&lCls=med_b2_01&IPkey=B07-019855&detailnkIdx=0). Thus, Japanese material from TNS claimed to be *G. mirabile* need reassessment because both do not grouped in none of the clades presenting ‘*schweinitzii*-like’ morphology, and do not exhibits this morphological pattern. In the other hand, original PC vouchers can be either a synonym of *G. schweinitzii* or a cryptic species, and only molecular assessment of this material can clarify its real identity.

Clade III. The specimens G385 (LIP PAM/GUAD 11.04) and G415 (LIP FH2004090503) from the Caribbean (Guadeloupe Island, France), and MA-Fungi 83799 (under *Geastrum schweinitzii*) from South America (Argentina), grouped with maximum support (MPbs = 100, MLbs = 100, PP = 1). The specimens are morphologically characterized by its mycelial layer surface at first echinulate with short, whitish hairs, early addressed, forming collapsed ochre–brown patches and veins on whitish ground, and basidiospores with 3.8–5.0 μm diam. These specimens have typically caespitose and lignicolous habit, growing on a whitish and developed subiculum. Both morphological, unique barcode sequence and concatenated ITS/LSU phylogenetic analysis lead us to describe a new species, *G. courtecuissei* sp. nov.

Clade IV (singleton). *Geastrum pleosporum* (MA-Fungi 56971) isotype, from Africa Continent (Cameroon), is the sister species of the previous one. This species is characterized by small basidiomata (4.4–8.9 mm wide), tomentose to rugose mycelial layer when mature, reddish pseudoparenchymatous layer, delimited and conic peristome, and polymorphic basidiospores (4.0–7.0 \times 3.2–5.0 μm). The specimens were found on decaying wood or leaf-litter with cespitose or gregarious growth.

Clade V. Two collections from Brazil, including the paratype of *G. hirsutum* (MA-Fungi 67886) from Brazil, grouped with two collections, G1586 (LIP MR/GUY 12.171) and G1736 (LIP RC/GUY 12.086), from French Guiana. This clade is highly supported (MPbs = 100, MLbs = 97, PP = 1). All specimens have hairy exoperidium, with dark brown hairs, formed by hyphal tufts (0.6–1.8 mm high); endoperidium brownish gray, the peristome is delimited, conic

and fibrillose, darker than endoperidium; basidiospores globose to subglobose, 4.1–4.9 μm diam., ornamentation warts 0.5–1.0 μm high. They were found growing on litter or decaying wood covered by white subiculum and with gregarious habit.

Clade VI. Four specimens, G 386 (LIP RC/MART 03.015), G 414 (LIP CL/MART 08.112), MA-Fungi 36141 (under *G. schweinitzii*) and UFRN 2308, from Central America (Panama), the Caribbean (Martinique Island) and South America (Brazil) grouped together with strong support (MPbs = 100, MLbs = 99, PP = 1). The specimens are morphologically characterized by tomentose exoperidium, rugulose in fully mature basidiomata; reddish pseudoparenchymatous layer, brown when mature; endoperidium brownish gray, fibrillose peristome delimited by a brownish gray line, mammiform, slightly depressed on endoperidium; subglobose to oval basidiospores, 3.7–5.9 μm diam, ornamented by short warts, inconspicuous under LM, 0.1–0.5 μm high under SEM, with planar to rounded tips. They have gregarious or caespitose, lignicolous habit, and were found growing on an orange-white subiculum. Both morphological and unique barcode sequence led us to describe a new species, *Geastrum rubropusillum* sp. nov.

Clade VII. The holotype (UFRN-Fungos 2315) and paratype (UFRN-Fungos 2256) of *G. pusillipilosum*, a recently published species (Crous et al. 2016), grouped together (MPbs = 100, MLbs = 30, PP = 1). They were collected in South America (Brazil and Argentina), and are characterized by small basidiomata (6–17 mm wide); densely hairy exoperidium formed by light brown and short hairs (< 0.3 mm high); fibrillose peristome, with dark brown delimitation; and globose, dark brown basidiospores with 5.0–6.5 μm diam. The specimens were found growing on litter or decaying wood, with white inconspicuous subiculum (Crous et al. 2016).

Clade VIII. A specimen from French Guiana (G394, LIP RC/GUY 08.035) and two from Brazil (UFRN-Fungos 1857 and 2835) joined together in a highly supported group (MPbs = 100, MLbs = 96, PP = 1). The specimens are characterized by tomentose to rugose exoperidium; fibrillose peristome, delimited by a grayish brown line; depressed on endoperidium; cylindrical columella; presence of cystidia on hyphae of subiculum; basidiospores subglobose, 3.6–4.5 μm diam, inconspicuously ornamented under LM, with very short warts (0.02–0.08 μm high). All studied collections are lignicolous and have a caespitose habit. They were found growing on a well-developed whitish subiculum. Both morphological and a unique barcode sequence led us to describe a new species, *Geastrum baculicrystallinum* sp. nov.

Clade IX. Sample UFRN-Fungos 2851 from Central America (Costa Rica), and samples UFRN-Fungos 2286 and 2834 from South America (Brazil) grouped together in a well-supported clade (MPbs = 91, MLbs = 76, PP = 1). All specimens have hairy exoperidium, with

long (0.5–2.0 mm high) and dark brown ephemeral hairs; fibrillose peristome, delimited by a yellowish line; and very small basidiospores, 2.7–4.0 μm diam, basidiospore ornamentation inconspicuous under LM, with very short warts under SEM (up to 0.4 μm high). The specimens of this clade were found growing on decaying wood or litter, and some basidiomata are generally found on termite nests, they grow on orange white subiculum with gregarious or caespitose habit. Both morphological and a unique barcode sequence led us to describe a new species, *Geastrum brunneocapillatum* sp. nov.

Clade X. Three type sequences of *G. minutisporum* from Argentina grouped together (MPbs = 100, MLbs = 98, PP = 1). This species is characterized by saccate basidiomata with mycelial cords on the mycelial layer, endoperidium light yellowish brown, and small basidiospores 2–2.5–3 μm in diam. This species grows on *Polylepis australis* organic soil (Caffot et al. 2016).

Clade XI. Two specimens, G355 (LIP CL/MART 08.067B) and G961 (LIP PAM/MART 12.100), from the Caribbean (Martinique Island), and two from South America (Brazil), UFRN-Fungos 1214 and 2844, came together in a well-supported group (MPbs = 85, MLbs = 86, PP = 0.9). The specimens are characterized by reddish exoperidium, with ephemeral, short (0.34–0.68 mm long) fascicular hairs, spaced apart, concolorous with mycelial layer, peristome delimited by an orange grey line, basidiospores 4.4–6.3 μm diam. They were found on soil covered by leaf–litter or wood, with gregarious growth. Both morphological and unique barcode sequence led us to describe a new species, *Geastrum rubellum* sp. nov.

Clade XII. Fifteen specimens from Brazil, French Guiana and Caribe clustered together in a highly supported group (MPbs = 100, MLbs = 99, PP = 1). They are morphologically characterized by small basidiomata (8–10 mm wide when expanded); with smooth to rugulose exoperidium rugose to tomentose, whitish to light yellow; endoperidium greyish brown to orange grey; fibrillose peristome delimited by a line brownish grey to greyish brown non-concolorous with the endoperidium; columella ampuliform; and globose to subglobose basidiospores, 3.7–5.1 μm diam, with verrucose ornamentation of medium warts (0.43–0.91 μm high) with planar tips. The specimens have typically caespitose and lignicolous habit, growing on a whitish and developed subiculum. Both morphological and unique barcode sequence led us to describe a new species, *Geastrum neoamericanum* sp. nov.

The morphological ambiguity in type collections of *G. schweinitzii* K(M) 180187 along with its not fully supported node among our molecular analysis lead us to create a new alignment with its clade (K(M) 180187 plus INPA 143435), and those species showing morphotypes in accordance with descriptions of *G. schweinitzii* (*G. neoamericanum* sp. nov.,

G. cf. mirabile, and *G. baculicrystallum*). The alignment resulted in 22 sequences (Table 1), with 441 nucleotide positions, and 326 constant nucleotides.

Bayesian analysis of this short alignment, conducted in Beast 2 software, along 50 million generations is shown in Fig 2a, along with Topo-Phylogenetic (Fig 2b) and Network representations (Fig 2c). Maximum Clade Credibility tree summarized after discarding the non-stationary burn in has $\ln L = -1291.281$, and, as well, Topo-Phylogeny and Phylogenetic Network, clearly delimited the clade formed by INPA 143435 plus K(M) 180187 (*G. schweinitzii* isotype) as a solid taxon.

Taxonomy

Geastrum baculicrystallum J.O. Sousa, Accioly, Baseia & M.P. Martín, sp. nov., Fig 2, B1–B5 Mycobank MB [XXXXXX](#)

Etymology. Referring to the crystals of the rhizomorphs with stick shape.

Holotype. BRAZIL, Paraíba, Areia, Mata do Pau Ferro, 22 Jul. 2014, leg. J.O. Sousa, D.S. Alfredo & E.J. Souza, JM137 (UFRN–Fungos 2835, ITS sequence GenBank [XXXXXX](#), LSU sequence GenBank [XXXXXX](#))

Diagnosis. *Geastrum baculicrystallum* is very close to *G. neoamericanum* sp. nov. in morphology; however, *G. baculicrystallum* is differentiated by the cylindrical (2.3×0.9 mm), smaller warts of basidiospores, inconspicuous in light microscope, and presence of cystids in subiculum hyphae.

Description. Unexpanded basidiomata epigeous, brownish grey (5C2 to 5B2), citriciform, 6–8 × 5–8 mm, surface tomentose to rugose when mature, not encrusted with debris. Subiculum white (4A1), covering the substrate, with exudate. Expanded basidiomata saccate, 5–7 mm × 8–10 mm wide. Exoperidium splitting into 5–6 revolute, 3–4 mm diam, triangular rays, non-hygroscopic. Mycelial layer yellowish white (4A2), surface papery, rugose, not encrusted with debris, persistent. Fibrous layer white orange (5A2), papery. Pseudoparenchymatous layer light brown (5D4), persistent. Endoperidial body grayish brown (6E3) subglobose to depressed globose, 2–4 × 3–6 mm, sessile, glabrous. Peristome fimbriate, delimited by aline grayish brown (6D3), lighter than endoperidium, mammiform, depressed on endoperidium. Columella cylindrical, 2.3×0.9 mm, central, inconspicuous, white (4A1).

Subiculum composed of hyaline, filamentous, slender, hyphae, 0.6–1.0 µm diam, dextrinoid, sinuous, crystals not seen, presence of cystids. Rhizomorphs composed of hyaline hyphae, surface covered by crystals, with narrow oblique prism shape, 24.2–41.7 × 8.4–12.3

μm . Mycelial layer formed of hyaline hyphae, thin walled (0.5–0.9 μm diam), 3.1–7.0 μm diam, dextrinoid, surface encrusted, lumen slightly evident, branched. Fibrous layer formed of hyaline hyphae, 5.4–9.2 μm diam, surface non-encrusted, lumen evident. Pseudoparenchymatous layer formed by brownish hyphal cells, subglobose to oval, 30.4–34.9 \times 21.1–30.1 μm , thin-walled (0.6–0.9 μm). Eucapillitium brownish, thick walled (0.4–0.8 μm diam), 2.6–4.7 μm diam, surface slightly encrusted, lumen not evident. Basidia, yellowish, thin to thick walls (0.4–1.2 μm), subglobose to oval, 9.4–16.4 \times 6.4–10.0 μm . Basidiospores brownish, subglobose, 3.8–4.5 \times 3.6–4.4 μm [$x = 4.1 \pm 0.2 \times 3.9 \pm 0.2$, $Q_m = 1.04$, $n = 30$], ornamentation inconspicuous under LM, verrucose under SEM, warts very small (0.02–0.08 μm high).

Ecology and distribution. This species has a Neotropical distribution. Found in the biome Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests of Brazil (Pernambuco coastal forests ecoregion), and French Guiana (Guianan lowland moist forests) on decaying wood with gregarious or caespitose growth.

Additional material examined. BRAZIL, Paraíba, Areia, Mata do Pau Ferro, 17 Jul. 2012, leg. D.S. Alfredo (UFRN–Fungos 1857 paratype, ITS sequence GenBank [XXXXXX](#)). FRENCH GUIANA, Saül, Layon des Grands Arbres, 3 May 2008, leg. R. Courtecuisse (LIP RC/Guy 08.035, ITS sequence GenBank [XXXXXX](#)).

Remarks. This species is basically characterized by basidiomata small (8–10 mm wide when expanded), exoperidium tomentose to rugose; peristome delimited by a grayish brown line, depressed on endoperidium; columella cylindrical (2.3 \times 0.9 mm); basidiospores globose to subglobose 3.6–4.5 μm diam, presence of cystidia on subiculum hyphae. It is morphologically related to *G. neoamericanum*. However, there are small differences between them, the basidiospores of *G. neoamericanum* are slightly larger (3.8–5.1 \times 3.7–4.9 μm), and with longer warts; another difference are the basidia, with clavate, pyriform to lageniform shapes in *G. neoamericanum*, and the crystals with stick shape in *G. baculicrystallum*. The bacullar crystals on the rhizomorphs, and more inconspicuous warts on the basidiospores in *G. baculicrystallum* can differentiated this species from *G. schweinitzii*; we can consider *G. baculicrystallum* a semi-cryptic species of *G. schweinitzii*.

Geastrum brunneocapillatum J.O. Sousa, Accioly, M.P. Martín & Baseia, sp. nov., Fig 3, A1–A5, Mycobank MB [XXXXXX](#)

Etymology. Referring to the dark brown hairs on the exoperidium.

Holotype. Paraíba, Mamanguape, Reserva Biológica de Guaribas, 26 Jun. 2014, leg. J.O. Sousa, Y.M. Nascimento & E.J. Souza JM101 (UFRN–Fungos 2286, ITS sequence GenBank [XXXXXX](#), LSU sequence GenBank [XXXXXX](#)).

Diagnosis. This species is morphologically close to *G. pusillipilosum*; but the non-densely hairy mycelial layer, longer exoperidium hairs (0.5–2.0 mm high) and smaller basidiospores (2.7–4 µm diam.) in *G. brunneocapillatum*, clearly differences these species. Also *G. rubellum* resembles *G. brunneocapillatum*, but the latter has longer (0.5–2.0 mm high) hairs and smaller basidiospores 2.8–4.0 µm diam.

Description. Unexpanded basidiomata epigeous, brown (5E5) to brownish orange (5C4), subglobose, pyriform, obpyriform to oval, 7–13 × 6–10 mm, surface hairy, not encrusted. Subiculum orange white (6A2) under some caespitose basidiomata. Expanded basidiomata saccate, 4.1–11 mm high × 8–26 mm wide. Exoperidium splitting into 5–7 revolute, triangular rays, non-hygroscopic. Mycelial layer yellowish (5D4), not encrusted with debris, persistent or peeling away in irregular patches. Hairs dark brown, long (0.5–2 mm high), ephemeral when fully mature. Fibrous layer yellowish white (4A2), papery. Pseudoparenchymatous layer yellowish (5D4), persistent, glabrous. Endoperidial body globose, 4–9 × 3–11 mm, sessile, glabrous, grey orange (5B2). Columella cylindrical, 4.9×1.7 mm, central, inconspicuous, grey orange (6B2). Peristome finally fibrillose, delimited, delimitation yellowish (5D4), darker than endoperidium. Gleba dark brown (6F4).

Subiculum composed of hyaline, filamentous, slender, hyphae, 0.9–1.0 µm diam, dextrinoid, sinuous. Subiculum and rhizomorphs with surface covered by crystals, with coarser and more irregular oblique prism shape. Mycelial layer composed of hyaline to yellowish hyphae, thin-walled hyphae (<1 µm), 1.66–3.04 µm diam, dextrinoid, lumen not evident. Hairs dark brown, thick-walled (0.7–1.0 µm.), skeletal hyphae, 3.2–4.5 µm diam, strongly dextrinoid, sinuous, lumen not conspicuous. Fibrous layer composed of hyaline, sinuous, thick-walled hyphae (0.7–1.15 µm), 3.8–7.6 µm diam, encrusted, branched, lumen evident. Pseudoparenchymatous layer composed of light brown, thin-walled (0.75–1.48 µm) hyphal cells, oval, ellipsoid, lageniform to pyriform, 30.5–65.6 × 21.1–55.5 µm. Eucapillitium yellowish brown, thin walls (0.5–1.0 µm), 1.5–3.8 µm diam, encrusted or not, lumen evident. Basidia, yellowish, thin walls (0.4–0.7 µm), clavate, pyriform to lageniform, 12.2–19.3 × 3.8–6.7 µm. Basidiospores yellowish, globose to subglobose, 2.8–4.0 × 2.7–4.0 µm [$x = 3.3 \pm 0.4 \times 3.2 \pm 0.4$, $Q_m = 1.03$, $n = 90$], ornamentation inconspicuous under LM, verrucose under SEM; warts short (up to 0.4 µm high), rounded tips, apiculus reduced.

Ecology and distribution. This species has a Neotropical distribution. Found in the biome Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests of the Brazil (Pernambuco coastal forests and Pernambuco interior forests ecoregions) and Costa Rica (Isthmian-Atlantic moist forests ecoregion) on soil covered by leaf-litter, decaying wood or termites nest, with gregarious or caespitose growth.

Additional material examined. BRAZIL, Paraíba, Areia, Mata do Pau Ferro, Trilha Boa Vista, 21 Jul. 2014, leg. J.O. Sousa, D.S. Alfredo & E.J. Souza, JM117 (UFRN-Fungos 2834, ITS sequence GenBank [XXXXXX](#)). COSTA RICA, La Selva Biological Station, C. Ovrebo 2303 (UFRN-Fungos 2851, ITS sequence GenBank [XXXXXX](#)).

Additional species examined. *Geastrum hirsutum*, BRAZIL – Pernambuco, Recife, Reserva Ecológica do Gurjaú, 12 Jul. 2003, leg. I.G. Baseia (Ma-Fungi 67886 paratype ITS sequence GenBank [XXXXXX](#)) (Fig 3, B1–B5). *Geastrum pusillipilosum*, BRAZIL. Paraíba, Mamanguape, REBIO Guaribas, SEMA II, 26 Jun.2014, leg. J.O. Sousa JM100 (UFRN-Fungos 2315 holotype, ITS sequence GenBank KX761175) (Fig 3, C1–C5).

Remarks: This species is recognized by its yellowish exoperidium; with ephemeral, long (0.5–2.0 mm high), dark brown hairs; peristome delimited by a yellowish line; and basidiospores globose to subglobose, 2.8–4.0 µm diam. It is morphologically close to other species with hairy exoperidium, such as *G. pusillipilosum* and *G. rubellum*; however, these four species are fundamentally distinct by their larger basidiospores (5.0–6.5 µm diam and 4.4–6.3 µm diam., respectively). Additionally, *G. pusillipilosum* and *G. rubellum* have smaller hairs in the exoperidium (up to 0.3 mm; and up to 0.68 mm longer, respectively) than *G. brunneocapillatum*. We can consider *G. brunneocapillatum* a semi-cryptic species of *G. hirsutum* (Fig 3, B1–B5), since the latter species has slightly larger basidiospores 4.1–4.9 µm. Another species with similar morphological features to *G. brunneocapillatum* is *G. minutisporum* described without subiculum and with very tiny basidiospores (2)-2.5–3 mm diam (Caffot et al. 2016).

Geastrum courtecuissei P.-A. Moreau, C. Lécure, sp. nov., Fig 2,C1–C5
Mycobank MB [XXXXXX](#)

Etymology. In honor to Dr. Courtecuisse, research scientist from France.

Holotype. GUADELOUPE, Saint-Claude, Matouba, along the Victor Hugues trail, on litter of *Cupressus* cf. *macrocarpa*, leg. F. Hairie, 9 Sep. 2004, LIP FH2004090503, ITS sequence GenBank [XXXXXX](#))

Diagnosis. This species is similar to *G. baculicrystallum*, but *G. courtecuissei* is distinguished by the presence of echinulate exoperidium and basidiospores with longer warts, conspicuous under LM. Another morphologically closely related species is *G. pleosporum*, which has polymorphic basidiospores ($4.0\text{--}7.0 \times 3.2\text{--}5.0 \mu\text{m}$), while, *G. baculicrystallum* has globose to subglobose basidiospores ($3.7\text{--}4.9 \mu\text{m}$ diam.)

Description. Unexpanded basidiomata epigeous, light brown (N₁₀Y₃₀M₁₀), subglobose to citriciform, $2.5\text{--}22 \times 4.1\text{--}20$ mm, surface slightly tomentose to rugulose, papery to cottonous, not encrusted. Subiculum whitish (N₁₀Y₂₀M₁₀), covering the substrate. Expanded basidiomata saccate, $2.8\text{--}8.1$ mm high \times $4.8\text{--}35$ mm wide. Exoperidium splitting into 4–8 revolute rays, non-hygroscopic. Mycelial layer at first echinulate with short, whitish hairs, easily broken, forming collapsed ochre–brown patches and veins on whitish ground, light brown (N₁₀Y₄₀M₁₀), not encrusted. Fibrous layer papery, white (N₀₀Y₁₀M₀₀). Pseudoparenchymatous layer orange brown (N₀₀Y₄₀M₁₀), peeling-off in irregular patches. Endoperidial body surface steel grey when fresh, brown (N₃₀Y₃₀M₂₀) when dry, subglobose, $1.5\text{--}2.6 \times 3.0\text{--}15$ mm sessile, covered with a persistent whitish tomentum. Peristome fimbriate, delimited by line light brown (N₂₀Y₂₀M₁₀), lighter or darker than endoperidium, mammiform to papilla-like, < 1 mm high, $2\text{--}2.5$ mm wide, depressed on endoperidium. Columella not seen. Mature gleba greyish brown (N₇₀Y₂₀M₁₀)

Subiculum composed of hyaline, filamentous, slender hyphae, $<1\text{--}1.8 \mu\text{m}$ diam, dextrinoid, strongly sinuous, thick-walled, sometimes coiled; in depth, made of more or less parallel slender hyphae $1\text{--}2.5 \mu\text{m}$ diam, with sparse broader skeletal hyphae $2.3 \mu\text{m}$ diam, all smooth and colorless, slightly dextrinoid; with crystals coarser and more irregular oblique prisms. Rhizomorphs composed of hyaline, slender hyphae, $1.0\text{--}3.0 \mu\text{m}$ diam, lumen not evident, some with clamps and ampulliform septa, surface covered by crystals, with narrow oblique prism shape. Mycelial layer formed of hyaline, thick walled ($0.5\text{--}3.5 \mu\text{m}$ diam) hyphae, $2.9\text{--}6.0 \mu\text{m}$ diam, dextrinoid, surface not encrusted, lumen evident, not branched, some with yellow granular content; terminations rounded to attenuate, smooth, always with yellow content. Fibrous layer formed of hyaline, thin-walled ($1.0\text{--}1.1 \mu\text{m}$ diam) hyphae, $3.9\text{--}7.5 \mu\text{m}$ diam, surface encrusted, lumen evident. Pseudoparenchymatous layer formed by hyaline to yellowish hyphal cells, subglobose, ellipsoid to pyriform, $19.5\text{--}37 \times 18.0\text{--}36.5 \mu\text{m}$, thin-walled ($0.8\text{--}1.0 \mu\text{m}$ diam). Eucapillitium light brown, $2.5\text{--}3.9 \mu\text{m}$ diam, thin-walled ($<1 \mu\text{m}$ diam), surface not encrusted, no lumen evident. Basidia cylindrical, pyriform to elongated $9\text{--}20 \times 2\text{--}6.5 \mu\text{m}$, 2–4 sterigmate. Basidiospores brownish, globose to subglobose, $3.8\text{--}5.0 \times 3.7\text{--}4.9 \mu\text{m}$ [$\bar{x} = 4.1 \pm 0.4 \times 4.0 \pm 0.3$, $Q_m = 1.03$, $n = 30$], ornamentation conspicuous in LM.

Ecology and distribution. This species has a Neotropical distribution. Found in the biome Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests of Argentina (Alto Paraná Atlantic forests ecoregion) and Guadeloupe Island (Leeward Islands moist forests ecoregion).

Additional material examined. ARGENTINA, Puerto Iguazú, *no date*, leg. E. Grassi (MA–Fungi 83779, ITS sequence GenBank KF988437, LSU sequence GenBank KF988567). GUADELOUPE, Saint–Claude, Matouba, along the Victor Hugues trail, on litter of *Cupressus* cf. *macrocarpa*, 10 Aug. 2011, leg. P.-A. Moreau, LIP PAM/GUAD 11.04, ITS sequence GenBank [XXXXXX](#)).

Remarks. This species has an exoperidium layer at first echinulate, forming collapsed ochre–brown patches and veins on whitish ground when fully mature; peristome delimited by a light brown line, depressed on endoperidium; basidiospores globose to subglobose with 3.8–5.0 µm diam. It resembles *G. pusillipilosum*, however, *G. pusillipilosum* has a densely hairy exoperidium and larger basidiospores (5.0–6.5 µm diam). *Geastrum schweinitzii*, and *G. neoamericanum* are other species with very closely related morphology, but these species do not have echinulate exoperidium. *Geastrum pleosporum* is very close to *G. courtecuissei* in the phylogenetic tree, but *G. pleosporum* differs in having a reddish pseudoparenchymatous layer, polymorphic basidiospores (4.0–7.0 × 3.2–5.0 µm) with smooth to sub-smooth ornamentation.

Geastrum neoamericanum J.O. Sousa, Accioly, M.P. Martín & Baseia, sp. nov., Fig 2, A1–A5, Mycobank MB [XXXXXX](#)

Etymology. Referring to the widespread occurrence in Latin America.

Holotype. BRAZIL, Paraíba, Mamanguape, REBIO Guaribas, SEMA II, 25 Jun. 2014, J.O. Sousa, Y.M. Nascimento & E. Souza JM90 (UFRN–Fungos 2302, ITS sequence GenBank [XXXXXX](#))

Diagnosis. This species is morphologically similar to *Geastrum baculicrystallum*, but *G. neoamericanum* is differentiated by ampuliform columella 4.5×0.6 mm, longer warts of basidiospores (0.43–0.91 µm high), conspicuous in light microscope, and absence of cystidia in subiculum hyphae.

Description. Unexpanded basidiomata epigeous, yellowish white (4A2), citriciform to lacrimiform, 5–9 × 3–8 mm, surface tomentose to rugulose when mature, not encrusted. Subiculum white (4A1), covering the substrate, producing exudate in some basidiomata. Expanded basidiomata saccate, 3–8 mm high × 8–10 mm wide. Exoperidium splitting into 5–6 revolute, triangular rays, 2–3 mm diam, non–hygroscopic. Mycelial layer yellowish white

(4A2) to orange white (5A2), surface rugose, tomentose to papery when mature, not encrusted, persistent. Fibrous layer papery, white (4A1). Pseudoparenchymatous layer brown (6D4) to orange grey (5B4), persistent. Endoperidial body greyish brown (6F3) to orange grey (5C3), subglobose to depressed-globose, $3\text{--}5 \times 4\text{--}6$ mm sessile, glabrous. Peristome fimbriate, with folds on apex, delimited by a line brownish grey (6F2) to greyish brown (5C3), lighter than endoperidium, mammiform, < 1 mm high. Columella ampuliform, 4.5×0.6 mm, central, inconspicuous, orange white (5A2).

Subiculum composed of hyaline, filamentous, slender hyphae, $0.6\text{--}1.7$ μm diam, dextrinoid, strongly sinuous. Rhizomorphs composed of hyaline, slender hyphae, $1.2\text{--}2.5$ μm diam, surface encrusted, lumen not evident, surface covered by crystals, with narrow oblique prism shape. Mycelial layer formed of hyaline, thick-walled ($0.5\text{--}1.2$ μm diam) hyphae, $5.3\text{--}10.1$ μm diam, dextrinoid, surface not encrusted, lumen evident, branched apex. Fibrous layer formed of hyaline, thick walled ($0.6\text{--}1.3$ μm diam) hyphae, $5.1\text{--}9.5$ μm diam, surface encrusted, lumen non-evident. Pseudoparenchymatous layer formed by brownish hyphal cells, subglobose to pyriform, $32.6\text{--}59.5 \times 23.4\text{--}40.8$ μm , thick-walled ($0.9\text{--}1.8$ μm diam). Eucapillitium dark brown, $2.7\text{--}4.0$ μm diam, thin-walled ($0.5\text{--}0.8$ μm diam), surface slightly encrusted, no lumen evident. Basidia, yellowish, thin-walled ($0.4\text{--}0.7$ μm), clavate, pyriform to lageniform, $9.2\text{--}18.7 \times 7.5\text{--}15.5$ μm . Basidiospores brownish, globose to subglobose, $3.8\text{--}5.1 \times 3.7\text{--}4.9$ μm [$x = 4.3 \pm 0.3 \times 4.2 \pm 0.3$, $Q_m = 1.03$, $n = 90$], ornamentation conspicuous in LM, densely verrucose under SEM, medium warts ($0.43\text{--}0.91$ μm high) with planar tips.

Ecology and distribution. This species has a Neotropical distribution. Found in the biome Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests of the Brazil (Alto Paraná Atlantic forests, Bahia coastal forests, Pernambuco coastal forests, Pernambuco interior forests, Uatumã-Trombetas moist forests) and the Guiana shield (Suriname and French Guiana, Guyanan lowland moist forests ecoregion), and in the Caribbean (Guadeloupe, Martinique). Always growing on abundant subiculum, which cover decaying wood, forming usually cespitose basidiomata.

Additional specimens examined. BRAZIL, Paraíba, Areia, Mata do Pau Ferro, Trilha Engenho Triunfo, 18 Jul. 2013, J.O. Sousa & D.S. Alfredo, JM64 (UFRN-Fungos 2149, ITS sequence GenBank [XXXXXX](#), LSU sequence GebBank [XXXXXX](#)); Rio Grande do Norte, Parnamirim, Mata da Base Aérea de Natal, 23 Aug. 2007, leg. E.P. Fazolino (UFRN-Fungos 348, ITS sequence GenBank [XXXXXX](#)); Rondônia, Módulo Abunã, 25 Jun. 2014, leg. M.D.F. Santana (INPA 259949, ITS sequence GenBank [XXXXXX](#)); Minas Gerais, Santa Rita do Sapucaí, Reserva Biológica Municipal Santa Rita Mítzi Brandão, 2015, leg. D.S. Alfredo & P.

Lavor, DSA279 (UFRN–Fungos 2850, ITS sequence GenBank [XXXXXX](#)); Bahia, Ilhéus, RPPN Mãe da Mata, 19 Dec. 2006, leg. J.L. Bezerra 858 (CEPEC 1391, ITS sequence GenBank [XXXXXX](#)). GUADELOUPE, Petit-Bourg, Carrère, Forêt départementalo-domaniale de Bois Sergeant, 21 Nov. 2006, leg. C. Lécuro (LIP CL/Guad 06.010); Petit-Bourg, Route forestière de Jules, domaine de Duclos, 24 Nov. 2006, leg. C. Lécuro (LIP CL/Guad 06.056). MARTINIQUE, Saint-Esprit, morne David, 23 Aug. 2004, leg. C. Lécuro (LIP CL/Mart 04.001). FRENCH GUIANA, 1 Mar. 2012, leg. J.-L. Cheype (LIP JLC12030103); 2012, leg. M. Roy G1045 (LIP MR–GUY–12–004).

Remarks. This species is mainly characterized by small basidiomata (9–10 mm wide when expanded); exoperidium whitish to yellowish and rugose to tomentose; pseudoparenchymatous layer brown to orange grey; peristome mammiform, delimited by a brownish grey to greyish brown line; columella ampuliform; basidiospores globose to subglobose ($Q_m = 1.03$), 3.7–5.1 μm diam, with medium warts (0.43–0.91 μm high). It is a semi-cryptic species with *G. schweinitzii*, being distinct just by slightly larger size of basidiospores 3.7–5.1 μm diam (against 3.5–4.2 μm in *G. schweinitzii*), and by longer warts on basidiospores (0.43–0.91 μm high), which are conspicuous under LM (against inconspicuous in *G. schweinitzii*). It also resembles *G. rubropusillum*, but the darker mycelial and pseudoparenchymatous layers (brownish and reddish, respectively), peristome depressed on endoperidium, and subglobose to oval basidiospores ($Q_m = 1.07$) distinguish *G. rubropusillum* from *G. neoamericanum*.

Geastrum rubellum P.-A. Moreau & C. Lécuro. sp. nov., Fig 3, D1–D5,

Mycobank MB [XXXXXX](#)

Etymology. Named in reference to its reddish-coloured exoperidium.

Holotype. MARTINIQUE, Le Prêcheur, Anse Coulevre, path towards Anse Lévrier, 17 Aug. 2012, leg. P.-A. Moreau, LIP PAM/Mart 12.100, holotype, ITS sequence GenBank [XXXXXX](#), LSU sequence GenBank [XXXXXX](#)).

Diagnosis. This species is morphologically similar to *G. pusillipilosum* (Fig 3, C1–C5), but the non-rugose and non-densely hairy mycelial layer, longer exoperidium hairs (0.34–0.68 mm high), grayish endoperidium, and reddish pseudoparenchymatous layer in *G. rubellum*, clearly differentiate these species. Also *G. rubellum* resembles *G. brunneocapillatum*, but *G. rubellum* has reddish to brownish exoperidium with smaller hairs.

Description. Unexpanded basidiomata, globose to slightly attenuate at base, somewhat umbonate (more conspicuously when sectioned) before opening, 5–12 mm wide. Expanded basidiomata saccate, 10 mm high \times 8.5–30 mm wide. Exoperidium splitting into 5–7 rays, involute or revolute, sometimes bifid, non-hygroscopic. Subiculum white (4A1) to yellowish white, just on basidiomata base or widely spread. Mycelial layer pale pinkish white at first then becoming pinkish red, brown (5E6) when dried, surface not encrusted, rugose, slightly hirsute and persistent. Hairs concolorous with mycelial layer, spaced apart, 0.34–0.68 mm high, becoming vinaceous pink–red colour when collapsing. Fibrous layer pinkish gray when fresh, then yellowish white (4A2), papery. Pseudoparenchymatous layer purplish pink when fresh, brownish grey (6D3) when dried, persistent. Endoperidial body grey (6D3), subglobose, 6×3 –10 mm, sessile, surface glabrous. Peristome fimbriate, delimited by a line orange grey (6B2), mammiform, concolorous with endoperidium. Columella distinct, intruding $2/3$ into the glebal mass, white, cylindrical. Mature gleba dark brown (6F4).

Subiculum composed of hyaline, filamentous, slender hyphae, dextrinoid, 0.9–1.6 μm diam, sinuous, presence of abundant crystals, with coarser and more irregular oblique prism shape, often clustered in rose-like aggregates, mostly on surfaces but also internal, 3–25 μm long. Mycelial layer composed of hyaline, thin-walled hyphae (0.5–0.7 μm), 2.3–4.5 μm diam, dextrinoid, sinuous, surface not encrusted, lumen inconspicuous. Hairs composed of thick-walled (0.5–1.2 μm), brownish, skeletal hyphae, 4.7–6.4 μm diam, strongly dextrinoid, surface not encrusted, lumen not evident or slightly evident. Fibrous layer composed of hyaline, sinuous, thick-walled hyphae (0.6–0.9 μm), 4.3–7.2 μm diam, slightly encrusted, lumen evident. Pseudoparenchymatous layer composed of light brown, thin-walled (0.8–1.3 μm) hyphal cells, subglobose to oval, 33.7 – 57.0×41.4 – $37.1 \mu\text{m}$. Eucapillitium brownish, thick walls (0.5–1.1 μm), 2.3–5.5 μm diam, surface encrusted, lumen evident. Basidia globose before maturity, then vesiculose to lageniform with a subcapitate neck bearing the inconspicuous sterigmata, 6.5 – 12×5 – $6.8 \mu\text{m}$. Basidiospores dark brown, globose to subglobose, (3.5) 4.4 – 6.3×4.4 – $6.0 \mu\text{m}$ [$x = 5.5 \pm 0.5 \times 5.3 \pm 0.1$, $Q_m = 1.03$, $n = 60$], ornamentation conspicuous under LM, warts 0.6–1.2 μm high.

Ecology and distribution. This species has a Neotropical distribution. Found in the biome Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests of the Brazil (Atlantic Coast restingas and Southwest Amazon moist forests ecoregions), and Martinique Island (Windward Islands moist forests ecoregion) on soil covered by leaf-litter or decaying wood with gregarious growth.

Additional material examined. BRAZIL. Rio Grande do Norte, Baía Formosa, Reserva Particular do Patrimônio Natural Mata Estrela, 09 Jun. 2009, leg. B.D.B Silva, I.G. Baseia, T.S.

Cabral (UFRN–Fungos 1214, paratype, ITS sequence GenBank KJ127029, LSU sequence GenBank JQ683662); Acre, Floresta Nacional do Macauã, 29 Jan. 2016, leg. A.M. Ottoni, AMO 604 (UFRN–Fungos 2844, paratype, ITS sequence GenBank XXXXXX, LSU sequence GenBank XXXXXX). MARTINIQUE, Le Prêcheur, Anse Couleuvre, along the road, in secondary mesophytic forest, 25 Aug. 2008, leg. C. Lécuru (LIP CL/Mart 08.067B, ITS sequence GenBank XXXXXX).

Remarks. This species is recognized by the reddish to brown exoperidium in fully mature basidiomata, and verrucose to hairy mycelial layer, with ephemeral, short (0.34–0.68 mm high) spaced apart fascicular hairs; grey endoperidium; peristome delimited by an orange grey line; and basidiospores globose to subglobose, 4.4–6.3 μm diam. According to its morphology, *G. rubellum* is very similar to *G. hirsutum*. Because of it some taxonomic misunderstandings can occur, as happened with the collection UFRN–Fungos 1214, which was previously determined as *G. hirsutum* (Cabral et al. 2014). However, *G. hirsutum* is distinguished by lighter endoperidium (grey orange 5B2), and by longer (0.6–1.8 mm high) and darker (dark brown) hairs on exoperidium. The collection UFRN–Fungos 1214 is described here as *G. rubellum*.

Geastrum rubropusillum J.O. Sousa, Accioly, M.P. Martín & Baseia, sp. nov.,
Fig 2, D1–D5, Mycobank MB XXXXXXX

Etymology. Referring to the reddish pseudoparenchymatous layer and the small size of basidiomata.

Holotype. MARTINIQUE, Le Prêcheur, anse Couleuvre, 1 Sep. 2003, leg. R. Courtecuisse, LIP RC/Mart 03.015, ITS sequence GenBank XXXXXX, LSU sequence GenBank XXXXXX).

Diagnosis. This species is morphologically close to *Geastrum pleosporum*, but *G. rubropusillum* is distinguished by mammiform peristome and subglobose to oval basidiospores, (3.8–5.9 \times 3.7–5.3 μm) with short warts (0.1–0.5 μm high).

Description. Unexpanded basidiomata epigeous, napiform to citriciform, light brown (5D4), 4.3–8.0 mm \times 4.0–7.4 mm, surface densely tomentose to rugulose when mature, not encrusted with debris. Subiculum white orange (5A2) to yellowish (4A2), covering the substrate, with rhizomorph light brown (5D4) attached. Expanded basidiomata saccate, 2.9–7 mm high \times 7.0–9.5 mm wide. Exoperidium splitting into 5–6 revolute, triangular rays, 3–4 mm diam, non-hygroscopic. Mycelial layer light brown (5D4) to orange white (N₀₀Y₃₀M₁₀), surface papery slightly tomentose to rugose, not encrusted with debris, persistent. Fibrous layer papery,

yellowish white (4A2). Pseudoparenchymatous layer pale red (7A3) when fresh and light brown (6D4) to brown (N₇₀Y₉₀M₅₀) when dried, persistent or cracking on the base of rays. Endoperidial body brownish gray (6D2) to greyish brown (N₇₀Y₄₀M₂₀), globose to subglobose, 3.0–5.5 × 3.0–6.0 mm sessile, glabrous. Peristome fibrillose, delimited by a line brownish gray (6E2), lighter than endoperidium, mammiform, 2 mm wide, up to 1 mm height, slight depressed on endoperidium. Columella cylindrical, 4.2 × 0.4 mm, central, conspicuous, yellowish white (3A2). Mature gleba brown (6E4).

Subiculum composed of hyaline, filamentous, slender hyphae, 0.9–1.2 μm diam, dextrinoid, sinuous. Rhizomorphs composed of hyaline, slender hyphae, lumen not evident, surface covered by crystals, with coarser and more irregular oblique prism shape, 1.1–2.9 × 6.2–8.2 μm. Mycelial layer formed of hyaline to yellowish hyphae, thin walled (1 < μm diam), 2.8–4.8 μm diam, dextrinoid, surface encrusted, lumen evident, unbranched. Fibrous layer formed of hyaline hyphae, 4.6–8.7 μm diam, surface not encrusted, lumen not evident. Pseudoparenchymatous layer formed by brownish hyphal cells, subglobose to pyriform, 29.4–53.2 × 22.5–40.5 μm, thin-walled (<1 μm). Eucapillitium 2.2–4.4 μm diam, thick-walled (>1 μm diam), sinuous, branched, surface slightly verrucose, encrusted, lumen evident, dark brown in 5% KOH. Basidia subglobose to clavate, 4.5–21.4 × 3–6.6 μm, 3–5 sterigmata, yellowish brown in 5% KOH. Basidiospores subglobose to oval, 3.8–5.9 × 3.7–5.3 μm [$x = 4.3 \pm 0.5 \times 4.6 \pm 0.4$, $Q_m = 1.05$, $n = 60$], yellowish, ornamentation inconspicuous under LM, verrucose under SEM, warts short (0.1–0.5 μm high), slightly columnar, with planar to rounded tips, apiculus reduced surrounded by columnar processes.

Ecology and distribution. This species has a Neotropical distribution. Found in the biomes Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests Brazil (Pernambuco coastal forests ecoregion) and Martinique Island (Windward Islands moist forests), and in biome Mangroves of Panamá (Southern Mesoamerican Pacific mangroves ecoregion) on decaying wood, fruiting gregarious, rarely cespitose.

Additional material examined. BRAZIL, Paraíba, Areia, Mata do Pau Ferro, Trilha do Cumbe, 15 Jul. 2013, leg. J.O. Sousa, D.S. Alfredo & R.A Lima JM36 (UFRN–Fungos 2308, paratype, ITS sequence GenBank [XXXXXX](#), LSU sequence GenBank [XXXXXX](#)). PANAMA, Coiba Island, 15 Nov. 1996, leg. F. Pando & M.P. Núñez (MA–Fungi 36141, ITS sequence GenBank [KF988438](#), LSU sequence GenBank [KF988568](#)). MARTINIQUE, Le Robert, bois Pothau, 30 Aug. 2008, leg. C. Lécuro (LIP CL/Mart 08.112, ITS sequence GenBank [XXXXXX](#)).

Remarks. This species has basidiomata small (7–9 mm wide when expanded), exoperidium light brown, tomentose to rugulose when mature; pseudoparenchymatous layer reddish when fresh to light brown when mature; peristome slightly depressed on endoperidium; basidiospores subglobose to oval ($Q_m = 1.07$) with 4.2–5.9 μm diam, warts short (0.1–0.5 μm high) with planar to rounded tips. Based on morphology, *G. rubropusillum* is very similar to *G. schweinitzii*, and this explains some misidentifications, such as the collection MA–Fungi 36141, which was previously identified as *G. schweinitzii* (Zamora et al. 2014) and it belongs to the species *G. rubropusillum*. According to our data, *Geastrum schweinitzii* differs from *G. rubropusillum* by lighter pseudoparenchymatous layers (whitish when fresh), peristome non-depressed on endoperidium, and globose basidiospores. Another species similar to *G. rubropusillum* is *G. pusillipilosum*, which is distinct by densely hairy exoperidium and globose basidiospores ($Q_m = 1.00$).

Discussion

This study uncovered a hidden richness of subiculate neotropical *Geastrum* species. From our analyses 12 species were recovered, mainly collected in South and Central America, of which, six were unknown species to science. Thus, we confirm the underestimated biodiversity of the genus *Geastrum* in the Neotropical region, illustrated by two cases of species complexes involving *G. schweinitzii* and *G. hirsutum*.

The barcode sequence (ITS) of the isotype of *G. schweinitzii* (K (M) 180187) grouped with only one sequence (INPA 143435) in Clade I. It is interesting to note that these two collections are from same biogeomorphological region: the Guiana Shield, revealing a possible scenario for allopatric or parapatric speciation dynamics in which *G. schweinitzii* may be endemic, since Pakaraima Mountains are proved to be an ecological barrier for many organisms (Fouquet et al. 2012, Uehling et al. 2012, Wurdack 2017). Keeping this in mind, the ten synonyms of *Geastrum schweinitzii* proposed by Ponce de León (1968) need to be reassessed. Furthermore, some of the synonyms are from very distinct ecoregions (Dinerstein et al. 2017): e.g. *G. papyraceus* Berk. & M.A. Curt. from Bonin Islands (Indomalayan Realm); *G. lignicola* Berk. from Australia (Australasia Realm); *G. rhizophorum* Dissing & M. Lange from Congo (Afrotropic Realm); and *G. subiculosum* from Australia (Australasia Realm).

Fifteen samples with the morphology traditionally associated to the name *G. schweinitzii*, collected widespread in neotropical region, appear in clade XII in Fig 1, illustrating a cases of semi-cryptic species (Hodkinson & Lendemer 2011, Vondrak et al. 2009) and evolutionary

convergence in their morphology. Another case of semi-cryptic species of *G. schweinitzii* is *G. baculicrystallum*, these species could be distinguished only by details in basidiospore size and ornamentation.

Three ITS sequences from GenBank previously identified under the name *G. schweinitzii*, KF988437, KF988438, and KF988439, are in fact three different species: *G. courtecuissei*, *G. rubropusillum*, and *G. pusillipilosum*, respectively. In these cases, remarkable taxonomic features distinguish each of these species.

The presence of hairs on exoperidium is a recurrent feature of subiculose species. However, presence or absence of hairs as a single decisive feature for taxonomic identification could result in misidentification. Five of the species recognized here included this same feature. These semi-cryptic species are distinguished by molecular data, but discriminatory morphological features are unremarkable. *Geastrum brunneocapillatum*, *G. rubellum* and *G. hirsutum* are semi-cryptic species, and are not even sibling species (Vondrak et al. 2009, Hodkinson & Lendemer 2011), reinforcing the statement that the hairs at exoperidium alone is not a suitable feature for species delimitation in *Geastrum*, but is probably an evolutionary polyphyletic convergence.

Recently a synonymization of *Geastrum trichiferum* to *G. hirsutum* was proposed (Trierweiler-Pereira & Silveira 2012). *Geastrum trichiferum* is a mysterious species involved in taxonomical and nomenclatural problems in recent years (Trierweiler-Pereira & Silveira, 2012, Silva et al., 2015, Zamora & Parra 2016). Trying to better understand the nomenclatural and taxonomic status of this species, we analyzed the collections PACA 15970 (holotype alleged by Herbarium), BPI 706086 (original Rick's collection alleged by Zamora & Parra 2016) and BPI 706086 (lectotype designated by Trierweiler-Pereira & Silveira 2012) (Fig 6). It was possible to distinguish BPI and PACA collections from other species studied in this paper. By morphological analysis, we realized that these two exsiccates are notably different from each other, and they should probably be treated as distinct species: PACA 15970 has a basidiome with non-delimited peristome and small basidiospores (2.7–4 µm diam); while, BPI 706086 has delimited-peristome and larger basidiospores (4.4–6.5 µm diam). Thus, besides the nomenclatural problems involving its protologue, *G. trichiferum* has ambiguous type collections, once no voucher was indicated in original description.

When compared to *G. hirsutum*, the collection BPI 706086 of *G. trichiferum* shows that specimens have larger basidiospores (4.4–6.5 µm diam.) and lighter hairs (light brown), while morphologic analysis of the collection PACA 15970 shows that the single basidioma is distinct of *G. hirsutum* by the non-delimited peristome and short hairs on exoperidium.

The type collections of *G. trichiferum* were also compared to *G. pusillipilosum*, a morphologically similar species, which also exhibits a hairy exoperidium. Our morphological analysis demonstrated that they can be differentiated mainly by basidiospore size and ornamentation. The collection PACA 15970 is distinguished from *G. pusillipilosum* by non-delimited peristome and smaller basidiospores (2.7–4 μm diam) with inconspicuous ornamentation under LM, composed by small (0.1–0.6 μm high) warts with rounded tips under SEM; while the specimens of the BPI 706086 collection grows up above a developed subiculum, the hairs on exoperidium are longer (0.8–1.3 mm high), basidiospores have ornamentation inconspicuous under LM, small (0.2–0.6 μm high) warts with rounded wart tips under SEM. Unfortunately, DNA extraction was not allowed by the herbarium and deep conclusions are not possible.

We note that it is necessary to be extremely careful with synonymization of species and consequently sub-estimate the biodiversity. The integration of molecular and bioinformatical approaches for taxonomic and systematic studies seems to be essential for species delimitations in *Geastrum*, especially when dealing with species complexes.

Acknowledgments

The analysis of specimens of the genus *Geastrum* Pers. from distinct neotropical localities (Antilles Islands, Argentina, Brazil, Costa Rica, French Guiana, Suriname) in this work was only possible thanks to the collaboration of taxonomic and systematic researchers from many institutions of the world: Université de Lille and Université de Toulouse (France); Real Jardín Botánico de Madrid (RJB-CSIC, Spain); Universidade Federal do Rio Grande do Norte and Universidade Federal da Bahia (Brazil).

The authors would like to express their thanks to the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES—Brazil) for the PhD scholarships awarded to Thiago Accioly and Julieth Sousa (PDSE-2017); to the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq—Brazil, Projeto Pesquisador Visitante Especial PVE/407474/2013–7, María P. Martín and Iuri G. Baseia). The authors are also thank Donis Alfredo for the photos from Kew's collections, Dr. Clark Ovrebo for the collection UFRN-Fungos 2851 from Costa Rica, Angelia Ottoni for the collection UFRN-Fungos 2844 from Acre state, Brazil, Marian Glenn for English revision, the curators of herbaria LIP, K and PC for having made historical collections available to them, Jean-Louis Cheype, Régis Courtecuisse, François Hairie, Jean-Pierre Fiard and Mélanie Roy for providing interesting material from

French West Indies.

We are grateful to Sophie Manzi for help with molecular labwork, and we also thank Jonathan Dubousquet and Morgan Ada who have contributed to this work by conducting some DNA extractions and amplifications at the laboratory EDB. The French Laboratories of Excellence Labex TULIP (ANR-10-LABX-41; ANR-11-IDEX-0002-02) and Labex CEBA (ANR-10-LABX-25-01) provided financial support for this study.

The order of authorship do not necessarily reflects amount of efforts. The first two authors have worked equally. Cooperation is source of infinite resources to produce science.

References

- Altschul SF, Madden TL, Schäffer AA, Zhan J, Zhan GZ, Millar W, Lipman DJ. Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs. *Nucleic Acid Res.* 1997; 25: 3389–3402. doi: 10.1093/nar/25.17.3389
- Archie JW. Measures of homoplasy. In: Sanderson MJ, Hufford L, eds. *Homoplasy: The recurrence of similarity in evolution*. San Diego: Academic Press. 1996; pp 153–188.
- Baseia IG, Silva BDB, Ishikawa NK, Soares JVC, Franca IF, Ushijima S, Maekawa N, Martín MP. Discovery or Extinction of New *Scleroderma* Species in Amazonia? *Plos One*. 2016; 11: e0167879. doi: 10.1371/journal.pone.0167879
- Bates ST. Arizona members of the Geastraceae and Lycoperdaceae (Basidiomycota, Fungi). Master's Thesis, Arizona State University; 2004.
- Bouckaert R, Heled J, Kühnert D, Vughan T, Wu C-H, Xie D, Suchard MA, Rambaut MA, Drummond AJ. BEAST 2: A Software Platform for Bayesian Evolutionary Analysis. *PLoS Computational Biology*. 2014; 10(4): e1003537. doi: 10.1371/journal.pcbi.1003537
- Cabral T, Silva, BDB, Ishikawa, KM, Alfredo, DS, Braga-Neto R, Clement CR, Baseia IG. A new species and new records of gasteroid fungi (Basidiomycota) from Central Amazonia, Brazil. *Phytotaxa*. 2014; 183 (4): 239–253. doi: 10.11646/phytotaxa.183.4.3
- Cabral T, Sousa JO, Silva BDB, Martín MP, Clement, CR, Baseia IG. A remarkable new species of *Geastrum* with an elongated branched stipe. *Mycoscience*. 2017; 58 (5): 344–350. doi: 10.1016/j.myc.2017.03.004
- Caffot MLH, Amarilla LD, Crespo EM, Domínguez LS. *Geastrum minutisporum* sp. nov. from *Polylepis australis* woodlands in central Argentina. *Mycoscience*. 2016; 57(3): 157-163. doi: 10.1016/j.myc.2015.08.004

- Calonge FD, Mata M, Carranza J. Contribución al catálogo de los Gasteromycetes (Basidiomycotina, Fungi) de Costa Rica. *Anal. J. Bot. Madrid*. 2005; 62 (1): 23–45.
- Calonge FD. Gasteromycetes: Lycoperdales, Nidulariales, Phallales, Sclerodermatales, Tulostomatales. *Flora Micológica Ibérica*. 1998; 3: 271 p.
- Cracraft J. Deep-history biogeography: retrieving the historical pattern of evolving continental biotas. *Systematic Zoology*. 1988; 37(3): 221–236.
- Crous PW, Wingfield MJ, Burgess TI, Hardy GEST, Crane C, Barrett S et al. Fungal Planet description sheets: 469–557. *Persoonia (Leiden)*. 2016; 37:218–403. doi: 10.3767/003158516X694499
- Crous PW, Wingfield MJ, Burgess TI, Carnegie AJ, Hardy GESTJ, Smith D et al. Fungal Planet description sheets: 625-715. *Persoonia (Leiden)*. 2017; 39: 270–467. doi: 10.3767/persoonia.2017.39.11
- Crous PW, Wingfield MJ, Burgess TI, Hardy GEST, Gené J, Guarro J et al. Fungal Planet description sheets: 716-784. *Persoonia (Leiden)*. 2017; 40: 240–393. doi: 10.3767/persoonia.2018.40.10
- Darriba D, Taboada GL, Posada D. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature methods*. 2012; 9(8): 772. doi: 10.1038/nmeth.2109
- Dinerstein E, Olson D, Joshi A, Vynne C, Burgess ND, Wikramanayake E, et al. An Ecoregion-Based Approach to Protecting Half the Terrestrial Realm. *BioScience*. 2017; 67(1): 534–545. doi: 10.1093/biosci/bix014
- Farris JS. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics*. 1989; 5:417–419. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1989.tb00573.x>
- Fouquet AL, Noonan BP, Rodrigues MT, Pech N, Gilles A, Gemmell NJ. Multiple quaternary refugia in the eastern Guiana shield revealed by comparative phylogeography of 12 frog species. *Syst Biol*. 2012; 61(3):461–489. doi: [10.1093/sysbio/syr130](https://doi.org/10.1093/sysbio/syr130)
- Gardes M, Bruns TD. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes – application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Mol. Ecol*. 1993; 2: 113–118. doi: 10.1111/j.1365-294X.1993.tb00005.x
- Hawksworth DL, Rossman AY. Where are all the undescribed fungi? *Phytopathology*. 1997; 87: 888-891. doi: [10.1094/PHYTO.1997.87.9.888](https://doi.org/10.1094/PHYTO.1997.87.9.888)
- Hawksworth DL. The magnitude of fungal diversity: the 1.5 million species estimate revised. *Mycol. Research*. 2001a; 105(12): 1422–1432. doi: 10.1017/S0953756201004725
- Hawksworth DL. Mushrooms: the extent of the unexplored potential. *Int. J. Med. Mushrooms*. 2001b; 3: 333-337. doi: 10.1615/IntJMedMushr.v3.i4.50

- Hodkinson BP, Lendemer JC. Molecular analyses reveal semi-cryptic species in *Xanthoparmelia tasmanica*. *Bibliotheca Lichenologica*. 2011; 106(409): 108-119. doi:
- Huson DH, Bryant D. Application of phylogenetic networks in evolutionary studies. *Molecular Biology and Evolution*. 2006; 23(2): 254–267. doi: 10.1093/molbev/msj030
- Joppa LN, Visconti P, Jenkins CN, Pimm L. Achieving the Conservation on Biological Diversity's Goals for Plants Conservation. *Science*. 2013; 341: 1100–1103. doi: 10.1126/science.1241706
- Juen L, De Marco P. Dragonfly endemism in the Brazilian Amazon: competing hypotheses for biogeographical patterns. *Biodiversity and Conservation*. 2012; 21(13): 3507–3521. doi: 10.1007/s10531-012-0377-0
- Kasuya T, Hosaka K, Uno K, Kakishima M. Phylogenetic placement of *Geastrum melanocephalum* and polyphyly of *Geastrum triplex*. *Mycoscience*. 2012. doi: 10.1007/s10267-012-0186-z
- Kluge AG, Farris JS. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology*. 1969; 18: 1–32. doi: 10.1093/sysbio/18.1.1
- Kornerup A, Wansher JE. *Methuen handbook of Colour*, 3.ed. Londres, Inglaterra: Methuen, 1978.
- Kumar S, Stecher G, Tamura K. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for Bigger Datasets. 2016. *Mol. Biol. Evol* 33(7): 1870–1874. doi:10.1093/molbev/msw054
- Küppers H. *Atlas de los colores*. Barcelona, España, Blume, 2002.
- Lumbsch HT, Leavitt SD. Goodbye morphology? A paradigm shift in the delimitation of species in lichenized fungi. *Fungal Diversity*. 2011; 50(1): 59–72. doi: 10.1007/s13225-011-0123-z
- Martín MP, Winka K. Alternative methods of extracting and amplifying DNA from lichens. *Lichenologist*. 2000; 32(2): 189–196. doi: 10.1006/lich.1999.0254
- Morawetz W, Raedig R. Angiosperm Biodiversity, Endemism and Conservation in the Neotropics. *Taxon*. 2007; 56(4): 1245-1254. doi: 10.2307/25065916
- Morrone JJ. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. M&T – Manuales y Tesis SEA, vol. 3. Zaragoza. 2001. 148 pp.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GAB, Kent J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*. 2000; 403: 853A. doi: 10.1038/35002501
- Naka LN. Avian distribution patterns in the Guiana Shield: implications for the delimitation of Amazonian areas of endemism. *Journal of Biogeography*. 2011; 38: 681–696. doi:

10.1111/j.1365-2699.2010.02443.x

- Olson DM, Dinerstein E, Wikramanayake ED, Burgess ND, Powell GVN, Underwood EC et al. Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on Earth. *BioScience*. 2001; 51: 933–938. doi: 10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2
- Ponce de León P. A revision of the Geastraceae. *Fieldiana Botany* 1968; 31: 303–349.
- Rambaut A, Drummond AJ, Xie D, Baele G & Suchard MA. Tracer v1.7. 2018. Available from <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer/>
- Ribas CC, Aleixo A, Nogueira AC, Miyaki CY, Cracraft J. A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2012; 279(1729): 681–689. doi: 10.1098/rspb.2011.1120
- Schoch CL, Seifert KA, Huhndorf S, Robert V, Spouge JL, Levesque CA et al. Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal barcode marker for Fungi. *P Natl Acad Sci USA*. 2012; 109(16): 6241–6246.
- Silva BDB, Sousa JO, Baseia IG. Discovery of *Geastrum xerophilum* from the Neotropics. *Mycotaxon* 2011; 118, 355–359. doi: 10.5248/118.355
- Silva BDB, Sousa JO, Rodrigues ACM, Bicudo CEM, Calonge FD, Baseia IG. *Geastrum hirsutum* or *G. trichiferum* (Basidiomycota, Geastraceae): which name do use? *Mycosphere*. 2015. 6(4): 459–462. doi: 10.5943/mycosphere/6/4/7
- Silva JMC, Rylands AB, Fonseca GAB. The fate of the Amazonian areas of endemism. *Conservation Biology*. 2005; 19(3): 689–694. doi: 10.1111/j.1523-1739.2005.00705.x
- Sodhi NS, Ehrlich PR. 2010. *Conservation biology for all*. Oxford University Press, Oxford, UK. 344 p.
- Sousa JO, Silva BDB, Baseia IG. *Geastrum* from the Atlantic Forest in northeast Brazil – new records for Brazil. *Mycotaxon* 2014; 129: 169–179. <http://dx.doi.org/10.5248/129.169>
- Sousa JO, Baracho GS, Baseia IG. *Geastrum laevisporum*: a new earthstar fungus with uncommon smooth spores. *Mycosphere*. 2015; 6(4): 501–507. doi: 10.5943/mycosphere/6/4/12
- Sousa JO, Suz LM, García MA, Alfredo DS, Conrado LM, Marinho P et al. More than one fungus in the pepper pot: integrative taxonomy unmask hidden species within *Myriostoma coliforme* (Geastraceae, Basidiomycota). *Plos ONE*. 2017; 12(6): e0177873. doi: 10.1371/journal.pone.0177873

- Stamatakis A. RaxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics*. 2006; 22(21): 2688–2690. doi: [10.1093/bioinformatics/btl446](https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btl446)
- Sunhede, S. Geastraceae (Basidiomycotina). Morphology, ecology and systematics with special emphasis on the North European species. *Synopsis Fungorum*. 1989; 1: 534p.
- Swofford DL. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 2002.
- Trierveler-Pereira L, Silveira RMB. On the *Geastrum* species (Geastraceae, Basidiomycota) described by Rick. *Phytotaxa*. 2012; 61: 37–46. doi: 10.11646/phytotaxa.61.1.3
- Uehling JK1, Henkel TW, Aime MC, Vilgalys R, Smith ME. New species and distribution records for *Clavulina* (Cantharellales, Basidiomycota) from the Guiana Shield, with a key to the lowland neotropical taxa. 2012; 116(12):1263–74. doi: 10.1016/j.funbio.2012.09.004.
- Vilgalys R, Hester M. Rapid genetic identification and mapping of enzymatically amplified DNA from several *Cryptococcus* species. *Journal of Bacteriology*. 1990; 172: 4238–4246. doi: 10.1128/jb.172.8.4238-4246.1990
- Vondrak J, Pavel ŘÍHA, Ulf ARUP, Söchting U. The taxonomy of the *Caloplaca citrina* group (Teloschistaceae) in the Black Sea region; with contributions to the cryptic species concept in lichenology. *The Lichenologist*. 2009; 41(6), 571–604. doi: 10.1017/S0024282909008317
- Waese J, Provarnt NJ, Guttman DS. Topo-phylogeny: Visualizing evolutionary relationships on a topographic landscape. *PLoS ONE*. 2017; 12(5): e0175895. doi: 10.1371/journal.pone.0175895
- White TJ, Bruns T, Taylor J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: Innes MA, Gelfand DH, Sninsky JJ, White TJ. *PCR protocols. A guide to methods and applications*. Academic Press, Inc., California, San Diego. 1990; pp. 315–322. <https://nature.berkeley.edu/brunslab/papers/white1990.pdf>
- Wurdack KJ. A new disjunct *Dendrothrix* (Euphorbiaceae, tribe Hippomaneae): a Guiana Shield element in sub-Andean cordilleras of Ecuador and Peru. *PhytoKeys*. 2017; 83: 117–130. doi: [10.3897/phytokeys.86.14761](https://doi.org/10.3897/phytokeys.86.14761)
- Zamora JC, Calonge FD, Hosaka K, Martín MP. Systematics of the genus *Geastrum* (Fungi: Basidiomycota) revisited. *Systematics and Phylogeny*. *Taxon*. 2014; 63(3): 447–497. doi: [10.12705/633.36](https://doi.org/10.12705/633.36)
- Zamora JC, Calonge FD, Martín MP. Integrative taxonomy reveals an unexpected diversity in *Geastrum* section *Geastrum* (Geastrales, Basidiomycota). *Persoonia*. 2015; 34: 130–165. doi: [10.3767/003158515X687443](https://doi.org/10.3767/003158515X687443)

Zamora JC, & Parra LA. On the nomenclatural status of *Geastrum trichiferum* (Gastraceae, Basidiomycota). Phytotaxa. 2016; 277(3): 297–300. doi: 10.11646/phytotaxa.277.3.10

Fig 1. Bayesian trees of ITS (on the left) and ITS/LSU (on the right) nrDNA sequences of *Geastrum* species. One sequence of *Geastrum velutinum* was used as out-group. Terminal branches are labeled with appropriate specimen codes. For further specimen details, see Table 1. Numbers at the nodes indicate the Maximum Parsimony bootstrap, bootstrap values obtained from Maximum likelihood and Posterior Probabilities from Bayesian analysis (MPbs /MLbs/ PP).

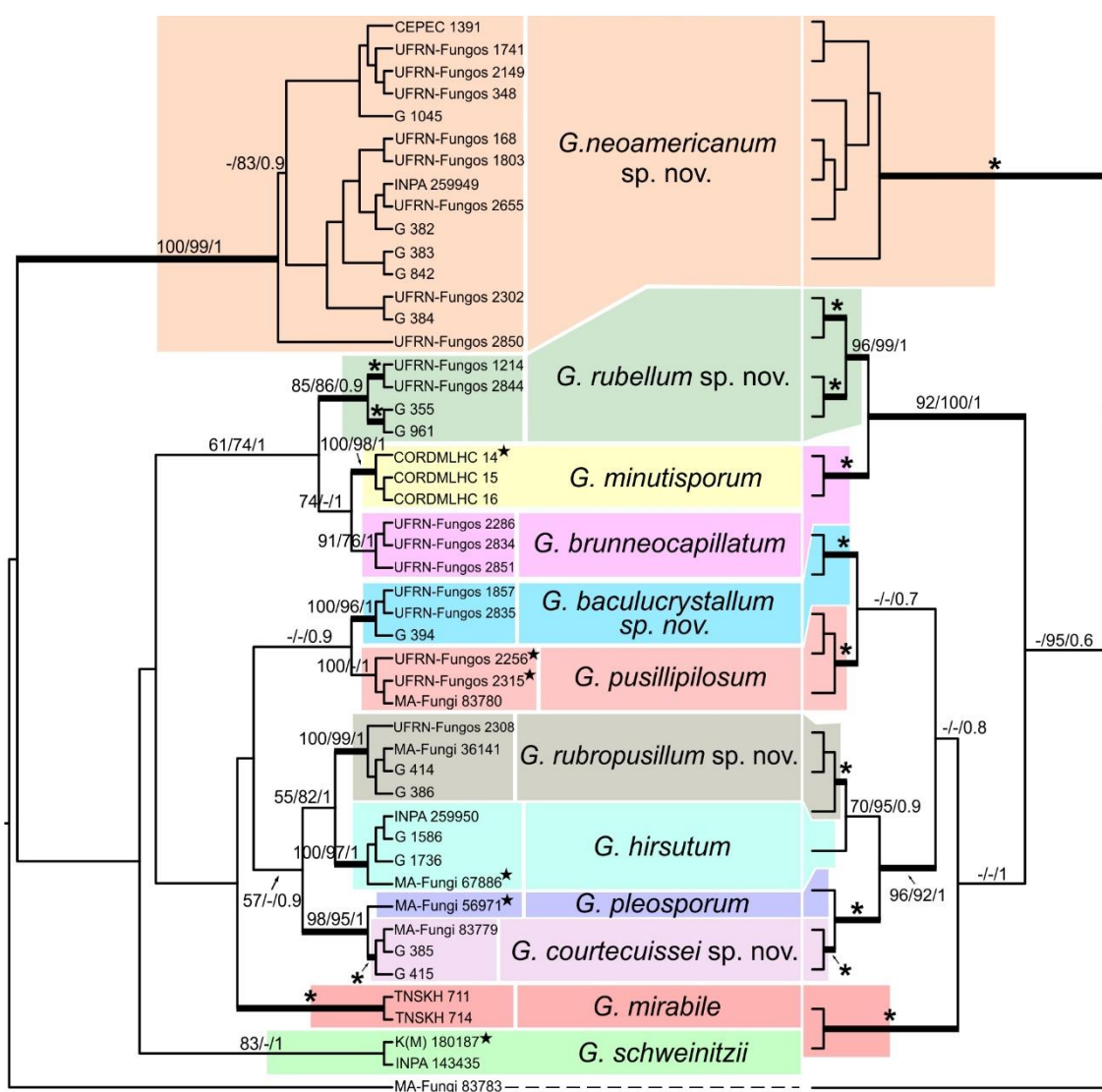


Fig 2. Analysis involving specie of *Geastrum schweinitzii* complex. (A) Bayesian analysis conducted in Beast 2 software along 50 million generations. (B) Topo-phylogenetic and (C) phylogenetic network representations.

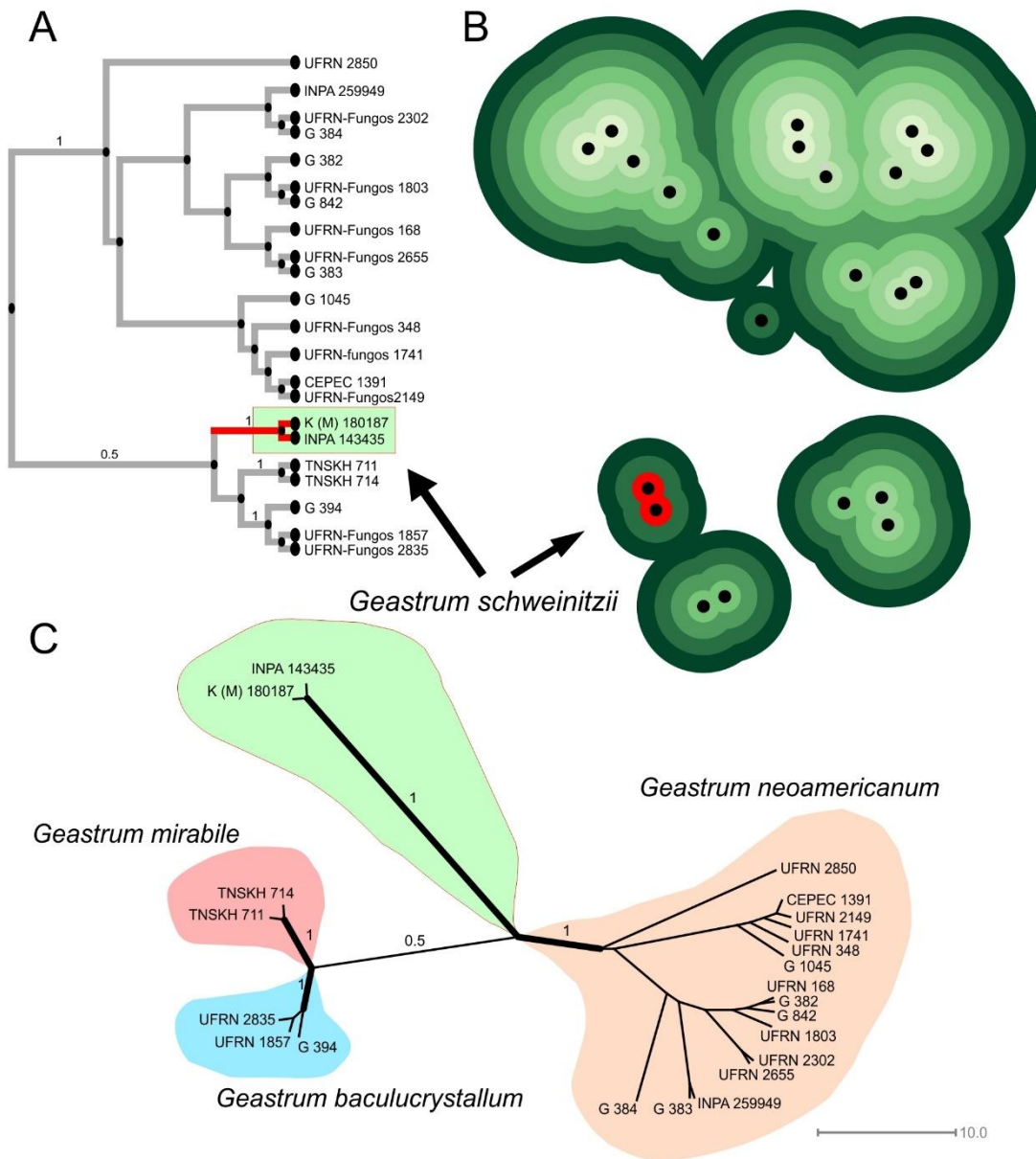


Fig 3. *Geastrum schweinitzii* and allies. (A). *Geastrum neoamericanum* (B) *Geastrum baculicrystallum*. (C). *Geastrum courtecuissei*. (D) *Geastrum rubropusillum* A1, B1, C1, D1 Expanded basidiomata. A2, B2, C2, D2 Unexpanded Basidiomata. A3, C3, D3 Exoperidium detail. B3. Rhizomorphs under SEM. A4, B4, C4, D4 Basidiospores under LM. A5, B5, D5 basidiospores under SEM. Bar: A1, B1, D1 = 5 mm. C1 = 3 mm. A2, B2, C2 = 2 mm. A3, D2 = 1 mm. A4, B3, C4, D4 = 5 μ m. A5, B5, D5 = 1 μ m.

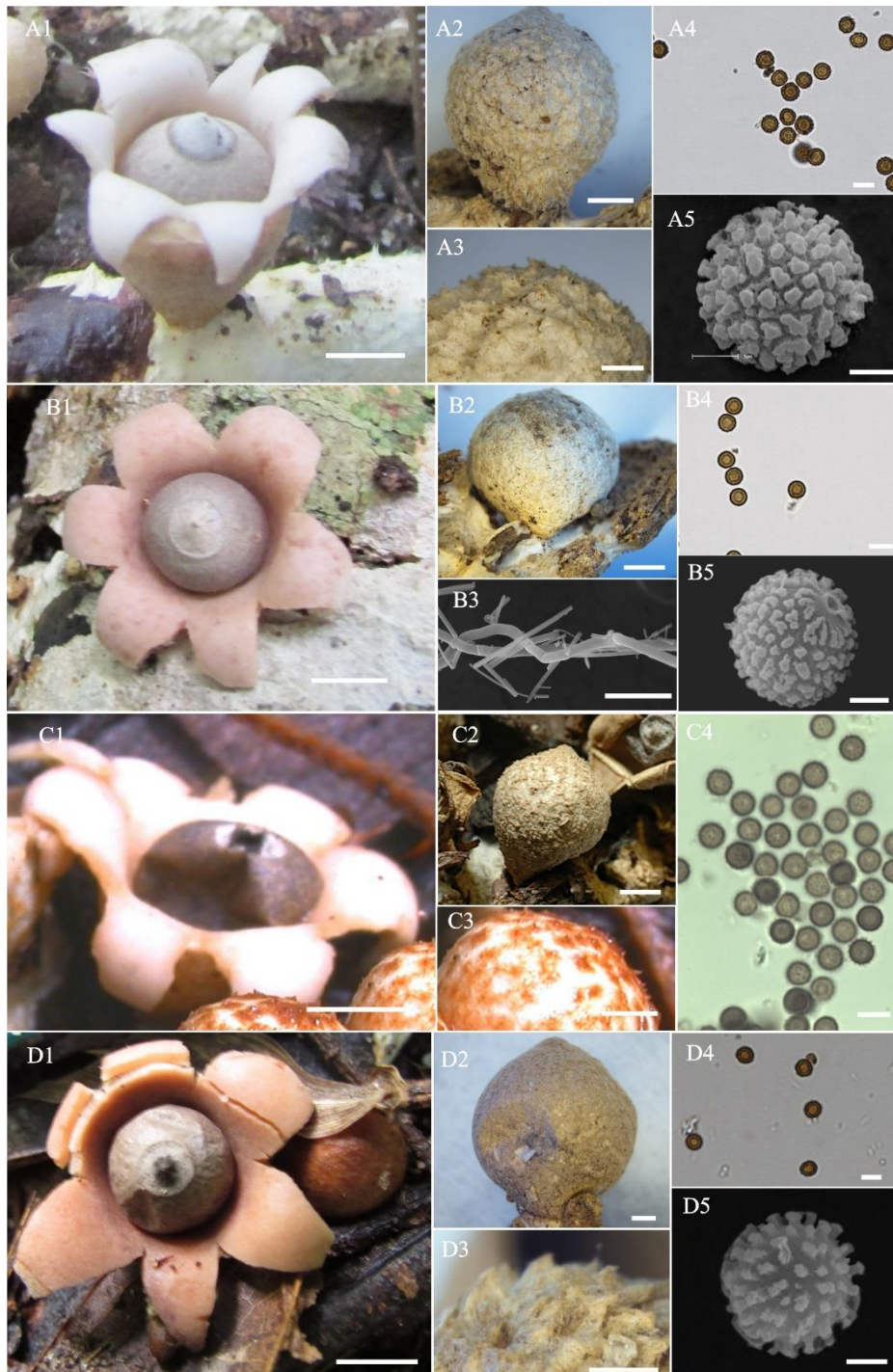


Fig 4. *Geastrum hirsutum* and allies. (A) *Geastrum brunneocapillatum*. (B) *Geastrum hirsutum* (C) *Geastrum pusillipilosum*. (D) *Geastrum rubellum*. A1, B1, C1, D1 Expanded basidiomata. A2, B2, C2, D2 Unexpanded Basidiomata. A3, B3, C3, D3 Exoperidium detail. A4, B4, C4, D4 Basidiospores under LM. A5, B5, C5, D5 basidiospores under SEM. Bar A1 = 2 mm, A2, A3, C2, = 1mm, B1, B2, B3, C1, D2 = 2 mm, C3 = 0.1 mm, D1 = 4 mm, A4, B4, C4, D4 = 5 μ m, A5, B5, C5, D5 = 1 μ m.

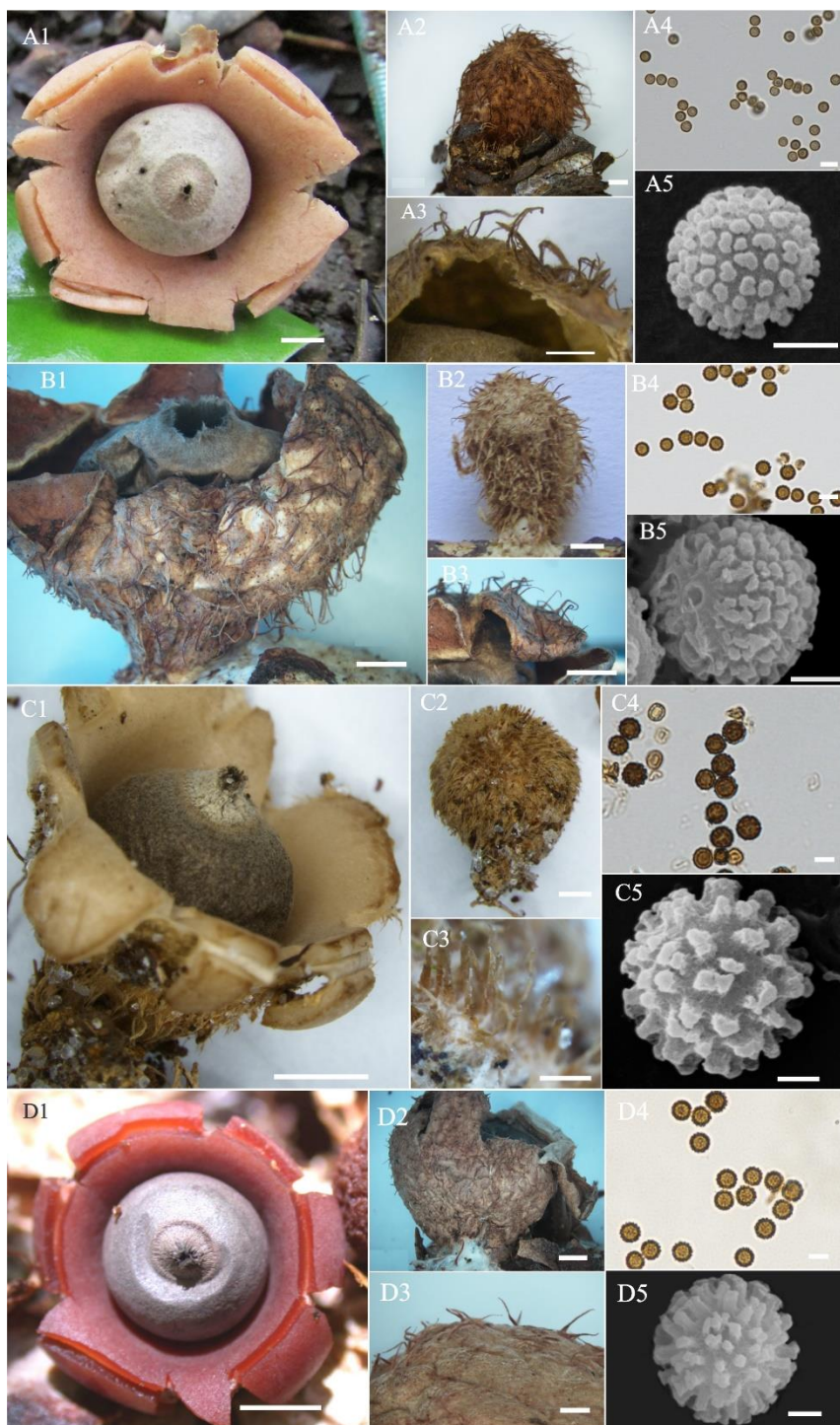
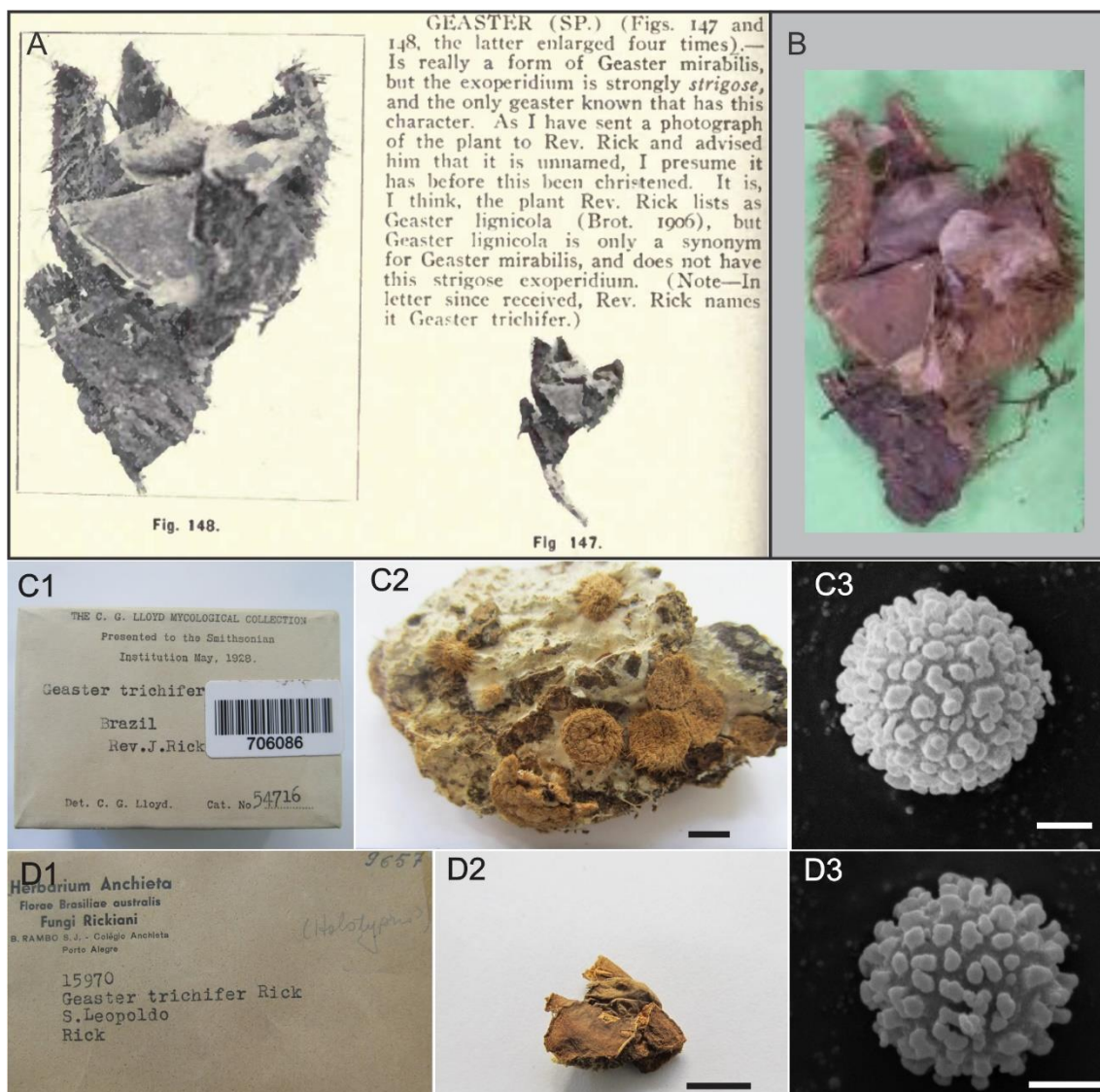


Fig 5. Types collections of *Geastrum hirsutum* and *Geastrum schweinitzii*. (A) *Geastrum hirsutum* MA-Fungi 67886, paratype (B). *Geastrum hirsutum* UFRN-Fungos 245, holotype (C) *Geastrum schweinitzii* K (M) 180188, type, (D). *Geastrum schweinitzii* K (M) 180187, isotype, Photo credits C, D: Donis Alfredo. Bar: A2, B2, C2, D2 = 5mm.



Fig 6. Collections of *Geastrum trichiferum*. (A) protologue in Lloyd (1907). (B) BPI 706088, material that correspond to Lloyd's illustration (Fig 147-148), according to Zamora & Parra 2016, photo retired from: http://nedoko.sakura.ne.jp/sblo_files/nedoko/image/RIMG2757.JPG. (C). BPI 706086. (D) PACA 15970. (C1, D1) Herbarium data. (C2, D2) Basidiomata of collection. (C2, D3) Basidiospores under scanning electronic microscope. Bar C2, D2 = 5 mm, C3, D3 = 1 μ m.



Supporting Information

S1 Fig. Maximum parsimony tree of ITS nrDNA sequences of *Geastrum* species. One sequence of *Geastrum velutinum* was used as out-group. Terminal branches are labeled with

appropriate specimen codes. For further specimen details, see Table 1. Numbers at the nodes indicate the maximum parsimony bootstrap.

S2 Fig. Maximum likelihood tree of ITS nrDNA sequences of *Geastrum* species. One sequence of *Geastrum velutinum* was used as out-group. Terminal branches are labeled with appropriate specimen codes. For further specimen details, see Table 1. Numbers at the nodes indicate the maximum likelihood bootstrap.

S3 Fig. Maximum parsimony tree of concatenated ITS/LSU nrDNA sequences of *Geastrum* species. One sequence of *Geastrum velutinum* was used as out-group. Terminal branches are labeled with appropriate specimen codes. For further specimen details, see Table 1. Numbers at the nodes indicate maximum parsimony bootstrap.

S4 Fig. Maximum likelihood tree of concatenated ITS/LSU nrDNA sequences of *Geastrum* species. One sequence of *Geastrum velutinum* was used as out-group. Terminal branches are labeled with appropriate specimen codes. For further specimen details, see Table 1. Numbers at the nodes indicate maximum likelihood bootstrap.

S5 Fig. Bayesian tree of concatenated ITS/LSU nrDNA sequences of *Geastrum* species. One sequence of *Geastrum velutinum* was used as out-group. Terminal branches are labeled with appropriate specimen codes. For further specimen details, see Table 1. Numbers at the nodes indicate the posterior probabilities.

APÊNDICE XI (aceito para publicação)

Fungal Planet XXX – date 2018



Colour illustrations. Brazil, Rio Grande do Norte, Área de Preservação Ambiental Piquiri–Una, where the specimens were collected; mature basidiome in situ (UFRN–Fungos

2892); mycelial layer (UFRN–Fungos 2892); basidiospores under SEM (UFRN–Fungos 2892); capillitium under SEM (UFRN–Fungos 2892). Scale bars: basidiomata = 5 mm, mycelial layer = 1 mm, basidiospores and capillitium = 2 μ m.

Geastrum piquiriunense Accioly, A.A. Lima, J.O. Sousa & I.G. Baseia, *sp. nov.*

Etymology. Name refers to ‘Piquiri–Una’ environmental preservation area in Rio Grande do Norte State, Brazil where the type species was collected.

Classification — Geastraceae, Geastrales, Agaricomycetes.

Immature basidiomata epigeous, orange yellow (N₁₀Y₈₀M₃₀), globose to subglobose, 3 mm high \times 3 mm width, rounded apex, surface encrusted with debris, hirsute, rhizomorphs up to 15 mm long, incrusted with debris. *Expanded basidiomata* saccate, 3.5–6 mm high (peristome included) \times 10–18 mm width. *Exoperidium* opening in 5–6 revolute, non-hygroscopic rays. *Mycelial layer* orange yellow (N₁₀Y₈₀M₄₀), persistent, surface incrusted with debris, hirsute, composed by small mycelial tufts densely organized, orange yellow (N₁₀Y₈₀M₄₀), 0.3–0.4 mm. *Fibrous layer* white to yellowish (N₀₀Y₀₀M₀₀ to N₀₀Y₁₀M₀₀), papery. *Pseudoparenchymatous layer* grayish brown (N₄₀Y₅₀M₄₀), persistent. *Endoperidium* grayish brown (N₆₀Y₆₀M₄₀), globose to subglobose, 2–5 mm high (peristome included) \times 3–7 mm width, sessile, glabrous. *Peristome* finely fibrillose, delimited, lighter than endoperidium, mammiform (<1 mm). *Gleba* darkened grey (N₉₉Y₀₀M₀₀).

Basidiospores brownish in KOH 5%, globose to subglobose, 4.8–6.3 \times 4.7–6.1 μ m [$x = 5.5 \pm 0.4 \times 5.3 \pm 0.4 \mu$ m, $Q_m = 1.03$, $n = 30$], conspicuous ornamentation at light microscopy, slightly flattened, with confluent warts distributed irregularly and apex truncated under SEM. *Capillitium* brownish, 2.9–5.6 μ m width, straight to sinuous thin walls (<1 μ m), surface incrusted, lumen not evident, not branching, tapering towards the end. *Mycelial layer* composed by yellowish hyphae with sinuous and thin walls (<1 μ m), 1.8–3.7 μ m width, surface not incrusted, lumen evident, not branching. *Fibrous layer* composed by hyaline hyphae, with sinuous and thin walls (<1 μ m), 1.5–2.8 μ m width, not incrusted, lumen not evident. *Pseudoparenchymatous layer* composed by hyaline, thin walled (<1 μ m), subglobose, ovaliform to elongated sphaerocysts, 21.3–60.8 \times 15.8–29.7 μ m. *Rhizomorphs* composed by hyaline hyphae up to 1 μ m, covered by bipyramidal prism crystals, not grouped to grouped or in rose shaped aggregates.

Ecology & Distribution — The specimens exhibit solitary to gregarious habit, on soil covered by leaf litter, in a clearing area. Until now, the distribution of *G. piquiriunense* is restricted to Brazil and possibly to the United States of America. In Brazil, this species occurs in the Northeast region (Rio Grande do Norte State). Specimens were found in a Conversation Unit of the Brazilian Domain Atlantic Forest, presenting Ombrophilous Dense Forest phytophysiology.

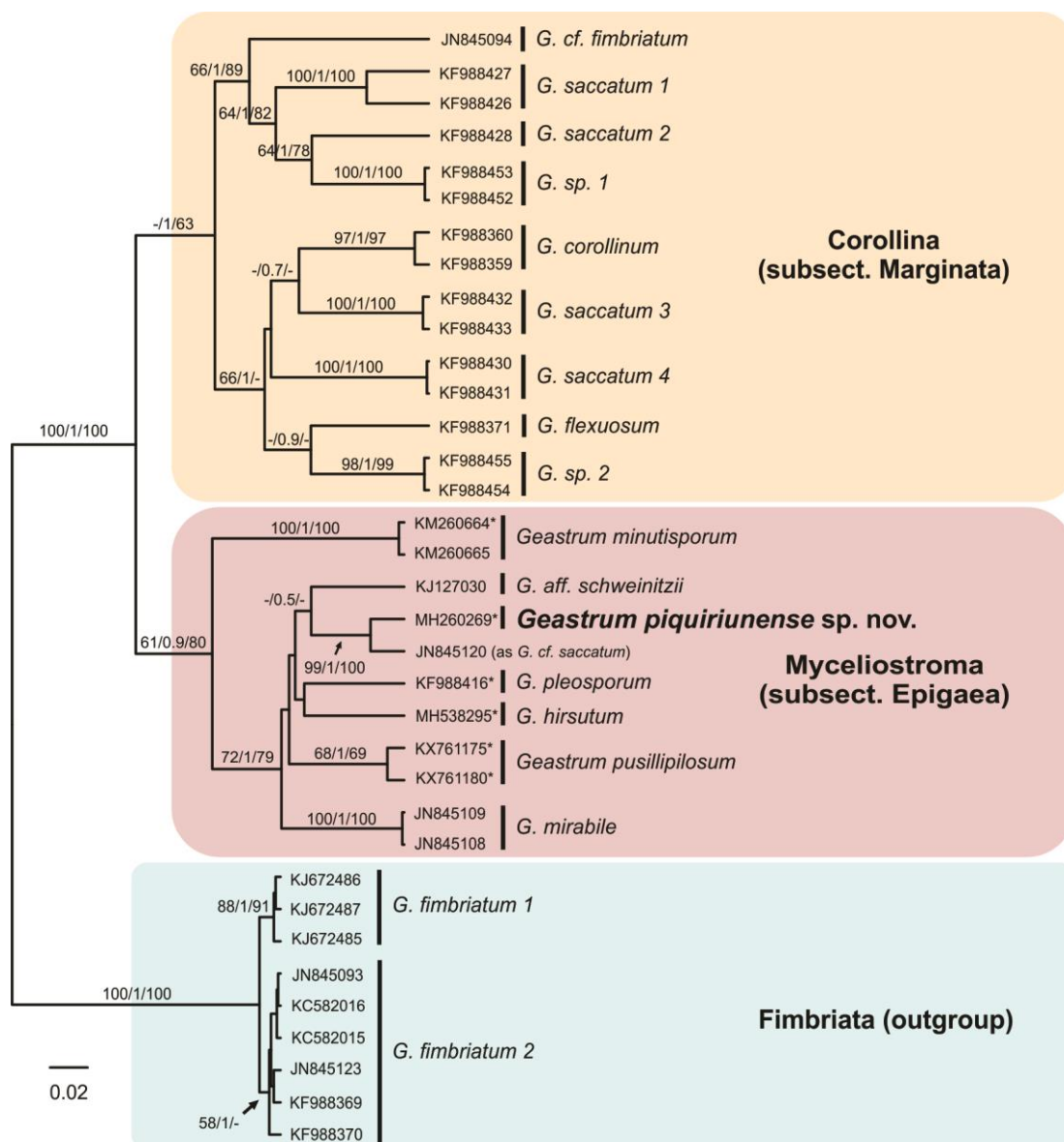


Figure 1 Barcoding ITS nrDNA tree obtained from a Maximum Clade Credibility consensus tree based on Bayesian analysis along 50 million generations by two runs under Yule Model of Speciation in software BEAST. Evolutionary model was chosen by JModelTest. The new species *Geastrum piquiriunense* sp. nov. is marked in bold. Colour backgrounds represent the three infra-generic sections of *Geastrum* included

in our analysis. Numbers above branches represent Maximum Parsimony bootstrap support (MPbs from 10,000 replicates of bootstrap on PAUP using Heuristic Search with five randomized starting trees and TBR swapping algorithm), Posterior Probabilities from Bayesian Analysis (PP) and Maximum Likelihood bootstrap support (MLbs from 1,000 replicates by RaxML implemented in CIPRES platform under a GTRCAT model), respectively. Only values above 50% or 0.5 are shown. The accession numbers from EMBL/GenBank databases are indicated, and samples from type specimens are marked with asterisks. Section Fimbriata was included as outgroup. The final tree was edited with CorelDRAW® X8 software.

Typus. BRAZIL, Rio Grande do Norte, Goianinha, Área de Preservação Ambiental Piquiri-Una, Catú trail, alt. 64 m a.s.l., S06°21'22.52", W35°12'57.86", on soil covered by leaf litter, 06 June 2016, A.A. Lima & D.O. Andrade, holotype UFRN–Fungos 2892, ITS sequence GenBank MH260269 and Sequência LSU GenBank MH260270, MycoBank MB 825194.

Notes — *Geastrum piquiriunense* sp. nov. is mainly characterized by its small basidiomata (up to 18 mm width), hirsute mycelial layer, rhizomorphs, delimited peristome, and basidiospores 4.7–6.1 µm, slightly flattened, with irregular confluent warts with truncate apex. It is morphologically similar to *Geastrum pusillipilosum* by its small size, hirsute mycelial layer and delimited fibrillose peristome, but the latter can be recognized by its subiculate growth and slightly larger (5–6.8 µm) and covered by columnar warts basidiospores (Crous et al. 2016). *Geastrum schweinitzii* and *G. pleosporum* also present small size basidiomata (up to 20 mm width) and delimited peristome, but the first is differentiated by its well developed subicullum, caespitose growth and smaller basidiospores (up to 5 µm) (Sousa et al. 2014). The latter is characterized by presenting smooth to subsmooth irregular shaped basidiospores up to 5 µm (Douanla-Meli 2005). *Geastrum piquiriunense* could be also confused with *Geastrum hirsutum*, but the second can be distinguished by presenting subicular growth, longer mycelial tufts (up to 3 mm long) at its mycelial layer, and quite smaller basidiospores (2.5–3.0 µm) (Baseia & Calonge 2006, Silva et al. 2015). In our phylogenetic analysis *G. piquiriunense* claded tightly with JN845120 (TENN:061141, MLbs = 99, PP = 1, MPbs = 100). Nonetheless, this sequence is identified as *G. saccatum* at the Herbarium and at Genbank, while in Kasuya et al. (2012), same code is identified as *G. sessile* (= *G. fimbriatum*, according to index fungorum). The presence of a hirsute mycelial layer clearly distinguish *G. piquiriunense* from

G. saccatum or *G. sessile* (= *fimbriatum*), both latter have predominantly smooth, sometimes felted or wrinkled mycelial layers (Sunhede 1989). In addition, *G. sessile* has an endoperidium with protruding hyphae and smaller basidiospores (2.7–5.2 μm) (Leite & Baseia 2007, Alfredo et al. 2016) while *G. saccatum* also has smaller basidiospores (3.6–4.5 μm) (Leite et al. 2011). So, our analysis rejects previous attempts for identification of JN845120 (TENN:061141), since it not even claded within sections *Corollina* J.C. Zamora nor *Fimbriata* J.C. Zamora. This material needs to be morphologically reassessed in order to determine if it is needed to be declared as a paratype of *G. piquiriunense*, or if it is a new species awaiting for interpretation, since branch lengths between JN845120 (TENN:061141) and *G. piquiriunense* are longer than the intraspecific branching pattern observed along other species in the tree.

Thiago Accioly, Alexandro A. Lima & Iuri G. Baseia, Departamento de Botânica e Zoologia,
Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, Rio Grande do Norte, Brazil;
E-mail: thiagoaccioly@hotmail.com, alexandro.andrade@hotmail.com &
iuri.baseia@gmail.com

References

- Alfredo DS, Sousa JO, Souza EJ, Conrado LMN, Baseia IG, 2016. Novelties of gasteroid fungi, earthstars and puffballs, from the Brazilian Atlantic rainforest. In *Anales del Jardín Botánico de Madrid* (Vol. 73, No. 2). Consejo Superior de Investigaciones Científicas.
- Baseia IG, Calonge FD. 2006. *Geastrum hirsutum*: a new earthstar fungus with a hairy exoperidium. *Mycotaxon* 95: 301–304.
- Crous Pw, Wingfield MJ, Burgess TI, Hardy GJ, Crane C, Barrett S, Cano–Lira JF, Le Roux, JJ, Thangavel R, Guarro J, Stchigel AM, Martín MP, Alfredo DS, Barber PA, Barreto RW, Baseia IG, Cano–Canals J, Cheewangkoon R, Ferreira RJ, Gené J, Lechat C, Moreno G, Roets F, Shivas RG, Sousa JO, Tan, YP, Wiederhold NP, Abell SE, Accioly T, Albizu, JL, Alves JL, Antonioli ZI, Aplin N, Araújo J, Arzanlou M, Bezerra JDP, Bouchara, JP, Carlavilla, JR, Castillo A, Castroagudín VL, Ceresini PC, Claridge GF, Coelho G, Coimbra VRM, Costa LA, Da Cunha KC, Da Silva SS, Daniel R, De Beer ZW, Dueñas M, Edwards J, Enwistle P, Fiuza PO, Fournier J, García D, Gibertoni TB, Giraud S, Guevara–Suárez M, Gusmão LFP, Haituk S, Heykoop M, Hirooka Y, Hofmann TA, Houbraken J, Hughes DP, Kautmanová I, Koppel O, Koukol O, Larsson E, Latha KPD,

- Lee DH, Lisboa DO, Lisboa WS, López–Villalba Á, Maciel JLN, Manimohan P, Manjón JL, Marincowitz S, Marney TS, Meijer M, Miller AN, Olariaga I, Paiva LM, Piepenbring M, Poveda–Molero JC, Raj KNA, Raja HA, Rougeron A, Salcedo I, Samadi R, Santos TAB, Scarlett K, Seifert KA, Shuttleworth, LA, Silva GA, Silva M, Siqueira JPZ, Souza–Motta CM, Stephenson SL, Sutton DA, Tamakeaw N, Telleria, MT, Valenzuela–Lopez N, Viljoen A, Visagie CM, Vizzini A, Wartchow F, Wingfield BD, Yurchenko E, Zamora JC, Groenewald JZ. 2016. Fungal Planet description sheets: 469–557. *Persoonia* 37: 218–403.
- Douanla–Meli C, Langer E, Calonge FD. 2005. *Geastrum pleosporus* sp. nov., a new species of Geastraceae identified by morphological and molecular phylogenetic data. *Mycological Progress* 4(3): 239–250.
- Kasuya T, Hosaka K, Uno K, Kakishima M. 2012. Phylogenetic placement of *Geastrum melanocephalum* and polyphyly of *Geastrum triplex*. *Mycoscience*, 53: 411–426.
- Leite AG, Assis HK, Silva BDB, Sotão HMP, Baseia IG. 2011. *Geastrum* species from the Amazon Forest, Brazil. *Mycotaxon* 118(1): 383–392.
- Leite AG, Baseia IG. 2007. Novos registros de Geastraceae Corda para o Nordeste Brasileiro. *Sitientibus Série Ciências Biológicas* 7: 178–183.
- Silva BDB, Sousa JO, Rodrigues ACM, Bicudo CEM, Calonge FD, Baseia IG. 2015. *Geastrum hirsutum* or *G. trichiferum* (Basidiomycota, Geastraceae): which name do use? *Mycosphere* 6(4): 459–462.
- Sousa JO, Silva BDB, Alfredo DS, Baseia IG. 2014. New records of Geastraceae (Basidiomycota: Phallomycetidae) from Atlantic rainforest remnants and relicts of northeastern Brazil. *Darwiniana, nueva serie* 2(2): 207–221.

APÊNDICE XII (manuscrito publicado)

Persoonia 37, 2016: 218–403

www.ingentaconnect.com/content/nhn/pimj

RESEARCH ARTICLE

http://dx.doi.org/10.3767/003158516X694499



Fungal Planet description sheets: 469–557

P.W. Crous^{1,2}, M.J. Wingfield³, T.I. Burgess⁴, G.E. St. J. Hardy⁴, C. Crane⁵, S. Barrett⁶, J.F. Cano-Lira⁷, J.J. Le Roux⁸, R. Thangavel⁹, J. Guarro⁷, A.M. Stchigel⁷, M.P. Martín¹⁰, D.S. Alfredo¹¹, P.A. Barber¹², R.W. Barreto¹³, I.G. Baseia¹⁴, J. Cano-Canals¹⁵, R. Cheewangkoon¹⁶, R.J. Ferreira¹⁷, J. Gené⁷, C. Lechat¹⁸, G. Moreno¹⁹, F. Roets²⁰, R.G. Shivas²¹, J.O. Sousa¹⁴, Y.P. Tan²¹, N.P. Wiederhold²², S.E. Abell²³, T. Accioly¹⁴, J.L. Albizu²⁴, J.L. Alves¹³, Z.I. Antonioli²⁶, N. Aplin²⁵, J. Araújo²⁷, M. Arzanlou²⁸, J.D.P. Bezerra²⁹, J.-P. Bouchara³⁰, J.R. Carlavilla¹⁹, A. Castillo¹⁹, V.L. Castroagudín³¹, P.C. Ceresini³¹, G.F. Claridge³², G. Coelho³³, V.R.M. Coimbra³⁴, L.A. Costa³⁵, K.C. da Cunha³⁶, S.S. da Silva³⁵, R. Daniel³⁷, Z.W. de Beer², M. Dueñas¹⁰, J. Edwards³⁸, P. Enwistle³⁹, P.O. Fiuza³⁵, J. Fournier⁴⁰, D. García⁷, T.B. Gibertoni³⁴, S. Giraud³⁰, M. Guevara-Suarez⁷, L.F.P. Gusmão³⁵, S. Haituk¹⁶, M. Heykoop¹⁹, Y. Hirooka⁴¹, T.A. Hofmann⁴², J. Houbaken¹, D.P. Hughes²⁷, I. Kautmanová⁴³, O. Koppel⁴⁴, O. Koukol⁴⁵, E. Larsson⁴⁶, K.P.D. Latha⁴⁷, D.H. Lee⁴⁸, D.O. Lisboa¹³, W.S. Lisboa¹³, Á. López-Villalba¹⁹, J.L.N. Maciel⁴⁹, P. Manimohan⁴⁷, J.L. Manjón¹⁹, S. Marinowitz², T.S. Marney²¹, M. Meijer¹, A.N. Miller⁵⁰, I. Olariaga⁵¹, L.M. Paiva²⁹, M. Piepenbring⁵², J.C. Poveda-Molero⁵³, K.N.A. Raj⁴⁷, H.A. Raja⁵⁴, A. Rougeron³⁰, I. Salcedo⁵¹, R. Samadi²⁸, T.A.B. Santos³⁵, K. Scarlett⁵⁵, K.A. Seifert⁴⁴, L.A. Shuttleworth³⁷, G.A. Silva²⁹, M. Silva¹³, J.P.Z. Siqueira⁷, C.M. Souza-Motta²⁹, S.L. Stephenson⁵⁶, D.A. Sutton²², N. Tamakeaw¹⁶, M.T. Telleria¹⁰, N. Valenzuela-Lopez⁷, A. Viljoen⁵⁷, C.M. Visagie⁴⁴, A. Vizzini⁵⁸, F. Wartchow⁵⁹, B.D. Wingfield⁴⁸, E. Yurchenko⁶⁰, J.C. Zamora⁶¹, J.Z. Groenewald¹

Key words

ITS nrDNA barcodes
LSU
novel fungal species
systematics

Abstract Novel species of fungi described in this study include those from various countries as follows: **Australia:** *Apiognomonia lasiopetalis* on *Lasiopetalum* sp., *Blastocervulus eucalyptorum* on *Eucalyptus adesmophloia*, *Bullanoekia australis* (incl. *Bullanoekia* gen. nov.) on *Kingia australis*, *Caliciopsis eucalypti* on *Eucalyptus marginata*, *Celerioriella petrophiles* on *Petrophile teretifolia*, *Coleophoma xanthosiae* on *Xanthosia rotundifolia*, *Coniothyrium hakeae* on *Hakea* sp., *Diatrypella banksiae* on *Banksia formosa*, *Disculoides corymbiae* on *Corymbia calophylla*, *Elsinoë eelemani* on *Melaleuca alternifolia*, *Elsinoë eucalyptigena* on *Eucalyptus kingsmillii*, *Elsinoë preissiana* on *Eucalyptus preissiana*, *Eucasphaeria rustici* on *Eucalyptus creta*, *Hyweljonesia queenslandica* (incl. *Hyweljonesia* gen. nov.) on the cocoon of an unidentified microlepidoptera, *Mycodiella eucalypti* (incl. *Mycodiella* gen. nov.) on *Eucalyptus diversicolor*, *Myrtapenediella sporadicae* on *Eucalyptus sporadica*, *Neocrinula xanthorrhoeae* (incl. *Neocrinula* gen. nov.) on *Xanthorrhoea* sp., *Ophiocordyceps nooreniae* on dead ant, *Phaeosphaeriopsis agava-cearum* on *Agave* sp., *Phlogicylindrium mokarei* on *Eucalyptus* sp., *Phyllosticta acaciigena* on *Acacia suaveolens*, *Pleurophoma acaciae* on *Acacia glaucoptera*, *Pyrenochaeta hakeae* on *Hakea* sp., *Readeriella lehmannii* on *Eucalyptus lehmannii*, *Saccharata banksiae* on *Banksia grandis*, *Saccharata daviesiae* on *Daviesia pachyphylla*, *Saccharata eucalyptorum* on *Eucalyptus bigalerita*, *Saccharata hakeae* on *Hakea baxteri*, *Saccharata hakeicola* on *Hakea victoria*, *Saccharata lambertiae* on *Lambertia ericifolia*, *Saccharata petrophiles* on *Petrophile* sp., *Saccharata petrophilicola* on *Petrophile fastigiata*, *Sphaerellopsis hakeae* on *Hakea* sp., and *Teichospora kingiae* on *Kingia australis*. **Brazil:** *Adautomilanezia caesalpiniae* (incl. *Adautomilanezia* gen. nov.) on *Caesalpinia echinata*, *Arthrospora arthrospora* (incl. *Arthrospora* gen. nov.) on *Sagittaria montevidensis*, *Diaporthe caatingensis* (endophyte from *Tacinga inamoena*), *Geastrum ishikawae* on sandy soil, *Geastrum pusillipilosum* on soil, *Gymnopus pygmaeus* on dead leaves and sticks, *Inonotus hymenonitens* on decayed angiosperm trunk, *Pyricularia urashimae* on *Urochloa brizantha*, and *Synnemellisia aurantia* on *Passiflora edulis*. **Chile:** *Tubulicrinis australis* on *Lophosoria quadripinnata*. **France:** *Cercophora squamulosa* from submerged wood, and *Scedosporium cereisporum* from fluids of a wastewater treatment plant. **Hawaii:** *Beltraniella acaciae*, *Dactylaria acaciae*, *Rhexodenticula acaciae*, *Rubikia evansii* and *Torula acaciae* (all on *Acacia koa*). **India:** *Lepidoderma echinosporum* on dead semi-woody stems, and *Rhodocybe rubrobrunnea* from soil. **Iran:** *Talaromyces kabodanensis* from hypersaline soil. **La Réunion:** *Neocordana musarum* from leaves of *Musa* sp. **Malaysia:** *Anungitea eucalyptigena* on *Eucalyptus grandis* × *pellita*, *Camptomeriphila leucaena* (incl. *Camptomeriphila* gen. nov.) on *Leucaena leucocephala*, *Castanediella communis* on *Eucalyptus pellita*, *Eucalyptostroma eucalypti* (incl. *Eucalyptostroma* gen. nov.) on *Eucalyptus pellita*, *Melanconielliella syzygii* on *Syzygium* sp., *Mycophilomyces periconiae* (incl. *Mycophilomyces* gen. nov.) as hyperparasite on *Periconia* on leaves of *Albizia falcata*, *Synnemadiella eucalypti* (incl. *Synnemadiella* gen. nov.) on *Eucalyptus pellita*, and *Teichospora nephelei* on *Nephelium lappaceum*. **Mexico:** *Aspergillus bicephalus* from soil. **New Zealand:** *Aplosporella sophorae* on *Sophora microphylla*, *Libertasomyces platani* on *Platanus* sp., *Neothyronectria sophorae* (incl. *Neothyronectria* gen. nov.) on *Sophora microphylla*, *Parastagonospora phoenicicola* on *Phoenix canariensis*, *Phaeoacremonium pseudopanacis* on *Pseudopanax crassifolius*, *Phlyctema phoenicis* on *Phoenix canariensis*, and *Pseudoascochyta novae-zelandiae* on *Cordyline australis*. **Panama:** *Chalara panamensis* from needle litter of

© 2016 Naturalis Biodiversity Center & Centraalbureau voor Schimmelcultures

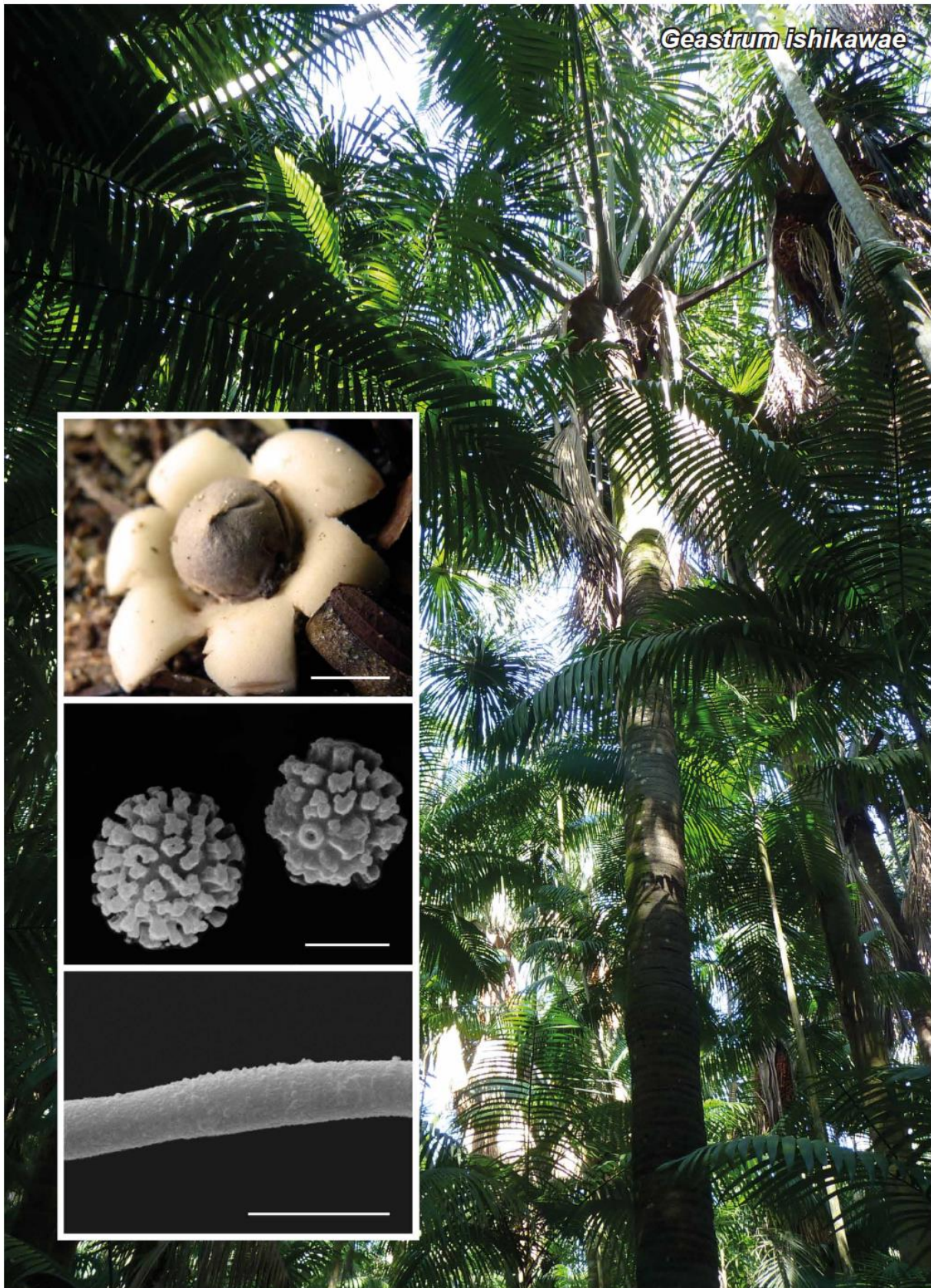
You are free to share - to copy, distribute and transmit the work, under the following conditions:

Attribution: You must attribute the work in the manner specified by the author or licensor (but not in any way that suggests that they endorse you or your use of the work).

Non-commercial: You may not use this work for commercial purposes.

No derivative works: You may not alter, transform, or build upon this work.

For any reuse or distribution, you must make clear to others the license terms of this work, which can be found at <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/legalcode>. Any of the above conditions can be waived if you get permission from the copyright holder. Nothing in this license impairs or restricts the author's moral rights.



Fungal Planet 472 – 21 December 2016

Geastrum ishikawae* Accioly, J.O. Sousa, Baseia & M.P. Martín, *sp. nov.

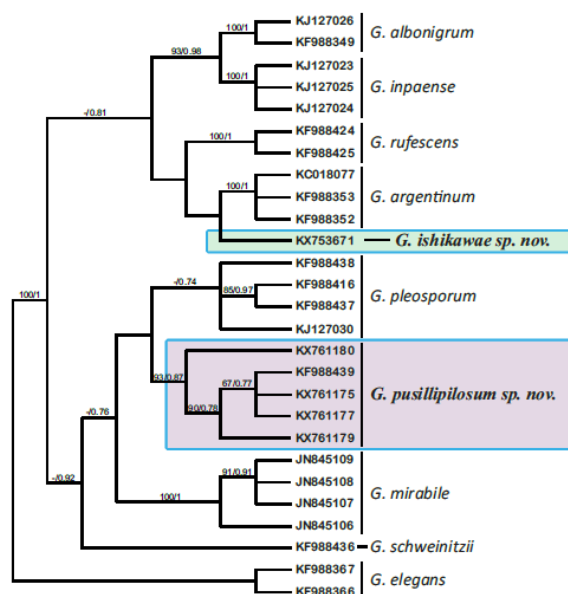
Etymology. In the honour of Noemia Kazue Ishikawa, scientific researcher at INPA for her great contribution to the study of fungi in the Amazon.

Classification — *Geastraceae*, *Geastrales*, *Agaricomycetes*.

Basidiomata 12–25 mm diam when mature, rhizomorphs present, white (KW1A1, Kornerup & Wanscher 1978). *Exoperidium* saccate, rays revolute, non-hygroscopic. *Mycelial layer* detaching in patches, cottony to woolly, incrustated with sand debris, white (KW1A1), hyphae 1.2–2.1 µm diam, encrusted, rarely branched, sinuous, hyaline in 5% KOH. *Fibrous layer* papery to coriaceous, greyish orange (KW5B3), hyphae 2.7–6.4 µm diam, incrustated, not branching, almost hyaline in 5% KOH. *Pseudoparenchymatous layer* smooth to rimulose, persistent, cracking radially around the endoperidium, dark blond (KW 5D4). *Endoperidium* subglobose, 4–9 mm diam, sessile, felted, pruinose, greyish brown/mouse grey (KW5E3), composed by interwoven, some protruding hyphae. *Peristome* mammiform to flattened, folded, not delimited, concolorous with the endoperidium, mouth fibrillose. *Gleba* greyish brown (KW5F3). *Basidiospores* globose, 4.5–7 µm diam, surface covered with conspicuous columnar warts with truncated tips, some confluent, yellowish brown to brown in 5% KOH. *Capillitia* 3–5.5 µm diam, verrucose, thick walled (< 4 µm), yellowish brown in 5% KOH.

Typus. BRAZIL, Amazonas, Manaus, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Campus I, alt. 64 m, S3°5'31" W59°59'40", on sandy soil close to palm trees, 12 Jan. 2013, T. Accioly & N.K. Ishikawa (holotype UFRN-Fungos 2785; ITS sequence GenBank KX753671, LSU sequence GenBank KX765817, MycoBank MB817951).

Notes — *Geastrum ishikawae* was found growing in an anthropised secondary Amazon Forest, within an urban area. Many other *Geastrum* species also present tiny and non-subiculate basidiomata (*G. kotlabae*, *G. minimum*, *G. schmidelii*, *G. floriforme* and *G. hungaricum*). Although *G. floriforme* and *G. hungaricum* both have very similar mycelial layers to those of *G. ishikawae*, they clearly differ by presenting strongly hygroscopic rays and non-folded peristome. *Geastrum minimum* and *G. schmidelii* also present compatible basidiospore dimensions (up to 7 µm diam) with *G. ishikawae*, but they differ on their stalked endoperidium, and delimited peristome. In the case of *G. kotlabae*, the mycelial layer and basidiospore dimensions (up to 7 µm diam) bring it morphologically close to *G. ishikawae*, but its plicate peristome and strongly hygroscopic rays separate them. An irregularly plicated or folded peristome is also found in *G. rufescens* and *G. morgani*, but they contrast with *G. ishikawae* by exhibiting a brownish coloured and non-woolly mycelial layer, and stalked endoperidium (*G. rufescens*). In the ITS analyses, *G. ishikawae* clustered together with *G. albonigrum*, *G. inpaense* and *G. argentinum*. However, *G. albonigrum* and *G. inpaense* exhibit smaller basidiospores (3–5 µm and 2.6–3.8 µm, respectively) than those of *G. ishikawae*; and *G. argentinum* presents a non-folded fibrillose peristome, and much more regular basidiospore ornamentation. The woolly mycelial layer plus folded peristome are unique characteristics of *G. ishikawae* (Sunhede 1989, Calonge & Mata 2004, Cabral et al. 2014, Zamora et al. 2014).



One of the 19 equally most parsimonious trees of ITS nrDNA sequences obtained after a heuristic search using SeaView v. 4.6 (Gouy et al. 2010). The two new *Geastrum* species described in this issue are marked with rectangles: *G. ishikawae* and *G. pusillipilosum* (see Fungal Planet 473 in this manuscript). The accession numbers from EMBL/GenBank databases are indicated on the tree. Bootstrap support values greater than 50% are indicated on the branches, as well as posterior probabilities obtained after Bayesian analyses. *Geastrum elegans* was included as outgroup.

Colour illustrations. Brazil, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Campus I, 'Burity' palm trees growing at the locality where the type specimens were collected; mature basidiome (UFRN-Fungos 2785, holotype) detailing folded peristome, Scanning Electron Microscopy (SEM) of basidiospores detailing ornamentation (UFRN-Fungos 2785), SEM of capillitium detailing surface (UFRN-Fungos 2785). Scale bars = 5 mm (mature basidiome), 2 µm (basidiospores), 5 µm (capillitium).

Thiago Accioly, Julieth O. Sousa & Iuri G. Baseia, Departamento de Botânica e Zoologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, Rio Grande do Norte, Brazil;

e-mail: thiagoaccioly@hotmail.com, julieth.oliveira.sousa@gmail.com & iuri.baseia@gmail.com

María P. Martín, Departamento de Micología, Real Jardín Botánico-CSIC, Plaza de Murillo 2, 28014 Madrid, Spain; e-mail: maripaz@rjb.csic.es

APÊNDICE XIII (manuscrito publicado)

Persoonia 39, 2017: 270–467

www.ingentaconnect.com/content/nhn/pimj

RESEARCH ARTICLE

ISSN (Online) 1878-9080

https://doi.org/10.3767/persoonia.2017.39.11



Fungal Planet description sheets: 625–715

P.W. Crous^{1,2}, M.J. Wingfield³, T.I. Burgess⁴, A.J. Carnegie⁵, G.E. St. J. Hardy⁴, D. Smith⁶, B.A. Summerell⁷, J.F. Cano-Lira⁸, J. Guarro⁸, J. Houbraken¹, L. Lombard¹, M.P. Martín⁹, M. Sandoval-Denis^{1,6,9}, A.V. Alexandrova¹⁰, C.W. Barnes¹¹, I.G. Baseia¹², J.D.P. Bezerra¹³, V. Guarnaccia¹, T.W. May¹⁴, M. Hernández-Restrepo¹, A.M. Stchigel⁸, A.N. Miller¹⁵, M.E. Ordoñez¹⁶, V.P. Abreu¹⁷, T. Accioly¹⁸, C. Agnello¹⁹, A. Agustín Colmán¹⁷, C.C. Albuquerque²⁰, D.S. Alfredo¹⁸, P. Alvarado²¹, G.R. Araújo-Magalhães²², S. Arauzo²³, T. Atkinson²⁴, A. Barili¹⁶, R.W. Barreto¹⁷, J.L. Bezerra²⁵, T.S. Cabral²⁶, F. Camello Rodríguez²⁷, R.H.S.F. Cruz¹⁸, P.P. Daniëls²⁸, B.D.B. da Silva²⁹, D.A.C. de Almeida³⁰, A.A. de Carvalho Júnior³¹, C.A. Decock³², L. Delgat³³, S. Denman³⁴, R.A. Dimitrov³⁵, J. Edwards³⁶, A.G. Fedosova³⁷, R.J. Ferreira³⁸, A.L. Firmino³⁹, J.A. Flores¹⁶, D. García⁸, J. Gené⁸, A. Giraldo¹, J.S. Góis⁴⁰, A.A.M. Gomes¹⁷, C.M. Gonçalves¹³, D.E. Gouliamova⁴¹, M. Groenewald¹, B.V. Guéorguiev⁴², M. Guevara-Suarez⁸, L.F.P. Gusmão³⁰, K. Hosaka⁴³, V. Hubka⁴⁴, S.M. Huhndorf⁴⁵, M. Jadan⁴⁶, Ž. Jurjević⁴⁷, B. Kraak¹, V. Kučera⁴⁸, T.K.A. Kumar⁴⁹, I. Kušan⁴⁶, S.R. Lacerda⁵⁰, S. Lamlertthong⁵¹, W.S. Lisboa¹⁷, M. Loizides⁵², J.J. Luangsa-ard⁵³, P. Lysková⁵⁴, W.P. Mac Cormack⁵⁵, D.M. Macedo⁵⁶, A.R. Machado¹³, E.F. Malysheva³⁷, P. Marinho⁵⁷, N. Matočec⁴⁶, M. Meijer¹, A. Mešić⁴⁶, S. Mongkolsamrit⁵³, K.A. Moreira²², O.V. Morozova³⁷, K.U. Nair⁵⁸, N. Nakamura⁵⁹, W. Noisripoom⁵³, I. Olariaga⁶⁰, R.J.V. Oliveira¹³, L.M. Paiva¹³, P. Pawar⁵⁸, O.L. Pereira¹⁷, S.W. Peterson⁶¹, M. Prieto⁶², E. Rodríguez-Andrade⁸, C. Rojo De Blas⁶³, M. Roy⁶⁴, E.S. Santos⁶⁵, R. Sharma⁵⁸, G.A. Silva¹³, C.M. Souza-Motta¹³, Y. Takeuchi-Kaneko⁵⁹, C. Tanaka⁵⁹, A. Thakur⁵⁸, M.Th. Smith¹, Z. Tkalčec⁴⁶, N. Valenzuela-Lopez^{8,66}, P. van der Kleij⁶⁷, A. Verbeken³³, M.G. Viana⁶⁵, X.W. Wang⁶⁸, J.Z. Groenewald¹

Key words

ITS nrDNA barcodes
LSU
novel fungal species
systematics

Abstract Novel species of fungi described in this study include those from various countries as follows: **Antarctica:** *Cadophora antarctica* from soil. **Australia:** *Alfaria dandenongensis* on *Cyperaceae*, *Amphosoma persooniae* on *Persoonia* sp., *Anungitea nullicana* on *Eucalyptus* sp., *Bagadiella eucalypti* on *Eucalyptus globulus*, *Castanediella eucalyptigena* on *Eucalyptus* sp., *Cercospora dianellicola* on *Dianella* sp., *Cladoniella kinglakensis* on *Eucalyptus regnans*, *Cladoniella xanthorrhoeae* (incl. *Cladoniellaceae* fam. nov. and *Cladoniellales* ord. nov.) on *Xanthorrhoea* sp., *Cochlearomyces eucalypti* (incl. *Cochlearomyces* gen. nov. and *Cochlearomycetaceae* fam. nov.) on *Eucalyptus obliqua*, *Codinaea lambertiae* on *Lambertia formosa*, *Diaporthe obtusifoliae* on *Acacia obtusifolia*, *Didymella acaciae* on *Acacia melanoxylon*, *Dothidea eucalypti* on *Eucalyptus dalrympleana*, *Fitzroyomyces cyperi* (incl. *Fitzroyomyces* gen. nov.) on *Cyperaceae*, *Murramarangomyces corymbiae* (incl. *Murramarangomyces* gen. nov., *Murramarangomycetaceae* fam. nov. and *Murramarangomycetales* ord. nov.) on *Corymbia maculata*, *Neoanungitea eucalypti* (incl. *Neoanungitea* gen. nov.) on *Eucalyptus obliqua*, *Neoconiothyrium persooniae* (incl. *Neoconiothyrium* gen. nov.) on *Persoonia laurina* subsp. *laurina*, *Neocrinula lambertiae* (incl. *Neocrinulaceae* fam. nov.) on *Lambertia* sp., *Ochroconis podocarpi* on *Podocarpus grayae*, *Paraphysalospora eucalypti* (incl. *Paraphysalospora* gen. nov.) on *Eucalyptus sieberi*, *Pararamichloridium livistonae* (incl. *Pararamichloridium* gen. nov., *Pararamichloridiaceae* fam. nov. and *Pararamichloridiales* ord. nov.) on *Livistona* sp., *Pestalotiopsis dianellae* on *Dianella* sp., *Phaeosphaeria gahniae* on *Gahnia aspera*, *Phlogicylindrium tereticornis* on *Eucalyptus tereticornis*, *Pleopassalora acaciae* on *Acacia obliquinervis*, *Pseudodactylaria xanthorrhoeae* (incl. *Pseudodactylaria* gen. nov., *Pseudodactylariaceae* fam. nov. and *Pseudodactylariales* ord. nov.) on *Xanthorrhoea* sp., *Pseudosporidesmium lambertiae* (incl. *Pseudosporidesmiaceae* fam. nov.) on *Lambertia formosa*, *Saccharata acaciae* on *Acacia* sp., *Saccharata epacridis* on *Epacris* sp., *Saccharata hakeigena* on *Hakea sericea*, *Seiridium persooniae* on *Persoonia* sp., *Semifissispora tooloomensis* on *Eucalyptus dunnii*, *Stagonospora lomandrae* on *Lomandra longifolia*, *Stagonospora victoriana* on *Poaceae*, *Subramaniomyces podocarpi* on *Podocarpus elatus*, *Sympoventuria melaleucaae* on *Melaleuca* sp., *Sympoventuria regnans* on *Eucalyptus regnans*, *Trichomerium eucalypti* on *Eucalyptus tereticornis*, *Vermiculariopsisella eucalypticola* on *Eucalyptus dalrympleana*, *Verrucoconiothyrium acaciae* on *Acacia falciformis*, *Xenopassalora petrophiles* (incl. *Xenopassalora* gen. nov.) on *Petrophile* sp., *Zasmidium dasypogonis* on *Dasypogon* sp., *Zasmidium gahniiicola* on *Gahnia sieberiana*. **Brazil:** *Achaetomium lippiae* on *Lippia gracilis*, *Cyathus isometricus* on decaying wood, *Geastrum carriense* on soil, *Lycoperdon demoulinii* (incl. *Lycoperdon* subg. *Arenicola*) on soil, *Megatomentella cristata* (incl. *Megatomentella* gen. nov.) on unidentified plant, *Mutinus verrucosus* on soil, *Paraopeba schefflerae* (incl. *Paraopeba* gen. nov.) on *Schefflera morototoni*, *Phyllosticta catimbauensis* on *Mandevilla catimbauensis*, *Pseudocercospora angularis* on *Prunus persica*, *Pseudophialophora sorghi* on *Sorghum bicolor*, *Spumula piptadeniae* on *Piptadenia paniculata*. **Bulgaria:** *Yarrowia parophonii* from gut of *Parophonus hirsutulus*. **Croatia:** *Pyrenopeziza velebitica* on *Lonicera borbasiana*. **Cyprus:** *Peziza halophila* on coastal dunes.

© 2017 Naturalis Biodiversity Center & Westerdijk Fungal Biodiversity Institute

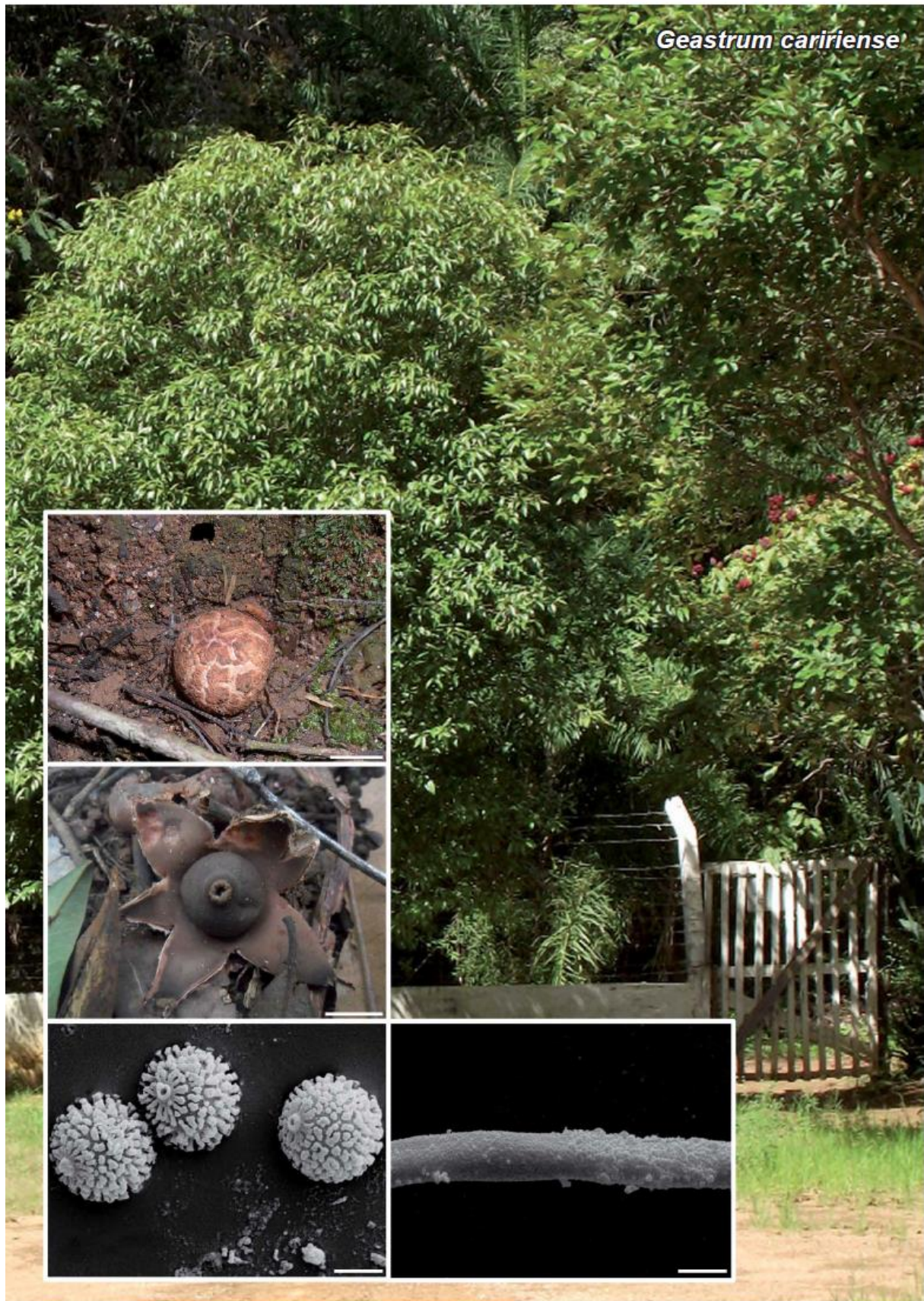
You are free to share - to copy, distribute and transmit the work, under the following conditions:

Attribution: You must attribute the work in the manner specified by the author or licensor (but not in any way that suggests that they endorse you or your use of the work).

Non-commercial: You may not use this work for commercial purposes.

No derivative works: You may not alter, transform, or build upon this work.

For any reuse or distribution, you must make clear to others the license terms of this work, which can be found at <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/legalcode>. Any of the above conditions can be waived if you get permission from the copyright holder. Nothing in this license impairs or restricts the author's moral rights.



Fungal Planet 634 – 20 December 2017

Geastrum caririense R.J. Ferreira, Accioly, S.R. Lacerda, M.P. Martín & Baseia, *sp. nov.**Etymology.* In reference to the type locality, Cariri region.

Classification — Geastraceae, Geastrales, Agaricomycetes.

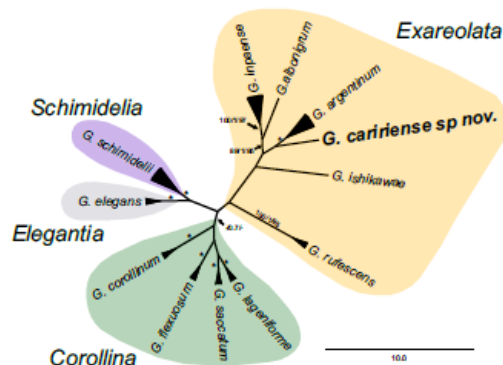
Unexpanded *basidiomata* epigeous, globose to subglobose, just prior to slightly open, umbonate, 14–23 mm high × 15–28 mm wide, surface rugose with irregular cracks, brown to pale brown (5E5 to 6D4, Kernerup & Wanscher 1978), with a few soil incrustations. Expanded *basidiomata* saccate, 12–29 mm in height (including peristome) × 24–58 mm wide. *Exoperidium* splitting into 4–10 revolute, triangular and irregular rays, non-hygroscopic. *Mycelial layer* slightly encrusted with soil at the base, persistent, orange to pale brown (KW6A4 to KW6D4) or brownish orange (KW6C3), formed by hyaline to greenish hyphae in 5% KOH, branched, 1.6–3(–4) µm wide, lumen evident, sinuous walls, 0.6 ± 0.1 µm thick. *Fibrous layer* papery, pastel red to brownish orange (KW7A4 to KW6C3), 1–2.5 mm thick when fresh, formed by hyaline hyphae in 5% KOH, 2–4.5 µm wide, lumen evident, branched, straight walls, 0.7 ± 0.1 µm thick. *Pseudoparenchymatous layer* persistent, glabrous, brownish grey to reddish grey (KW8D2 to KW8B4), cracking at the ray bends and tending to form a pseudoparenchymatous collar around the endoperidium in some specimens, formed by pyriform to oval cells, 19.5–48(–54.5) µm high × 27–58 µm wide, pale yellow in 5% KOH, straight walls, 0.6 ± 0.2 µm thick. *Endoperidial body* globose to subglobose, 8–19 mm high × 10–21 wide, sessile, glabrous, grey to greyish brown (KW5D1 to KW5E3), apophysis absent. Peristome fibrillose to lacerate in age, mammiform, with the same colour as the endoperidium, up to 1–3 mm high, slightly delimited by a greyish white (KW1B1) annulum. Mature gleba powdery, brownish grey to dark brown (KW7E2 to KW8F4). *Eucapillitium* (2–)2.5–5 µm wide, branched, encrusted, verrucose, lumen evident, pale brown in 5% KOH, straight walls, 0.6 ± 0.1 µm thick. *Basidiospores* globose to subglobose, 4.5–6.5 µm high × 5–7 µm diam (\bar{x} = 5.7 ± 0.5 × 5.5 ± 0.5, Q_m = 1.05, n = 30), brown in 5% KOH, densely covered by columnar warts with truncate apex, 0.4–0.6 µm, confluent around the apiculum.

Habitat, Habit and Distribution — Growing on leaf-litter on the shaded ground of the forest, solitary to gregarious. The distribution of *G. caririense* is restricted to the municipality of Crato, Ceará State, Brazil. The specimens were found in the Caatinga domain in a permanent protection area in Araripe National Forest, Cariri region.

Typus. BRAZIL, Ceará, Crato, Floresta Nacional do Araripe, alt. 972 m, S 07°14'51.0" W39°28'43.8", on soil covered by leaf litter, 1 May 2014, R.J. Ferreira 71 (holotype UFRN-Fungos 2266, ITS and LSU sequence GenBank MF158626 and MF158627, MycoBank MB822275; isotype HCDAL 17).

Colour illustrations. Brazil, Pernambuco, Floresta Nacional do Araripe, where the specimens were collected; immature basidiome *in situ* (HCDAL 17); mature basidiome *in situ* (UFRN-Fungi 2266); basidiospores under SEM (UFRN-Fungi 2266); verrucose capillitium under SEM (UFRN-Fungi 2266). Scale bars: basidiomata = 10 mm, basidiospores and capillitium = 2 µm.

Notes — *Geastrum caririense* is mainly characterised by its brownish and cracked mycelial layer, peristome, fibrillose to lacerate, poorly delimited, basidiospores with columnar warts confluent around the apiculum. *Geastrum inpaense* is morphologically close to *G. caririense*; however, it is easily distinguished by the non-cracked mycelial layer with presence of mycelial tufts, and smaller spores of 2.5–4 µm in width including ornamentation (Cabral et al. 2014). Another related species is *G. albonigrum*, but it clearly differs by its hairy and detached mycelial layer and smaller basidiospores of 4–5 µm in width including ornamentation (Sousa et al. 2014). *Geastrum argentinum* also resembles *G. caririense*, but has a peeling-off coriaceous mycelial layer, non-delimited peristome, and develops on a subiculum (Zamora et al. 2013). On the other hand, *Geastrum ishikawae* can be distinguished from *G. caririense* by its cottony to woolly mycelial layer, pruinose endoperidium, non-delimited with coarsely folded peristome, and basidiospore size and ornamentation, 4.5–7 µm diam including ornamentation (Crous et al. 2016a). *Geastrum rufescens* differs from this new species by the cracked and evanescent pseudoparenchymatous layer in age, non-delimited peristome and mycelial layer strongly encrusted with debris and sand (Sunhede 1989). *Geastrum aculeatum*, *G. echinulatum* and *G. litchiforme* are morphologically similar to *G. caririense*, but they have an aculeate, equinulate and pilose mycelial layer, respectively (Silva et al. 2013, Hemmes & Desjardin 2011). Moreover, molecular data from ITS and LSU show with high support that *G. caririense* is different from the other species in sect. *Exareolata*.



One of the 189 equally most parsimonious trees of ITS nrDNA sequences was obtained after a Branch and Bound parsimony search using PAUP v. 4 (Swofford 2003). The new *Geastrum* species, *G. caririense*, is shown in **bold**. The accession numbers from EMBL/GenBank databases are indicated. Bootstrap support values greater than 50% are indicated on the branches, as well as posterior probabilities obtained after a Bayesian analyses in MrBayes (Ronquist 2012). *Geastrum elegans* was included as outgroup. CoreDRAW® X8 software was used to edit the final tree.

Renato J. Ferreira, Pós-graduação em Biologia de Fungos, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco Brazil; e-mail: renatojuciano@hotmail.com

Thiago Accioly, Programa de Pós-graduação em Sistemática e Evolução, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, Rio Grande do Norte, Brazil; e-mail: thiagoaccioly@hotmail.com

Sirleis R. Lacerda, Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Regional do Cariri, Crato, Ceará, Brazil; e-mail: sirleisr@gmail.com

María P. Martín, Departamento de Micología, Real Jardín Botánico-CSIC, Plaza de Murillo 2, 28014 Madrid, Spain; e-mail: maripaz@rjb.csic.es

Iuri G. Baseia, Departamento de Botânica e Zoologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, Rio Grande do Norte, Brazil; e-mail: iuri.baseia@gmail.com