



赵瑞琳

中国科学院微生物研究所研究员，博士生导师，国家重点研发计划项目首席科学家。中国菌物学会菌物多样性及系统学专业委员会副主任，国家食用菌加工技术研发中心学术委员会副主任，国家发改委经济菌物研究与利用国家地方联合工程研究中心学术委员会委员；《Fungal Diversity》《Frontiers on Microbiology》《菌物学报》《Mycology》等期刊编委。从事伞菌多样性、系统与进化、群体基因组学及相关资源开发研究，已发表 130 余个新分类单元，在《Fungal Diversity》《Persoonia》等国际期刊发表学术论文 90 余篇。

以演化时间为新增指标构建真菌分类系统

赵瑞琳^{1, 2*} 贺茂强¹ 刘建魁³

①中国科学院微生物研究所 北京 100101

②中国科学院大学生命科学学院 北京 101408

③电子科技大学生命科学与技术学院 四川 成都 611731

摘要：随着分子系统发育研究的普及，真菌各分类类群逐渐被修订为单系发生类群，通常结合形态学特征为代表的表型特征（“单系+表型特征”）对不同的分类等级命名是最为普遍的方法。历史上存在的大量多系名称被逐步修订、补充和完善，各个不同等级类群的分类系统变得更加合理、客观和趋于自然，这是分类学进程中巨大的进步。然而系统发育重建所揭示的单系类群并没有相应的标准来对应于纲目科属等种上分类等级，所以并不能直接转换为分类系统，且在分类实践中，由于不同分类学家在决定各个单系类群对应的分类等级时采用的尺度不同、依据不一，严重影响分类系统的科学性和稳定性。随着分子钟分析方法的出现，实现了对现生生物类群演化时间的估算，所以在系统发育、表型特征研究的基础上，把演化时间作为真菌分类的新增指标来划分和命名种上分类等级的方法（“单系+表型特征+演化时间”）得以应用。本文回顾了首次利用这种方法重建蘑菇属分类系统的工作，目前研究所揭示的担子菌门和子囊菌门从门至科各分类等级的演化时间范围，及利用演化时间为新增指标在分类命名中的应用；分析了影响演化时间估算可靠性的关键因素及对策。我们认为在构建分类系统的研究中增加演化时间指标，使新分类系统体现类群进化过程中的时间维度，能更全面反映类群的进化历程，促进分类系统的科学性和稳定性。

关键词：BEAST，分类学，系统发育，化石标本，校订点

基金项目：国家自然科学基金（31961143010，31970010，31470152）；国家重点研发计划（2018YFD0400200）；北京食用菌创新团队（BAIC05-2021）

Supported by the National Natural Science Foundation of China (31961143010, 31970010, 31470152), National Key R&D Program of China (2018YFD0400200), and Beijing Innovative Consortium of Agriculture Research System (BAIC05-2021).

* Corresponding author. E-mail: zhaorl@im.ac.cn

Received: 2021-02-02, accepted: 2021-02-22

[引用本文] 赵瑞琳, 贺茂强, 刘建魁, 2021. 以演化时间为新增指标构建真菌分类系统. 菌物学报, 40(4): 834-843
Zhao RL, He MQ, Liu JK, 2021. Using divergence time as an additional criterion in fungal systematics. Mycosystema, 40(4): 834-843

Using divergence time as an additional criterion in fungal systematics

ZHAO Rui-Lin^{1, 2} HE Mao-Qiang¹ LIU Jian-Kui³

①Institute of Microbiology, Chinese Academy of Science, Beijing 100101, China

②College of Life Science, University of Chinese Academy of Science, Beijing 101408, China

③School of Life Science and Technology, University of Electronic Science and Technology of China, Chengdu, Sichuan 611731, China

Abstract: The flourish and popularity of molecular phylogenetic study greatly promoted the systematic study of fungi. Nowadays, naming taxa by “monophyly + phenotypes” is the most popular method applied in taxonomic studies, and the taxonomic systems of lots of historically problematic groups were thus revised, supplemented or reconstructed. Those more objective and natural systems for those monophyletic groups could be the greatest progress we have ever made in fungal taxonomy. However, a phylogenetic topology could not correspond to a taxonomic system as there do not have a universal criterion in ranking these monophyletic groups as genera, families, orders and classes (above species level), and that caused the unstable fungal taxonomic system. In practice, different taxonomists have different opinions in choosing criterion to rank taxa which greatly influenced the stability of fungal taxonomic system. With the advances of molecular clock analyses, estimation of divergence times of living taxa becomes available. Thus, based on phylogenetic and phenotypic studies, using divergence time as an additional criterion (“monophyly + phenotype + divergence time”) to rank higher-level taxa has been practiced. In this paper, the work which firstly rebuilt a standardized taxonomic system for the genus *Agaricus* by using divergence time as an additional criterion was reviewed, and the divergence time ranged from family to phylum in Ascomycota and Basidiomycota was revealed and the achievements of using divergence time as an additional criterion to rank taxa were enumerated. The key factors which influence divergence time estimation were discussed and corresponding suggestions were given. Generally, using divergence time as an additional criterion to build fungal taxonomic system can make the taxonomic system reflect the temporal dimension of evolution, and make the new system approach the evolutionary process and greatly promote the stability of related taxonomic system.

Key words: BEAST, taxonomy, phylogeny, fossil, calibrations

生物资源保护及可持续利用的首要任务是对其准确认知,而选择、修订甚至创建恰当的、趋于自然的分类系统是准确高效认识生物资源的必要基础,也是开展系统学研究的主要任务之一。真菌在自然生态系统中降解大分子有机物、侵染动植物、与植物或动物等共生,在全球的物质能量循环中有不可或缺的作用,然而人们对它的认识还非常欠缺。近期对真菌、鸟类、哺乳动物、甲虫、植物等 7 个主要真核生物类群描述率进行了统计分析,其中真菌是最低的,仅为 3%–6% (Wang *et al.* 2020),所以真菌分类和系统学研究的任务就显得更为紧迫和艰巨。而构建趋于自然的分类系统是加快并科学开展物种认识的必要保证。

随着分子系统发育研究的普及,真菌各个不同等级的类群逐渐认定为单系发生类群,这是分类学进程中巨大的进步。真菌分类方法上,利用分子系统发育分析发现单系类群,通常结合以形态学特征为代表的表型特征(“单系+表型特征”)对不同的分类等级进行划分和命名是最为普遍的方法,这也使历史上存在的大量多系名称被逐步修订、补充和完善,各类群的分类系统变得更加合理、客观和趋于自然(Binder *et al.* 2005; Aime *et al.* 2006)。

现有的分子系统发育研究能识别类群的单系性,而且在很大程度上能指明各个类群间的进化关系,但并不能直接对应于属、科、目、纲等高分类等级,所以并不能直接转换为分类系统。而且,由于不同分类学家在将各单系类群对应于不同分类等级的时候采用的尺度不同,对不同表型特征的取舍不同,导致对种以上分类等级的认定和命名具有不同的标准,有的遵循大属(或科目纲)观点,有的遵循小属(或科目纲)观点,最终导致

真菌分类系统在不同类群之间分类“尺度”不一,经常因为分类学家的观点不同而发生反复且非必要的调整,极大地影响了分类系统的稳定性,给名称使用者带来极大的困扰。

任何生命学科的问题脱离进化的观点都将毫无意义(Dobzhansky 1973),这对构建趋于自然的分类系统同样适用,即分类学家构建的分类系统应最大程度地反映类群的进化历史。早在 1800 年 Chevalier de Lamarck 首次提出生物是进化的观念时,时间尺度就被引入进化过程。现今,对进化历程的描述不仅包括不同进化谱系间的亲缘关系,还有时间、空间尺度上的信息(Varga *et al.* 2019)。以此来对照目前所构建的任何一个真菌分类系统就会发现,类群内不同进化谱系之间的亲缘关系能通过分子系统发育图谱体现,寄主、生境类型和地理分布信息也有涉及,但时间尺度(演化时间)并未体现在分类系统中。然而演化时间作为分类指标恰恰具有其巨大的优势:1)它具有普遍适用性,即所有的生物,无论古生物还是现生生物都有它们各自的演化时间;2)它的可量度性使所有生物的进化关系具有可比性。所以演化时间就是所有生物在自然界中天然存在的一个共同纽带,通过演化时间,所有生物都能在时间尺度上相互关联。

1 演化时间作为分类新增指标的提出

1966 年,著名的系统学家 W. Henning 曾建议分类等级的命名应考虑生物的演化时间(Henning 1966),但当时除了从有限的化石标本上获得演化时间外,大量现生生物的演化时间并没有办法获取。直到近 10 余年来使用 BEAST 软件为代表的分子钟分析方法的出现(Robinson & Robinson 2001; Drummond *et*

al. 2006; Drummond *et al.* 2012), 可以通过现生生物 DNA 序列的多态性分析, 加以古生物化石的演化时间为校订点, 估算出现生生物各个单系类群的演化时间。分子钟的分析方法自从出现以来, 已广泛应用于研究物种扩张、迁移、隔离等科学问题的谱系地理学 (phylogeographics) 中 (He *et al.* 2017; Han *et al.* 2018; Zhu *et al.* 2019)。

较早的关于使用演化时间来命名不同分类阶元的文章发表于 1999 年, Avise & Johns (1999) 估算了鱼类 (14 个种属于 9 属)、类人灵长动物 (7 个种属于不同科)、果蝇 (14 个种来自同一个属) 的演化时间, 发现不同类群的相同分类等级存在巨大的差异, 如果蝇属 13 个种共同祖先首次分化时间至少是四千万年前 (40Mya), 而类人的灵长动物在科级别仅为几个百万年, 慈鲷鱼的不同属却在几千年前分化。不同类群的相同分类等级在演化时间上拥有如此巨大的差异, 这有悖于基本的科学逻辑, 所以作者认为应建立以演化时间为通用指标来命名不同分类等级。此外也有研究者在探索以单系谱系之间的相对演化时间为新增标准构建分类系统的尝试 (Talavera *et al.* 2013)。

2 以演化时间为新增指标认定真菌种上分类阶元的首次实践——蘑菇属分类系统的重建

蘑菇属 *Agaricus* L. 物种丰富, 世界广布, 是真菌界最早被描述的属之一 (Linnaeus 1753), 为蘑菇科的模式属。该属存在大量的食用种类, 一直受到人们的关注。由于物种形态特征变化大、一些关键表型特征难以固定 (如气味、新鲜子实体菌肉暴露空气中的变色反应等), 不同的分类学家给予不同表型特征的权重不同, 从而构建了许多不同的分

类系统 (欧洲有 Möller 1950; Pilat 1951; Konrad & Maublanc 1952; Kühner & Romagnesi 1953; Cappelli 1984; Parra 2008, 2013; 美国有 Singer 1986; Kerrigan 1986, 2016; 非洲 Heinemann 1978; 俄罗斯 Wasser 1980)。混乱的分类系统使蘑菇属物种的分类鉴定非常困难。在我国虽然蘑菇属物种分布广泛, 但在近期重建该属分类系统之前的 20 多年里, 该属没有一个新种发表 (李宇 1990; Li *et al.* 2014; Zhao *et al.* 2016)。

随着分子系统发育研究的推进, 真菌中大量新演化谱系被发现, 但均存在对其分类等级划定和命名困难的挑战, 蘑菇属真菌也不例外。在对世界热带地区蘑菇属的分子系统发育研究发现该属来自热带的 11 个新的单系演化谱系, 但这些单系谱系内和谱系间物种的形态特征又相互交叉; 一些已知组的鉴定形态特征明确, 但发现为多系, 这些都难以采用常规的“单系+表型特征”的方法命名 (Zhao *et al.* 2011)。

基于此, Zhao *et al.* (2016) 引入演化时间作为新增指标, 即采用“单系认定+表型特征+演化时间”的方法来命名种上分类等级, 构建了蘑菇属的标准化分类系统。在此研究中, 选取以下几个方面作为构建一个标准化分类体系的基本要素。1) 单系类群的发现和认定: 分子系统发育研究中的单系类群认定是一个分类阶元成立的基本要求, 在蘑菇属的标准化分类体系研究中, 这一标准同样适用。2) 单系类群演化时间的确定: 在多基因序列基础上, 采用分子钟分析方法, 用大型担子菌的两个化石标本演化时间校订各个单系类群的演化时间。一个谱系从演化形成到分化为更多的谱系是一个长期的进化过程。据此在古生物学中形成两个概念: “冠群” (crown group) 指一个支系中所有现生成员

的最近共同祖先,以及这个祖先的所有后裔,所以冠群中也可以包含已绝灭类群;和“干群”(stem group),指在冠群之外但又与该冠群有最密切的系统发育关系的生物类群(Budd & Jensen 2000; Budd 2001)。在演化过程中,具体一个干群形成的时间总是早于其所对应的冠群演化时间(Stadler *et al.* 2014)。干群到冠群演化时间的长短是依据演化速率(diversification rate)、物种丰富程度(species richness)、时标(timescale)的不同而变化(McPeck & Brown 2007; Stadler *et al.* 2014)。因此我们在分析中采用具体单系群的干群演化时间作为这个类群的演化时间,因为冠群的演化时间可能会因为采样的不同而发生变化。3) 分类等级的赋予标准:在相同分类等级的演化时间应大致相同,高分类等级类群的演化时间要早于低分类等级的原则下,确定各个分类等级的演化时间标准,对各个单系类群赋予恰当的分类等级,并最终构建特定类群的标准化分类体系。在确定具体的分类等级演化时间标准时,在同等条件下,注意承袭原有的被广泛认可的体系。

具体而言,在世界范围大量标本的分子系统发育分析基础上,选择代表性物种展开分子钟分析,获得了蘑菇属内所有主要进化谱系的演化时间。依据上述命名要素,把约三千万年前左右(30Mya)蘑菇属内形成的5个单系分支认定为5个亚属;两千万年前左右(20Mya),这5个亚属进一步分化为20个单系分支,于是它们被认定为20个组。据此,新发现的11个谱系中,有的被命名为组,有的由于形成时间明显晚于两千万年(20Mya),不被命名;而多系的“组”也依据演化时间指标被拆分为几个单系的组,被重新修订。结合每个组和亚属的主要形态

特征集,蘑菇属更趋于自然的新分类系统得以重新构建(Zhao *et al.* 2016)。

其他真菌学家采用“单系认定+表型特征+演化时间”的方法及依据蘑菇属三千万年(30Mya)左右分亚属,两千万年(20Mya)左右分组的标准,随后有1个亚属、5个新组被命名(Parra *et al.* 1950; Chen *et al.* 2017; He *et al.* 2018)。所以,增加演化时间指标而构建的蘑菇属标准化分类系统有力地促进了这个属分类系统的稳定性,同时极大地方便了对相关物种的识别,大量新物种被报道,使蘑菇属物种数从2008年200余种,在近几年来迅速增至500余种,其中包括近5年来自中国的超过50个新种(Thongklang *et al.* 2016; Zhao *et al.* 2016; Callac & Chen 2018; Mahdizadeh *et al.* 2018; Parra *et al.* 2018; Cao *et al.* 2020; Liu *et al.* 2020)。

3 “单系认定+表型特征+演化时间”在真菌界高分类等级上的应用

利用演化时间作为新增指标成功构建了蘑菇属的分类系统后,其他更高等级类群分类系统的修订及重建也已迅速展开。Zhao *et al.* (2017)、He *et al.* (2019)在构建担子菌门6个基因(LSU、SSU、5.8S、rpb1、rpb2和ef1)的多基因系统发育图谱及396个直系同源基因的系统发育基因组图谱基础上,开展771个种6个基因序列的分子钟分析,估算了目前担子菌门内亚门、纲、目、科的演化时间范围分别为406–490Mya、245–393Mya、120–290Mya和27–222Mya。这为建立担子菌门从门、纲、目和科各个分类等级的演化时间标准提供了参考,并据此把Cystobasidiomycetes纲的两个科提升为两个目(Buckleyzymaceae和Sakaguchiaceae分别提升为Buckleyzymales和Sakaguchiales);

一个纲提升为亚门 Wallemiomycotina (Zhao *et al.* 2017); 修订了担子菌门完整的分类系统, 提供了担子菌门从亚门到所有属的详细分类系统 (He *et al.* 2019)。

而作为真菌界中目前物种描述最多的子囊菌, 也在高阶元分类等级(纲、目、科等)开展了加入演化时间的分类系统研究。Hyde *et al.* (2017)、Liu *et al.* (2017) 在构建子囊菌门4个基因(LSU、SSU、TEF和RPB2)的多基因系统发育图谱时; 分别选取子囊菌门中的座囊菌纲和粪壳菌纲开展分子钟分析, 虽然两个类群分析所选取的演化时间校订点不同, 但结果显示在子囊菌门内纲、目、科的演化时间范围上基本重合, 分别为300–400Mya、150–300Mya、50–150Mya和300–400Mya、100–220Mya和20–100Mya, 这和以担子菌门为研究对象得出的结果大致相符 (Zhao *et al.* 2017; He *et al.* 2019), 此结果也验证了演化时间作为分类指标的普遍适用性和可量度性。同时Liu *et al.* (2017) 在分子钟分析的过程中分别对比了不同的设置, 即分别使用一个和两个演化时间校订点; 结果显示两组数据在目和科等级的平均差异分别仅为2.2Mya和1.3Mya, 在大尺度水平上几乎可以忽略。

利用“单系认定+表型特征+演化时间”的方法, 一些真菌中的高分类等级被建立和修订, 如Divakar *et al.* (2017) 以地衣类群中的Parmeliaceae为研究对象, 建议科的演化时间为102–112Mya, 属的则为29–33 Mya; Liu *et al.* (2018) 和Zhang *et al.* (2019) 以演化时间作为参考标准, 分别建立了Lentimurisporaceae (34Mya) 和Striatiguttulaceae (39Mya) 两个新科; Dayarathne *et al.* (2019) 通过重建系统发育关系并依据演化时间将Savoryellaceae (科) 提升为亚纲。

4 演化时间估算的可靠性及利用演化时间构建分类系统的展望

演化时间的可靠性一直是相关研究关注的核心问题之一。在生物演化历史上, 由于小种群的遗传漂变、调控基因突变和多倍体化事件等因素都会加快物种形成; 生物的适应辐射进化会造成生物大爆发事件, 使类群形成事件集中于地质学的瞬间。然而虽然存在短时间内的快速、爆发式种化(间断平衡论, punctuated equilibrium theory, Gould & Eldredge 1972), 但在地质历史上, 上万年只是一瞬, 很多物种的变化几百万年都不大, 所以物种进化总体和大尺度上依然是逐渐的和缓慢的, 这也是科研者能开展演化时间估算的理论前提之一 (Stanley 1975)。此外, 虽然不同物种的演化速率也存在差异, 如世代时间短的生物进化速率(分子钟)比世代长的生物快, 但在一定时间范围内, 一些特定生物大分子的序列在不同类群间的差异, 与其分化后经历的时间呈近似正线性关系 (Margoliash 1963), 这也是分子钟分析方法构建的核心理论基础。具体而言, 大部分蛋白质基因的遗传变异和时间呈线性关系, 所以在分子钟的分析中, 所选取的均为蛋白质基因序列。研究也表明氨基酸第一位、第二位密码子的突变率与时间具有良好的共线性, 而第三位密码子的突变率高, 所以在开展分子钟分析时可以删除第三位密码子以提高准确性。此外由于不同生物的核酸、蛋白质替换速率不同, 可以在分析中删除替换速率有显著差异的基因位点以提高估算的可靠性 (Ronquist *et al.* 2012)。而通过多个软件, 如 JModelTest (Darriba *et al.* 2012)、bModelTest (Bouckaert & Drummond 2017) 能够根据具体的数据集对替换模型的适合度

进行检验,从而选择最佳替换模型,也是分析中保证分析可靠性的必要手段。

为了使演化时间作为分类系统的新增标准得到更广泛的应用,在分子钟分析中使用可靠的、一致的、相对被广泛认可的演化时间位校订点就显得尤为重要,因为它就是“标尺”,所有的演化时间估算都是建立在此基础上。目前已有相关的研究在修订和完善真菌化石标本的鉴定和时间估算,这也将为我们提供更为详细和准确的演化时间校订点(Taylor *et al.* 1994, 1999; Lücking *et al.* 2009; Prieto & Wedin 2013; Beimforde *et al.* 2014)。Samarakoon *et al.* (2019)通过筛选129个文献中报道的真菌化石标本信息,对比其形态特征和化石年代估算,推荐了子囊菌中16位校订点。担子菌门中的大型真菌化石采用较多的有:保存在多米尼加琥珀中的伞菌化石(*Archaeomarasmius leggetti*; Hibbett *et al.* 1997),发现于温哥华岛的多孔菌类化石(*Quatsinoporites cranhamii* S.Y. Sm. *et al.*; Smith *et al.* 2004)以及近年来在缅甸琥珀中发现的伞菌化石(Cai *et al.* 2017)。

以演化时间作为新增指标在构建类群的分类系统上,尤其是进化谱系非常丰富的类群,具有明显的优势,但在使用时需要明确:演化时间不是确定分类等级时的唯一依据,必须是结合系统发育分析、形态特征检测及其他分类信息综合运用的结果。分子钟分析为分类学家提供了系统分类中可加以运用的方法,演化时间提供分类新依据,但仅依靠演化时间试图说明进化历程,解决分类问题,进行分类命名都是不恰当的(James *et al.* 2020)。此外目前对真菌演化时间的研究成果来看,虽然相当一部分高分类等级(亚门到科)的演化时间都有报道,而且基本在大体相同的范围内,但对于绝大多数属的演化

时间依然空白。所以目前并未有研究明确表明大部分属的演化时间范围,具体的类群还需要开展特定的研究获得各自的演化时间指标。总之,在构建分类系统的过程中增加演化时间这个指标,将使新的分类系统能体现进化过程中的时间维度,更全面地体现类群的进化历程,加快对新发现进化谱系的命名,促进分类系统科学性和稳定性。

分类学是一门古老的学科,科技进步不断丰富其内涵,如从显微镜的使用到分子系统发育分析方法再到本文所述的分子钟分析,都不断丰富了用于系统学的研究素材,从而能从多个角度展开系统学研究。这为更全面、客观和深刻地了解生物的自然演化历程,构建更趋于自然的分类系统提供了条件。

致谢:感谢中科院微生物所刘杏忠研究员、蔡磊研究员在我们一系列相关研究中提出的宝贵意见和建议。

[REFERENCES]

- Aime MC, Matheny PB, Henk DA, Frieders EM, Nilsson RH, Piepenbring M, McLaughlin DJ, Szabo LJ, Begerow D, Sampaio JP, 2006. An overview of the higher level classification of Pucciniomycotina based on combined analyses of nuclear large and small subunit rDNA sequences. *Mycologia*, 98: 896-905
- Avise JC, Johns GC, 1999. Proposal for a standardized temporal scheme of biological classification for extant species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96: 7358-7363
- Beimforde C, Feldberg K, Nylinder S, Rikkinen J, Tuovila H, Dörfelt H, Gube M, Jackson DJ, Reitner J, Seyfullah LJ, 2014. Estimating the Phanerozoic history of the Ascomycota lineages: combining fossil and molecular data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 78: 386-398
- Binder M, Hibbett DS, Larsson KH, Larsson E, Langer

- E, Langer G, 2005. The phylogenetic distribution of resupinate forms across the major clades of mushroom-forming fungi (Homobasidiomycetes). *Systematics and Biodiversity*, 3: 113-157
- Bouckaert RR, Drummond AJ, 2017. bModelTest: Bayesian phylogenetic site model averaging and model comparison. *BMC Evolutionary Biology*, 17: 1-11
- Budd G, 2001. Climbing life's tree. *Nature*, 412: 487
- Budd GE, Jensen S, 2000. A critical reappraisal of the fossil record of the bilaterian phyla. *Biological Reviews*, 75: 253-295
- Callac P, Chen J, 2018. Tropical species of *Agaricus*. In: Sánchez JE, Mata G, Royse DJ (eds.) Updates on tropical mushrooms. Basic and applied research. San Cristobal de Las Casas, Chiapas. 25-38
- Cao B, He MQ, Ling ZL, Zhang MZ, Wei SL, Zhao RL, 2020. A revision of *Agaricus* section *Arvenses* with nine new species from China. *Mycologia*, 113(1): 191-211
- Cappelli A, 1984. *Agaricus*. Saronno, Libreria editrice Biella Giovanna, Italy. 1-558
- Chen J, Callac P, Parra L, Karunarathna S, He MQ, Moinard M, De Kesel A, Raspé O, Wisitrasameewong K, Hyde K, 2017. Study in *Agaricus* subgenus *Minores* and allied clades reveals a new American subgenus and contrasting phylogenetic patterns in Europe and Greater Mekong Subregion. *Persoonia*, 38: 170-196
- Darriba D, Taboada GL, Doallo R, Posada D, 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9: 772
- Dayarathne MC, Maharachchikumbura SS, Jones E, Dong W, Devadatha B, Yang J, Ekanayaka AH, de Silva W, Sarma VV, Al-Sadi AM, 2019. Phylogenetic revision of Savoryellaceae and evidence for its ranking as a subclass. *Frontiers in Microbiology*, 10: 840
- Divakar PK, Crespo A, Kraichak E, Leavitt SD, Singh G, Schmitt I, Lumbsch HT, 2017. Using a temporal phylogenetic method to harmonize family- and genus-level classification in the largest clade of lichen-forming fungi. *Fungal Diversity*, 84: 101-117
- Dobzhansky T, 1973. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *American Biology Teacher*, 35: 125-129
- Drummond AJ, Ho SY, Phillips MJ, Rambaut A, 2006. Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biology*, 4: e88
- Drummond AJ, Suchard MA, Xie D, Rambaut A, 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution*, 29: 1969-1973
- Gould SJ, Eldredge N, 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: Schopf TJM (ed.) *Models in Paleobiology*. Freeman. 82-115
- Han LH, Feng B, Wu G, Halling RE, Buyck B, Yorou NS, Ebika ST, Yang ZL, 2018. African origin and global distribution patterns: evidence inferred from phylogenetic and biogeographical analyses of ectomycorrhizal fungal genus *Strobilomyces*. *Journal of Biogeography*, 45: 201-212
- He MQ, Chen J, Zhou JL, Ratchadawan C, Hyde KD, Zhao RL, 2017. Tropic origins, a dispersal model for saprotrophic mushrooms in *Agaricus* section *Minores* with descriptions of sixteen new species. *Scientific Reports*, 7: 5122
- He MQ, Chuankid B, Hyde KD, Cheewangkoon R, Zhao RL, 2018. A new section and species of *Agaricus* subgenus *Pseudochitonina* from Thailand. *MycoKeys*, 40: 53-67
- He MQ, Zhao RL, Hyde KD, et al., 70 authors, 2019. Notes, outline and divergence times of Basidiomycota. *Fungal Diversity*, 99: 105-367
- Heinemann P, 1978. Essai d'une clé de détermination des genres *Agaricus* et *Micropsalliota*. *Sydowia*, 30: 6-37
- Hennig W, 1966. *Phylogenetic systematics*. Univ. Ill. Press, Urbana. 1-263
- Hibbett DS, Grimaldi D, Donoghue MJ, 1997. Fossil mushrooms from Miocene and Cretaceous ambers and the evolution of Homobasidiomycetes. *American Journal of Botany*, 84: 981-991

- Hyde KD, Maharachchikumbura SS, Hongsanan S, Samarakoon MC, Lücking R, Pem D, Harishchandra D, Jeewon R, Zhao RL, Xu JC, 2017. The ranking of fungi: a tribute to David L. Hawksworth on his 70th birthday. *Fungal Diversity*, 84: 1-23
- James TY, Stajich JE, Hittinger CT, Rokas A, 2020. Toward a fully resolved fungal tree of life. *Annual Review of Microbiology*, 74: 291-313
- Kerrigan RW, 1986. The Agaricales (Gilled Fungi) of California 6. Agaricaceae. Mad River Press, Arcata, California. 1-62
- Kerrigan RW, 2016. *Agaricus* of North America. Vol. 114. Memoirs of the New York Botanical Garden. The New York Botanical Garden Press, New York. 1-573
- Konrad P, Maublanc A, 1952. Les Agaricales. Tome 2. Paul Lechevalier, Paris. 1-191
- Kühner R, Romagnesi H, 1953. Flore analytique des champignons supérieurs, (Agarics, Bolets, Chanterelles). Masson, Paris. 1-556
- Li SF, Xi YL, Qi CX, Liang QQ, Wei ZL, Li GJ, Zhao D, Lia SJ, Wen HA, 2014. *Agaricus taeniatus* sp. nov., a new member of *Agaricus* sect. *Bivelares* from northwest China. *Mycotaxon*, 129(1): 187-196
- Li Y, 1990. New species and records of the genus *Agaricus* from China. *Acta Botanica Yunnanica*, 12(2): 154-160 (in Chinese)
- Linnaeus C, 1753. *Species Plantarum*. Stockholm, Laurentius Salvius. 1-1200
- Liu AQ, Dai RC, Zhang MZ, Cao B, Xi YL, Wei SL, Zhao RL, 2020. Species of *Agaricus* section *Agaricus* from China. *Phytotaxa*, 452(1): 1-18
- Liu JK, Hyde KD, Jeewon R, Phillips AJ, Maharachchikumbura SS, Ryberg M, Liu ZY, Zhao Q, 2017. Ranking higher taxa using divergence times: a case study in Dothideomycetes. *Fungal Diversity*, 84: 75-99
- Liu NG, Lin CG, Liu JK, Samarakoon MC, Hongsanan S, Bhat DJ, Hyde KD, McKenzie EH, Jumpathong J, 2018. Lentimurisporaceae, a new Pleosporalean family with divergence times estimates. *Cryptogamie, Mycologie*, 39: 259-282
- Lücking R, Huhndorf S, Pfister DH, Plata ER, Lumbsch HT, 2009. Fungi evolved right on track. *Mycologia*, 101: 810-822
- Mahdizadeh V, Parra LA, Safaie N, Goltapeh EM, Chen J, Guinberteau J, Callac P, 2018. A phylogenetic and morphological overview of sections *Bohusia*, *Sanguinolenti*, and allied sections within *Agaricus* subg. *Pseudochitonina* with three new species from France, Iran, and Portugal. *Fungal Biology*, 122: 34-51
- Margoliash E, 1963. Primary structure and evolution of cytochrome C. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 50: 672
- McPeck MA, Brown JM, 2007. Clade age and not diversification rate explains species richness among animal taxa. *The American Naturalist*, 169: E97-E106
- Möller FH, 1950. Danish *Psalliota* species I. *Friesia*, IV. 1-60
- Parra LA, 2008. Fungi europaei. *Agaricus* L. *Allopsalliota*, Nauta & Bas. Candusso Edizioni, Alassio. 1-824
- Parra LA, 2013. Fungi europaei vol Volume 1A. *Agaricus* L. *Allopsalliota*, Nauta & Bas. Candusso Edizioni, Alassio. 1-1168
- Parra LA, Angelini C, Ortiz-Møller FH, 1950. Danish *Psalliota* species. Preliminary studies for a monograph of the Danish *Psalliotae*. *Friesia*, 4(1-2): 1-60
- Parra LA, Angelini C, Ortiz-Santana B, Mata G, Billette C, Rojo C, Chen J, Callac P, 2018. The genus *Agaricus* in the Caribbean. Nine new taxa mostly based on collections from the Dominican Republic. *Phytotaxa*, 345: 219-271
- Pilát A, 1951. The Bohemian species of the genus *Agaricus*. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 7B(1): 1-142
- Prieto M, Wedin M, 2013. Dating the diversification of the major lineages of Ascomycota (Fungi). *PLoS One*, 8: e65576

- Robinson NE, Robinson AB, 2001. Molecular clocks. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 98(3): 944-949
 - Ronquist F, Teslenko M, van der Mark P, Ayres DL, Darling A, Höhna S, Larget B, Liu L, Suchard MA, Huelsenbeck JP, 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. Systematic Biology, 61: 539-542
 - Samarakoon MC, Hyde KD, Hongsanan S, McKenzie EH, Ariyawansa HA, Promputtha I, Zeng XY, Tian Q, Liu JK, 2019. Divergence time calibrations for ancient lineages of Ascomycota classification based on a modern review of estimations. Fungal Diversity, 96: 285-346
 - Singer R, 1986. The Agaricales in modern taxonomy. 4th ed. Koeltz Scientific Books, Koenigstein. 1-981
 - Smith SY, Currah RS, Stockey RA, 2004. Cretaceous and eocene poroid hymenophores from Vancouver Island, British Columbia. Mycologia, 96: 180-186
 - Stadler T, Rabosky DL, Ricklefs RE, Bokma F, 2014. On age and species richness of higher taxa. The American Naturalist, 184: 447-455
 - Stanley SM, 1975. A theory of evolution above the species level. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 72: 646-650
 - Talavera G, Lukhtanov VA, Pierce NE, Vila R, 2013. Establishing criteria for higher-level classification using molecular data: the systematics of Polyommatus blue butterflies (Lepidoptera, Lycaenidae). Cladistics, 29: 166-192
 - Taylor TN, Hass T, Kerp H, 1999. The oldest fossil ascomycetes. Nature, 399: 648
 - Taylor TN, Remy W, Hass H, 1994. Allomyces in the Devonian. Nature, 367: 601
 - Thongklang N, Chen J, Bandara AR, Hyde KD, Raspé O, Parra LA, Callac P, 2016. Studies on *Agaricus subtilipes*, a new cultivatable species from Thailand, incidentally reveal the presence of *Agaricus subrufescens* in Africa. Mycoscience, 57: 239-250
 - Varga T, Krizsán K, Földi C, Dima B, Sánchez-García M, Sánchez-Ramírez S, Szöllősi GJ, Szarkándi JG, Papp V, Albert L, 2019. Megaphylogeny resolves global patterns of mushroom evolution Nature. Ecology & Evolution, 3: 668-678
 - Wang K, Kirk PM, Yao YJ, 2020. Development trends in taxonomy, with special reference to fungi. Journal of Systematics and Evolution, 58: 406-412
 - Wasser SP, 1980. Flora fungorum RSS Ucrainicae. Kiev, Naukova Dumka. 1-238
 - Zhang SN, Hyde KD, Jones EG, Jeewon R, Cheewangkoon R, Liu JK, 2019. Striatiguttulaceae, a new pleosporalean family to accommodate *Longicorpus* and *Striatiguttula* gen. nov. from palms. MycoKeys, 49: 99
 - Zhao RL, Karunarathna S, Raspé O, Parra LA, Guinberteau J, Moinard M, De Kesel A, Barroso G, Courtecuisse R, Hyde KD, 2011. Major clades in tropical *Agaricus*. Fungal Diversity, 51: 279-296
 - Zhao RL, Li GJ, Sánchez-Ramírez S, Stata M, Yang ZL, Wu G, Dai YC, He SH, Cui BK, Zhou JL, 2017. A six-gene phylogenetic overview of Basidiomycota and allied phyla with estimated divergence times of higher taxa and a phyloproteomics perspective. Fungal Diversity, 84: 43-74
 - Zhao RL, Zhou JL, Chen J, Margaritescu S, Sánchez-Ramírez S, Hyde KD, Callac P, Parra LA, Li GJ, Moncalvo JM, 2016. Towards standardizing taxonomic ranks using divergence times-a case study for reconstruction of the *Agaricus* taxonomic system. Fungal Diversity, 78: 239-292
 - Zhu L, Song J, Zhou JL, Si J, Cui BK, 2019. Species diversity, phylogeny, divergence time, and biogeography of the genus *Sanghuangporus* (Basidiomycota). Frontiers in Microbiology, 10: 812
- [附中文参考文献]
- 李宇, 1990. 中国蘑菇属新种和新记录种. 云南植物研究, 12(2): 154-160

(本文责编: 韩丽)