

Sinopse dos gêneros de Boletales

Segundo Wilson et al. 2012 (Diversity and evolution of ectomycorrhizal host associations in the Sclerodermatineae (Boletales, Basidiomycota). *New Phytologist*, **194**: 1079–1095).

(em tipo pequeno as que não foram incluídas no estudo de Binder e Hibbett)

Subordem	Família	Gêneros
Boletineae	Boletaceae	<i>Afroboletus</i> , <i>Aureoboletus</i> , <i>Austroboletus</i> , <i>Boletellus</i> , <i>Boletochaete</i> , <i>Boletus</i> , <i>Buchwaldoboletus</i> , <i>Chalciporus</i> , <i>Chamonixia</i> , <i>Fistulinella</i> , <i>Gastroboletus</i> , <i>Gastroleccinum</i> , <i>Gastrotylopilus</i> , <i>Heimiella</i> , <i>Heimioporus</i> , <i>Leccinellum</i> , <i>Leccinum</i> , <i>Mycoamaranthus</i> , <i>Octaviania</i> , <i>Paxillogaster</i> , <i>Phylloboletellus</i> , <i>Phyllobolites</i> , <i>Porphyrellus</i> , <i>Pseudoboletus</i> , <i>Pulveroboletus</i> , <i>Retiboletus</i> , <i>Rhodactina</i> , <i>Royoungia</i> , <i>Rubinoboletus</i> , <i>Setogyroporus</i> , <i>Singeromyces</i> , <i>Sinoboletus</i> , <i>Strobilomyces</i> , <i>Tubosaeta</i> , <i>Tylopilus</i> , <i>Veloporphyrillus</i> , <i>Xanthoconium</i> , <i>Xerocomus</i>
	Paxillaceae	<i>Alpova</i> , <i>Austrogaster</i> , <i>Gyrodon</i> , <i>Meiorganum</i> , <i>Melanogaster</i> , <i>Paragyrodon</i> , <i>Paxillus</i>
	incertae sedis	<i>Hydnomerulius</i>
Sclerodermatineae	Sclerodermataceae	<i>Chlorogaster</i> , <i>Horakiella</i> , <i>Scleroderma</i> , <i>Veligaster</i>
	Boletinellaceae	<i>Boletinellus</i> , <i>Phlebopus</i>
	Calostomataceae	<i>Calostoma</i>
	Diplocystaceae	<i>Astraeus</i> , <i>Diplocystis</i> , <i>Tremellogaster</i>
	Gyroporaceae	<i>Gyroporus</i>
	Pisolithaceae	<i>Pisolithus</i>
Suillineae	Suillaceae	<i>Suillus</i>
	Gomphidiaceae	<i>Brauniellula</i> , <i>Chroogomphus</i> , <i>Gomphidius</i> , <i>Gomphogaster</i>
	Truncocolumellaceae	<i>Truncocolumella</i>
	Rhizopogonaceae	<i>Rhizopogon</i>
Coniophorineae	Coniophoraceae	<i>Coniophora</i> , <i>Gyrodontium</i> , <i>Leucogyrophana arizonica</i> , <i>Paxillus chalybaeus</i> , <i>P. gymnopus</i>
Tapinellineae	Tapinellaceae	<i>Bondarcevomyces</i> , <i>Pseudomerulius</i> , <i>Tapinella</i>
incertae sedis	Hygrophoropsidaceae	<i>Hygrophoropsis</i> , <i>Leucogyrophana</i>
	Serpulaceae	<i>Austropaxillus</i> , <i>Gymnopaxillus</i> , <i>Neopaxillus</i> (possivelmente Agaricales), <i>Serpula</i>
	incertae sedis	<i>Leucogyrophana olivascens</i> , <i>L. romellii</i>

Notas:

- A separação entre subordens concluiu-se há cerca de 80 milhões de anos, e iniciou-se há cerca de 95 milhões de anos subdividindo entre a linhagem Boletineae + Sclerodermatineae, e a Suillineae + Coniophorineae.
- Dentro das Sclerodermatineae há uma ramificação principal entre as Boletinellaceae e o restante grupo, e dentro deste último a hierarquia não está resolvida.

Versão de Muñoz (Fungi Europaei, 2005) para os gêneros boletóides

Boletineae

Boletaceae: *Aureoboletus*, *Boletus*, *Buchwaldoboletus*, *Chalciporus*, *Leccinum*, *Phylloporus*, *Rubinoboletus*, *Tylopilus*, *Xerocomus*; Strobilomycetaceae: *Strobilomyces*, *Porphyrellus*

Paxillineae

Gyrodontaceae: *Gyrodon*

Sclerodermatineae

Gyroporaceae: *Gyroporus*

Suillineae

Suillaceae: *Suillus*, *Boletinus*

Filogenia das Boletáceas de Binder & Hibbett, 2006

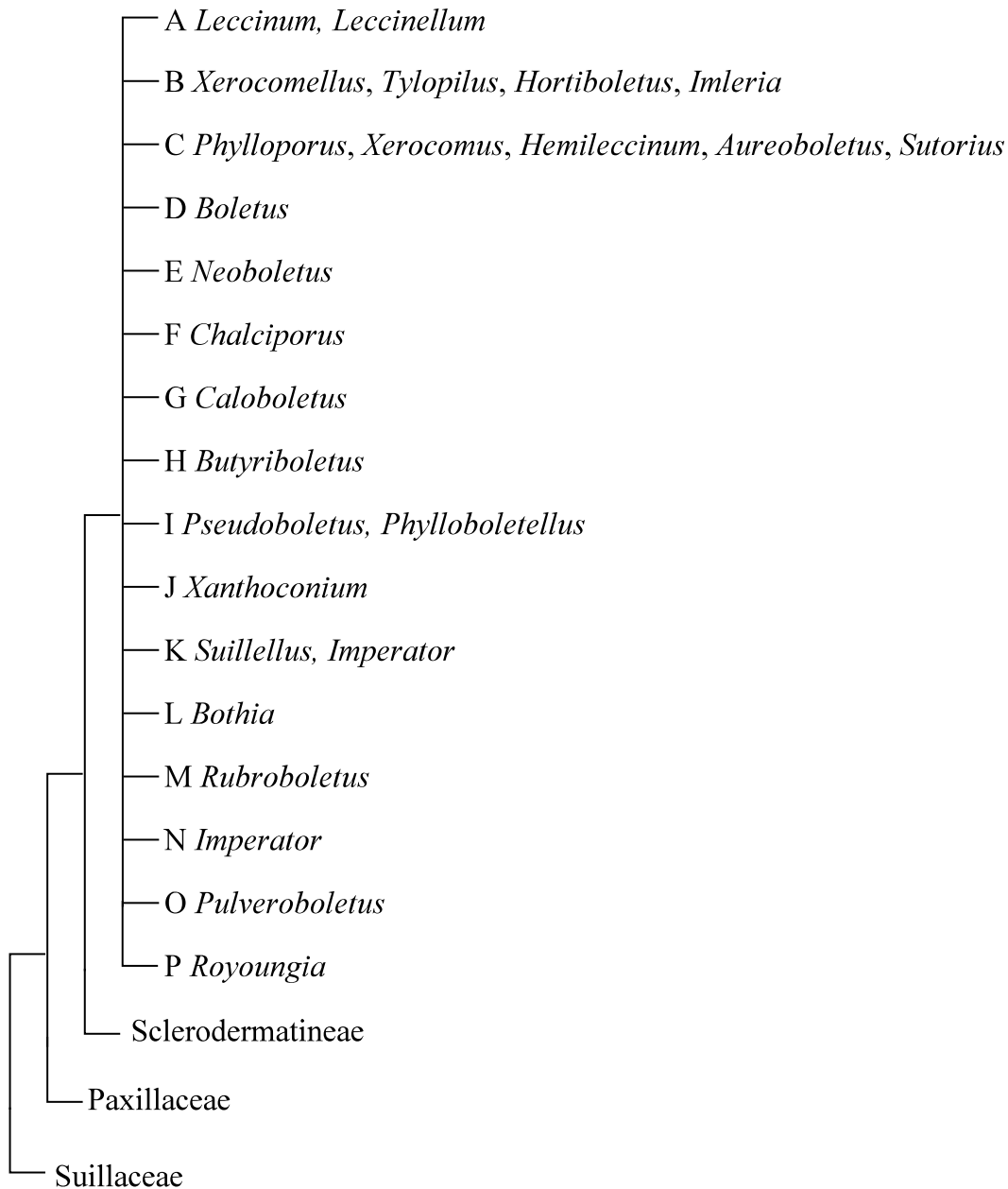
(Molecular systematics and biological diversification of Boletales. *Mycologia* **98**: 971–981)

Resumo gráfico

Com actualização da nomenclatura

Notas críticas:

- a) Os parentescos dentro do clado A–P não estão resolvidos, por isso o ordenamento dos grupos não sugere qualquer tipo de proximidades taxonómicas (e a actualização de Wu et al. 2014, ilustrada mais à frente, demonstra-o bem)
- b) O posicionamento das Paxillaceae não concorda com o resultado de Wilson et al. 2012 nem com Wu et al. 2014
- c) Há clados dentro de *Boletus* e de *Xerocomus* que não foram incluídos



Clados monofiléticos só dentro das Boletaceae (ns: não significativo)

novos nomes de gêneros reclassificações

Clado A: *Leccinum*, *Leccinellum* e afins

01. *Leccinum percandidum/populinum*
02. Clado 1 + *Leccinum quercinum/aurantiacum/manzanitae/piceinum*
03. Clado 2 + *Leccinum cerinum*, *L. auratiacum*, *L. versipelle*, *L. schistophilum*
04. Clado 3 + *Leccinum melaneum/scabrum*, *L. rigidipes*, *L. rotundifoliae*
05. Clado 4 + *Leccinum flavostipitatum/scabrum*, (*L. aerugineum/holopus/nucatum*)/((*L. callitrichum/nigelim*)/*L. duriusculum*)
06. Clado 5 + *Leccinum palustre*, *L. variicolor*
07. Clado 6 + *Octaviania*
08. *Boletus longicurvipes/rubropunctus/subglabripes*
Leccinum
09. Clado 8 + *Leccinellum corsicum/lepidum*
10. Clado 9 + *Leccinellum nigrescens/rugosipes/carpini*
11. Clado 10 + *Chamonixia* + *Leccinellum albellum*
12. Clado 7 (*Leccinum* + *Octaviania*) + clado 11 (*Boletus p.p.* + *Leccinellum* + *Chamonixia*)
13. Clado 12 + *Tylopilus virens*, *T. chromapes* **Harrya**
14. Clado 13 + *Austroboletus*
15. Clado 14 + *Boletus pallidus/variipes*
16. *Retiboletus ornatipes*, *Pulveroboletus cortisii*
17. Clado 16 + *Fistulinella*
18. *Retiboletus retipes*, *R. flavoniger*, *R. nigerrimus*, *R. griseus*
- ns Clado 17 + Clado 18

Clado B: *Xerocomus chrysenteron*, *Tylopilus* s.s. e afins

19. *Xerocomus porosporus*, *X. truncatus*, *X. chrysenteron*
20. Clado 19 + *X. pruinatus*
21. Clado 20 + *X. cisalpinus*
22. *Xerocomus ripariellus*, *X. rubellus*
23. Clado 22 + *X. fennicus*
24. Clado 21 + Clado 23 + *X. dryophilus* **Xerocomellus**
25. *Strobilomyces floccopus*
26. Clado 25 + *Xerocomus rubellus* **Hortiboletus**
27. *Boletus gertrudiae*, *B. violaceofuscus*
28. Clado 27 + *Boletus separans* **Xanthoconium**
29. Clado 28 + *Tylopilus rhoadsiae*
30. *Tylopilus badiceps*, *T. rubrobrunneus*
31. Clado 30 + *Tylopilus plumbeoviolaceus*
32. Clado 31 + *Tylopilus indecisis*, *T. ferrugineus*, *T. felleus*, *T. alboater*, *Rubinoboletus balloui*
33. Clado 24 (*Xerocomellus*) + Clado 26 (*Strobilomyces/Hortiboletus*) + Clado 29 + Clado 32 (*Tylopilus*) + *Tylopilus rufonigricans*, *Boletellus ananas*, *Boletus communis*, *Porphyrillus brunneus* **Tylopilus**, *Tylopilus tabacinus*, *Xerocomus badius* **Imleria**

Clado C: *Xerocomus subtomentosus* e afins

34. *Xerocomus subtomentosus*, *Phylloporus*, *Boletus leptospermi*, *Xerocomus illudens/hortonii*
35. Clado 34 + *Boletellus chrysenteroides/russellii* **Frostiella**, *Pulveroboletus auriflammeus*, *Tylopilus chromapes* **Harrya**, *Boletellus betula* **Heimioporus**, *Heimiella* **Heimioporus**
36. Clado 35 + *Xerocomus impolitus/depilatus* **Hemileccinum**, *Xerocomus amazonicus*, *Boletus campestris* **Hortiboletus**, *Boletus caespitosus/innixus* **Pulveroboletus/Rubinoboletus**, *Boletellus shichianus*, *Boletellus mirabilis/projectellus*, *Boletus viridiflavus*, *Xerocomus leonis* **Aureoboletus moravicus**, *Aureoboletus*
37. Clado 36 + *Boletus eximius* **Sutorius**

Clado D: *Boletus edulis* e afins

38. *Boletus edulis/pinophilus*
39. Clado 38 + *Porphyrillus porphyrosporus/sordidus* **Tylopilus**
40. Clado 39 + *Boletus edulis/pinophilus/aereus/reticulatus* + *Boletus edulis*

Clado E: *Boletus erythropus* e afins

41. *Boletus erythropus/junquileus* **Neoboletus**, *Boletus bicolor*
42. Clado 41 + *Boletus velutipes/vermiculosus*, *Gastroboletus turbinatus*, *Boletus rhodoxanthus* **Rubroboletus**

Clado F: *Chalciporus* e afins

43. *Chalciporus piperatus/rubinelus/amarellus*
44. Clado 43 + “*Phlebopus*”
- ns Clado 44, *Buchwaldoboletus*

Clado G: *Boletus calopus* e afins

45. *Boletus calopus/inedulis/coniferarum* **Caloboletus**
- ns Clado 45 + *Boletus radicans/gyrodontoides*, *Chalciporus ovalisporus*

Clado H: *Boletus appendiculatus* e afins

46. *Boletus appendiculatus/regius*
47. Clado 46 + *Boletus speciosus/fechtneri* **Butyriboletus**

Clado I: *Pseudoboletus* e *Phylloboletellus*

48. *Pseudoboletus parasiticus*
49. Clado 48 + *Phylloboletellus chloephorus*

Clado J: *Xanthoconium*

50. *Xanthoconium*
51. Clado 50 + *Tylopilus badiceps*

Clado K: *Boletus luridus* **Suillellus** /*Boletus luteocupreus* **Imperator**

Clado L: *Boletus modestus/castanellus* **Bothia**

Clado M: *Boletus satanas* **Rubroboletus**

Clado N: *Boletus torosus* **Imperator**

Clado O: *Pulveroboletus ravenelii*

Clado P: *Royoungia boletoides*

Comentários

Esta filogenia foi um importante passo intermédio, demonstrando que vários gêneros são nitidamente polifiléticos, nomeadamente *Boletus* e *Xerocomus*. Apesar de ser uma filogenia mal resolvida (o que veio a ser muito melhorado em 2014 por Wu et al., e está em vias de ficar concluído com Tremble et al. 2023), ela está na origem dos novos gêneros assinalados a **laranja**, e que se passa a detalhar:

Representação das secções de Muñoz do género *Boletus*:

Edulis: clado D (*Boletus*)

Luridi: clados E (*Neoboletus*), K (*Suillellus*, *Imperator*), M (*Rubroboletus*), N (*Imperator*)

Calopodes: clado G (*Caloboletus*)

Appendiculati: clado H (*Butyriboletus*)

Além destes clados, o género *Boletus* aparece nos clados 15, 27, 28, 33, 36 e 37.

Quanto às duas secções de Muñoz não representadas:

- De *Subpruinosi*, *Boletus pulverulentus* constitui a base de *Cyanoboletus pulverulentus*;
- De *Fragrantes*, *Boletus fragrans* chama-se *Lanmaoa fragrans*.

Há muitas espécies na filogenia cuja correspondência com as secções de Muñoz ficou por estabelecer, e cujo nome ainda não está revisto.

Grupos de *Xerocomus* estudados por Ladurner e Simonini:

- Chrysenteron e afins: clado B (24 + *X. rubellus* + *X. badius*); clado 24 corresponde ao *Xerocomellus* de Šutara; *X. rubellus* é a espécie-tipo de *Hortiboletus* Simonini, Vizzini & Gelardi, e *X. badius* é a espécie-tipo de *Imleria* (Fr.) Vizzini.
- Subtomentosus e afins: clado C (34 + *X. depilatus/impolitus/leonis*); clado 34 (tirando *Phylloporus*) é referido como *Xerocomus* s.s. por Šutara; grupo de *X. depilatus* corresponde ao *Hemileccinum* de Šutara, salvo que *X. leonis* é sinonimizado com *X. moravicus* e reclassificado em *Aureoboletus moravicus*.
- Parasiticus: clado I (48) já reclassificado como *Pseudoboletus* Šutara
- Não representados: *Rheubarbariboletus* Vizzini, Simonini & Gelardi (*X. armeniacus*, *X. persicolor*), *Pulchroboletus roseoalbidus* Gelardi, Vizzini & Simonini, *Alessiaporus ichnusanus* e *Xerocomus* (*Hortiboletus*?) *erubescens*.

Mesmo descontando algumas identificações que provavelmente estão incorrectas para os materiais utilizados, o trabalho de Binder e Hibbett demonstrou a necessidade de rever profundamente a classificação das boletáceas.

O caso de *Boletus* é o mais complexo, e como visto acima as secções de Muñoz ascenderam ao nível de género, com uma subdivisão na secção *Luridi* em vários géneros.

As propostas de Šutara para *Xerocomus* s. str. estão bem suportadas filogeneticamente. Embora aqui a individualização de *Phylloporus* implique que *Xerocomus* s. str. seja parafilético, Wu et al. 2014 vieram a separar *Xerocomus* s. str. de *Phylloporus*, demonstrando que o primeiro é de facto monofilético.

No esquema de Wu et al., *Xerocomus* s.l. fica maioritariamente repartido entre as subfamílias Xerocomoideae (contendo *Aureoboletus*, *Hemileccinum*, *Xerocomus* s. str. e *Phylloporus*) e Boletioideae (contendo *Imleria*, *Hortiboletus*, *Xerocomellus*), ou seja essencialmente os clados B e C acima.

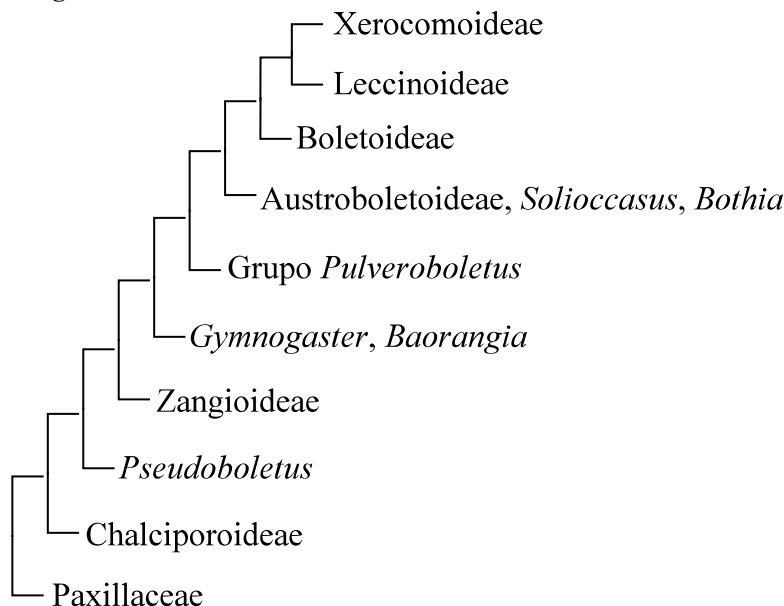
Confirma-se que parte de *Leccinum* é um novo género, *Leccinellum*.

Pela franca dispersão por diversos clados, os nomes *Tylopilus* (fora do clado 32), *Porphyrellus*, *Boletellus* e *Pulveroboletus*, para diversas espécies, deverão provavelmente ter de ser revistos.

Filogenia das Boletáceas de Wu et al. 2014

(Molecular phylogenetic analyses redefine seven major clades and reveal 22 new generic clades in the fungal family Boletaceae. *Fungal Diversity* **69**: 93–115).

Resumo gráfico



Clados:

Grupo dos Xerocomoideae

1 – *Aureoboletus* 2 – *Boletellus projectellus/mirabilis* 3 – *Hemileccinum* 4 – *Heimioporus* 5 – *Boletellus* ss 6 – *Xerocomus* ss, 7 – *Phylloporus* 8 – *Xerocomus punctilifer*

Grupo dos Leccinoideae

8 – *Leccinellum/Chamonixia/Rossbeevera* 10 – *Octaviania* 11 – *Leccinum* 12/13/14 – *Borofutus/Spongiforma* 15 – *Retiboletus*

Grupo dos Boletoidae

16 – *Strobilomyces* 17 – *Afroboletus* 18/19/20 – *Porphyrellus holopheus/pallidus/brunneus* 21 – *Boletus* Sect. *edules/Boletus (Xanthoconium) separans* etc 22 – *Imleria* 23 – *Porphyrellus* 24 – *Xanthoconium* 25 – *Boletus* sp. 26 – *Tylopilus* 27 – *Hortiboletus* 28 – *Xerocomellus* 29 – *Boletus aokii*

Grupo dos Austroboletoidae

30 – *Austroboletus* 31 – *Tylophilus* sp. 32 – *Mucilopilus* 33 – *Veloporphyrillus (Austroboletus)* 34 *Fistulinella* 35/36 – *Solioccasus/Bothia*

Grupo contendo Pulveroboletus

37 – *Neoboletus* 38 – *Sutorius* 39 – *Caloboletus* 40 – *Rubroboletus* 41 – *Crocinoletus* 42 – *Pulveroboletus* 43 – *Boletus* sp. 44 – *Suilellus* 45 – *Boletus* sp. 46 – *Butyriboletus* 47 – *Rugiboletus (ex-Leccinum)* 48 – *Cyanoboletus* 49 – *Lanmaoa*

50 *Gymnogaster* 51 – *Baorangia*

Grupo dos Zangioideae

52 – *Harrya* 53/54 *Tylopilus* sp. 55 – *Royoungia/Australopilus* 56 – *Zangia* 57 – *Pseudoboletus*

Grupo dos Chalciporoideae

58 – *Chalciporus/Rubinoboletus* 59 – *Buchwaldoboletus*

Secções de Muñoz (Fungi Europaei, 2005) para o género *Boletus*:

Luridi: Clados 37 (*Neoboletus*), 40 (*Rubroboletus*), 44 (*Suilellus*); *Imperator* não representado nesta filogenia

Edules: Clado 21 (*Boletus*)

Subpruinosi: Clado 48 (*Cyanoboletus*)

Fragrantes: Clado 49 (*Lanmaoa*)

Appendiculati: Clado 46 (*Butyriboletus*)

Caloboletus: Clado 39 (*Calopodes*)

Xerocomus s.l.:

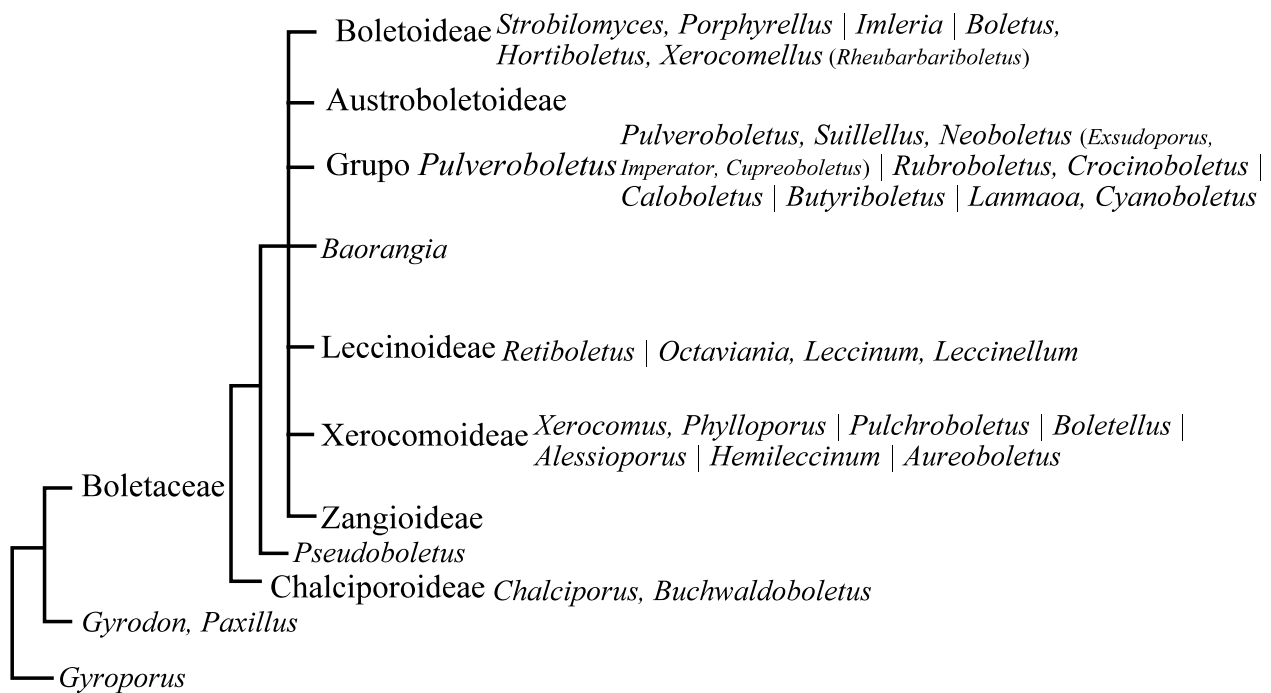
Clados 1, 3, 6, 7, 8, 22, 27, 28, 57

Principais clados de *Boletus*, *Xerocomus* e afins

(clados de Wu et al. 2014, com actualizações)

Xerocomoideae (1–8)	Boletoideae (16–29)	gr. <i>Pulveroboletus</i> (37–49)
<i>Aureoboletus</i>	<i>Strobilomyces</i>	<i>Neoboletus</i>
<i>Hemileccinum</i>	<i>Boletus</i>	<i>Sutorius</i>
<i>Xerocomus</i>	<i>Xanthoconium</i>	<i>Caloboletus</i>
<i>Phylloporus</i>	<i>Imleria</i>	<i>Rubroboletus</i>
	<i>Porphyrellus</i>	<i>Crocinoletus</i>
	<i>Tylopilus</i>	<i>Pulveroboletus</i>
	<i>Hortiboletus</i>	<i>Suilellus</i>
	<i>Xerocomellus</i>	<i>Imperator</i>
		<i>Butyriboletus</i>
		<i>Cyanoboletus</i>
		<i>Cupreoboletus</i>
		<i>Lanmaoa</i>

Actualização da filogenia das Boletaceae (Magnago et al. 2022)

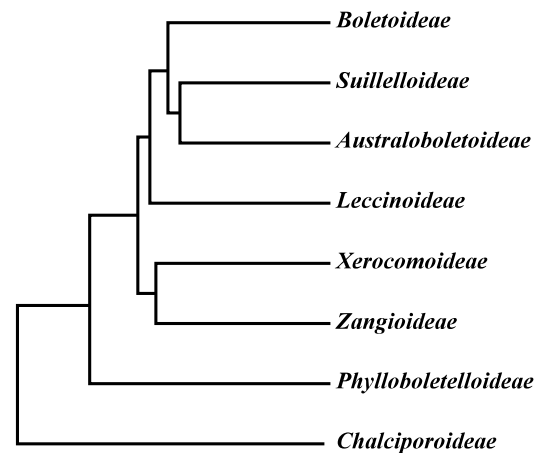


Suplemento de Magnago et al. (2022) New genera, species, and combinations of Boletaceae from Brazil and Guyana, *Mycologia*, 114:3, 607-625, DOI: 10.1080/00275514.2022.2037307 apenas géneros com representantes europeus

Filogenia resolvida das Boletaceae

Tremble et al. 2023 (preprint doi: 10.1101/2023.10.18.563010)

Resumo simplificado da filogenia na Figura 2, com alguns acrescentos baseados nos estudos anteriores. O ordenamento dos clados, de *Zangioideae* para cima, difere notoriamente do de Wu et al. 2014. Os pontos de interrogação referem-se a dúvidas sobre o posicionamento taxonómico, as barras juntam géneros misturados num mesmo clado. Muitas ocorrências de *Boletus* e de *Tylopilus* em posições divergentes, quando sem sinónimos adequados, foram ignoradas. Géneros com representantes europeus a [azul](#).



Subfamília *Chalciporoideae*

Buchwaldoboletus, *Chalciporus* (2 clados), *Rubinoboletus*

Subfamília *Phylloboletelloideae*

Phylloboletellus, *Pseudoboletus*?

Subfamília *Zangioideae*

Zangia, *Harrya*, *Wakefeldia*, *Australopilus*, *Royoungia*, *Chiua*

Subfamília *Xerocomoideae*

Aureoboletus, *Hemileccinum*, *Alessioporos*, *Veloboletus*/*Gastroboletus*?, *Heimioporus*, *Boletellus* (2 clados), *Tubosaeta*, *Xerocomus*, *Phylloporus*

Subfamília *Leccinoideae*

Binderboletus, *Retiboletus*, *Pseudoaustroboletus*, *Spongispora*, *Octaviania*, *Rossbeevera*, *Leccinellum*, *Leccinum*

Subfamília *Austroboletoidae*

Bothia, *Soliococcus*, *Fistulinella*/*Veloporphyrillus*, *Austroboletus*

Subfamília *Suillelloideae*

Baorangia?, *Gymnogaster*, *Lanmaoa*, *Cyanoboletus*, *Rugiboletus*, *Singerocomus*, *Pulchroboletus*, *Butyriboletus*, *Suillellus*, *Crocinoletus*, *Rubroboletus*, *Imperator*?, *Pulveroboletus*, *Caloboletus*, *Ceratomyces*, *Sutorius*, *Gastroboletus*, *Neoboletus*, *Cupreoboletus*?, *Exsudoporus*?

Subfamília *Boletoidae*

Xerocomellus, *Hortiboletus*, *Rheubarbariboletus*?, *Guyanaporos*, *Imleria*, *Tylopilus*, *Boletus*, *Neotropicomus*, *Xanthoconium*, *Porphyrellus* (2 clados), *Brasilioporus*, *Strobilomyces*