

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

PRISCYLLA NAYARA BEZERRA SOBREIRA

**SISTEMÁTICA E FILOGENIA DE ESPÉCIES NEOTROPICAIS DA
FAMÍLIA PORINACEAE (ASCOMYCOTA, LLIQUENIZADOS)**

Recife

2019

PRISCYLLA NAYARA BEZERRA SOBREIRA

**SISTEMÁTICA E FILOGENIA DE ESPÉCIES NEOTROPICAIS DA
FAMÍLIA PORINACEAE (ASCOMYCOTA LIQUENIZADOS)**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas do Centro de Biociências, Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos parciais para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas.

Área de concentração: Biotecnologia

Orientadora: Dra. Leonor Costa Maia

Co-orientadores: Dra. Marcela Eugenia da Silva Cáceres (UFS)

Dr. Robert Karl Lücking (Botanischer Garten; Berlim/Alemanha)

Recife

2019

Catálogo na fonte:
Bibliotecária Claudina Queiroz, CRB4/1752

Sobreira, Priscylla Nayara Bezerra
Sistemática e filogenia de espécies neotropicais da
família Porinaceae (Ascomycota liquenizados) / Priscylla Nayara
Bezerra Sobreira - 2019.

105 folhas: il., fig., tab.

Orientadora: Leonor Costa Maia
Coorientadores: Marcela Eugenia da Silva Cáceres
Robert Karl Lücking

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro
de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Ciências
Biológicas. Recife, 2019.

Inclui referências e apêndice

1. Neotrópicos 2. Líquens 3. Filogenia Molecular
I. Maia, Leonor Costa (orient.) II. Cáceres, Marcela Eugenia da Silva
(coorient.) III. Lücking, Robert Karl (coorient.) IV. Título

579.7

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2019-106

PRISCYLLA NAYARA BEZERRA SOBREIRA

**SISTEMÁTICA E FILOGENIA DE ESPÉCIES NEOTROPICAIS DA
FAMÍLIA PORINACEAE (ASCOMYCOTA LIQUENIZADOS)**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas do Centro de Biociências, Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos parciais para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas.

Aprovada em: 22/02/2019

BANCA EXAMINADORA

Profª. Dra. Leonor Costa Maia (Orientadora)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Roger Fagner Ribeiro Melo (Suplente externo)
Universidade Federal de Pernambuco

Profª. Dra Eugênia Cristina Gonçalves Pereira (Examinador externo)
Universidade Federal de Pernambuco

Dra Maria Lourdes Lacerda Buriel (Examinador externo)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Nelson Correia de Lima Júnior (Examinador externo)
Faculdade Osman Lins

Às pessoas que sempre me apoiaram, especialmente, à minha querida e amada família.

Dedico

AGRADECIMENTOS

Aos financiadores e apoiadores da pesquisa científica: à Fundação de Amparo a Ciência e Tecnologia de Pernambuco (FACEPE) pela concessão da bolsa de estudos, à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado sanduíche realizada em Berlim, Alemanha, e ao Jardim Botânico e Museu Botânico de Berlim (BGBM) da Freie Universität Berlim, por disponibilizar a estrutura dos laboratórios para o desenvolvimento das atividades no período do doutorado sanduíche.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas e ao Departamento de Micologia por toda estrutura física e suporte laboratorial.

Agradeço imensamente às minhas professoras e orientadoras que me acolheram e depositaram confiança em mim durante essa jornada acadêmica, Dra. Leonor Costa Maia e Dra. Marcela Cáceres. Muito obrigada pelos valiosos ensinamentos e amizade!

Um agradecimento especial ao Dr. Robert Lücking que sempre se mostrou presente, em todos os momentos, mesmo distante, e que durante o doutorado sanduíche me recebeu com muito carinho, atenção e paciência. Tive o prazer de trabalhar e aprender com um profissional tão dedicado e conhecedor da família Porinaceae.

À Dra. Bibiana Moncada e Júlia Pfitzner, pelos valiosos ensinamentos no laboratório de Biologia Molecular no (BGBM). Sem a ajuda de vocês, tantas espécies não teriam sido sequenciadas e o estudo da família não seria tão completo.

À minha família, familiares e aos grandes amigos que me acompanham desde a graduação, pelo carinho, amor e compreensão nessa caminhada. Desculpem-me pela ausência em muitos momentos. Amo vocês!

Aos meus eternos amigos do Laboratório II da Pós-Graduação em Biologia de Fungos, quero agradecer, sem citar nomes, pela amizade, pelo prazeroso convívio e conhecimento compartilhado no laboratório de taxonomia e biologia molecular durante esses seis anos. Com vocês essa caminhada se tornou mais leve e descontraída.

Ao amigo liquenologista, Cléverton Mendonça, pela convivência, conhecimento compartilhado e parceria durante esse tempo. Conte sempre comigo!

Enfim, a todos que, de diferentes formas, contribuíram para realização deste trabalho, meus sinceros agradecimentos.

RESUMO

Porinaceae Reichenbach (Ostropales, Lecanoromycetes) é um dos grupos mais diversos de fungos liquenizados, considerados os primeiros colonizadores de comunidades de líquens corticícolas e foliícolas de florestas tropicais. Apresentam ascoma peritecial sobre o córtex de árvores, folhas e rochas, produzindo ascósporos hialinos, com paredes finas, transversalmente septados a muriformes e paráfises não ramificadas. Os gêneros e espécies de Porinaceae ainda não são bem delimitados, tornando dúbia a identificação de espécies baseada apenas em dados morfológicos. Assim, conhecer os táxons neotropicais a partir de dados morfológicos e moleculares, contribui com a delimitação de grupos naturais dentro da família. Neste trabalho, foram utilizados para a análise morfológica e molecular, espécimes coletados em diferentes estados do Brasil, somados a amostras coletadas em outros países, como Cuba, Costa Rica e Panamá. A topologia da árvore demonstrou três diferentes soluções taxonômicas: (1) reconhecer toda a família dentro de um único gênero, *Porina s.lat.*; (2) reconhecer dois gêneros correspondendo aos dois clados maiores, o primeiro clado correspondendo ao gênero *Segestria* e o segundo ao gênero *Porina*; ou (3) reconhecer um número mais alto de aproximadamente 20 gêneros. A última opção parece ser a mais apropriada para reconhecer o alto número de mais de 300 espécies na família e a variação morfológica. De modo geral, observou-se que as sequências da região mtSSU foram úteis para o delineamento das espécies, principalmente em espécies evolutivamente próximas.

Palavras-chave: Neotrópicos. Líquens. Filogenia Molecular. mtSSU.

ABSTRACT

Porinaceae Reichenbach (Ostropales, Lecanoromycetes) one of the most diverse groups of lichenized fungi, considered the first colonizers of communities of corticolous and saxicolous lichens in tropical forests. The family exhibits perithecial ascomata, mostly growing on bark, leaves and rocks, producing septate to muriform, with thin-walled, hyaline ascospores and unbranched paraphyses. The genera and species of Porinaceae are still not well delimited, which makes species identifications difficult when using exclusively morphological data. Thus, the knowledge of neotropical taxa based on both morphological and molecular data, contributes with the delimitation of natural groups within the family. In this work, specimens collected in different states of Brazil, in addition to samples collected in others countries, such as Cuba, Costa Rica and Panamá, were used for morphological and molecular analysis. The overall topology offers three different taxonomic solutions: (1) recognition of the whole family as a single genus, *Porina* s.lat.; (2) recognition of two genera corresponding to the two large clades, the first clade with the oldest available name being *Segestria*, and the second representing *Porina*; or (3) establishment of a higher number of approximately 20 genera. The latter option seems to be the most appropriate, given the high number of well over 300 species and the documented morphological variation within the family. In general, it was observed that sequences of the mtSSU region are useful for species delimitation, mostly species that are closely related.

Keywords: Neotropics. Lichens. Molecular Phylogeny. mtSSU.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1-	Tipos de protalo encontrados na família Porinaceae. A-D.....	19
Figura 2-	Formas do ascoma peritecial A. Lenticulado. B. Hemisférico. C. Verrucoso. D. Cônico. E. Subgloboso.....	19
Figura3-	Formas das setas no ápice do peritécio. A. Forma de cerdas (lados paralelos). B. Forma aguda (base ampla). C. Forma lanceolada (meio largo). D. Forma de barbatana (ápice contuso). E. Forma de escova (ápice divergente)	19
Figura 4-	Inserção e orientação das setas no peritécio. A. Incurvadas. B. Oblíquas. C. Horizontais. D. Decurvadas. E. Dispersas	19
Figura 5-	Alguns tipos de ascosporos encontrados na família Porinaceae. A, D e F. Fusiforme. B. Oblongo. C. Filiforme. E. Submuriforme	20
Figura 6-	Representantes de Porinaceae de acordo com a última classificação da família. A. <i>Clathroporina</i> . B. <i>Myeloconis</i> . C. <i>Porina</i> . D. <i>Pseudosagedia</i> . E. <i>Segestria</i> . F. <i>Trichothelium</i>	27
Figura 7-	Localização dos estados no Brasil onde foram coletados espécimes de Porinaceae. 1. Reserva Florestal Adolpho Ducke; 2. Floresta Nacional do Amapá; 3. RPPN Mata Estrela – Senador Antônio Farias; 4. Reserva Biológica Guaribas e Floresta Nacional de Cabedelo; 5. Jardim Botânico do Recife, Reserva Biológica de Saltinho, Refúgio Ecológico Charles Darwin, Parque Estadual Dois Irmãos; 6. RPPN Fazenda São Pedro; 7. Estação Ecológica Serra de Itabaiana e Mata Rio Verde; 8. Rio Patrício (Piatã-Abaiara); 9. Parque Nacional do Itatiaia	39
Figura 8-	Árvore filogenética de Porinaceae baseada no marcador mtSSU.....	59
Figura 9-	Novo gênero <i>Byssoporina</i> . <i>Byssoporina byssophila</i>	71
Figura 10-	Gênero <i>Clathroporina</i> , incluindo espécimes sequenciados. A. <i>Clathroporina coralloidea</i> . B. <i>Clathroporina farinosa</i> . C. <i>Clathroporina nuculastrum</i> . D. <i>Clathroporina rhodostoma</i>	72
Figura 11-	Gênero <i>Flabelloporina</i> . A e B. <i>Flabelloporina squamulifera</i>	74
Figura 12-	Gênero <i>Fuscophiale</i> . A e B. <i>Fuscophiale fusca</i> comb. nov. C e D. <i>Fuscophiale tetramera</i> comb. nov.	75
Figura 13-	Gênero <i>Myeloconis</i> . A. <i>Myeloconis erumpens</i> . B. <i>Myeloconis guyanensis</i> . C. <i>Myeloconis fecunda</i>	76
Figura 14-	Gênero <i>Porina</i> . A. <i>Porina cryptostoma</i> . B. <i>Porina heterospora</i> . C. <i>Porina nucula</i> . D. <i>Porina subepiphylla</i>	78
Figura 15-	Gênero <i>Phyllophiale</i> . A e B. <i>Phyllophiale alba</i>	79

Figura 16-	Gênero <i>Phylloporina</i> . A. <i>Phylloporina albicera</i> . B. <i>Phylloporina andreana</i> comb. nov. C. <i>Phylloporina epiphylla</i> . D. <i>Phylloporina follmaniana</i> comb. nov. E. <i>Phylloporina lucida</i> . F. <i>Phylloporina mazosioides</i> . G. <i>Phylloporina rudiuscula</i> . H. <i>Phylloporina verruculosa</i> . I. <i>Phylloporina virescens</i>	82
Figura 17-	Gênero <i>Phragmopelthea</i> . A. <i>Phragmopelthea leptospermoides</i> comb. nov. B. <i>Phragmopelthea limbulata</i> comb. nov. C. <i>Phragmopelthea rufula</i> comb. nov. D. <i>Phragmopelthea rubentior</i> comb. nov.	84
Figura 18-	Gênero <i>Pseudosagedia</i> . A. <i>Pseudosagedia aenea</i> . B. <i>Pseudosagedia chlorotica</i>	85
Figura 19-	Novo gênero <i>Rivalia</i> . <i>Rivalia rivalis</i> comb. nov.....	87
Figura 20-	Gênero <i>Saxiloba</i> . A e B. <i>Saxiloba firmula</i>	88
Figura 21-	Gênero <i>Segestria</i> . <i>Segestria lectissima</i>	89
Figura 22-	Gênero <i>Trichothelium</i> . A. <i>Trichothelium annulatum</i> . B. <i>Trichothelium atrocoerulea</i> . C. <i>Trichothelium epiphyllum</i> . D. <i>Trichothelium murisidiata</i> sp. nov. E. <i>Trichothelium nitidula</i> . F. <i>Trichothelium pallidesetum</i> . G. <i>Trichothelium repanda</i> . H. <i>Trichothelium subnitidula</i>	91

LISTA DE TABELAS

Tabela 1-	Divisão dos gêneros foliícolas em Porinaceae por Santesson (1952)	24
Tabela 2-	Gêneros de Porinaceae de acordo com a classificação de Lücking et al., 2017a, e principais características taxonômicas	28
Tabela 3-	Lista das sequências da região mtSSU utilizadas nas análises filogenéticas deste trabalho.....	44

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

BLASTn	<i>Basic Local Alignment Search Tool</i>
LSU	<i>Large Subunit do rDNA</i>
mtSSU	<i>Mitochondrial Small Subunit do rDNA</i>
MV.	Reconstrução filogenética pelo método de Máxima Verossimilhança
NCBI	<i>National Center for Biotechnology Information</i>
PCR	<i>Polymerase Chain Reaction</i>
s.s.	<i>sensu stricto</i>
s.l.	<i>sensu lato</i>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	13
1.1	Objetivos.....	16
1.1.1	<i>Objetivo geral</i>	16
1.1.2	<i>Objetivos específicos</i>	16
2	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	17
2.1	Porinaceae Reichenbach (1828).....	17
2.2	Posição sistemática dos gêneros	21
2.3	Delimitação atual dos gêneros	29
2.3.1	<i>Gênero Clathroporina</i>	29
2.3.2	<i>Gênero Myeloconis</i>	30
2.3.3	<i>Gênero Porina</i>	30
2.3.4	<i>Gênero Pseudosagedia</i>	31
2.3.5	<i>Gênero Segestria</i>	32
2.3.6	<i>Gênero Trichothelium</i>	33
3	ESTUDOS FILOGENÉTICOS COM A FAMÍLIA PORINACEAE	34
4	MATERIAL E MÉTODOS	37
4.1	Origem do material.....	37
4.2	Áreas de coleta no Brasil	37
4.3	Amostras dos herbários ABL e BGBM.....	40
4.4	Coleta e herborização dos espécimes	40
4.5	Identificação dos espécimes.....	40
4.6	Definição dos termos utilizados	41
4.7	Extração de DNA, amplificação das sequências e sequenciamento	42
4.8	Alinhamento das sequências e análise filogenética	43
5	ANÁLISE DOS RESULTADOS	56
6	CONCLUSÕES	92
	REFERÊNCIAS	93
	APÊNDICE A - ARTIGO PUBLICADO NA REVISTA PHYTOTAXA	105

1 INTRODUÇÃO

Os fungos liquenizados pertencem, em sua maioria, ao filo Ascomycota, o maior filo do Reino Fungi com aproximadamente 65.000 espécies (JAKLITSCH et al., 2016; WILLIS et al., 2018). No filo Basidiomycota também há pequenos grupos de fungos liquenizados, principalmente na família Hygrophoraceae (LAWREY et al., 2009; LÜCKING et al., 2017a). Além de fungos liquenizados, o filo Ascomycota, caracterizado pela produção de ascos e ascosporos na reprodução sexuada (ALEXOPOULOS et al., 1996), possui representantes sapróbios, parasitas, e outros simbioses formando associações mutualísticas conhecidas como micorrizas (RODRIGUES-HEERKLOTZ & PFENNING, 1999; BLACKWELL & SPATAFORA, 2004).

Os líquens foram considerados um grupo à parte por um longo período, mas com os estudos de De Bary e Schwendener, foi possível descobrir a verdadeira natureza da associação líquênica, composta por um micobionte e um ou mais fotobiontes (DE BARY, 1866; SCHWENDENER, 1867). A associação simbiótica, denominada liquenização, é considerada um sucesso no grupo dos ascomicetos, com mais de 19.000 espécies (JAKLITSCH et al., 2016; LÜCKING et al., 2017a, b).

Os principais fotobiontes dos líquens são algas verdes dos gêneros *Trebouxia* e *Trentepohlia* (TSCHERMAK-WOESS, 1988; HAWKSWORTH, 1988; SANDERS et al., 2004) e cianobactérias dos gêneros *Nostoc* e *Rhizonema* (SANDERS, 2001; LAWREY et al., 2009). As algas que participam da associação são pouco estudadas, uma vez que os caracteres taxonômicos só podem ser observados por meio da cultura desses organismos (FRIEDL, 1989).

Por 140 anos acreditou-se que esta simbiose era apenas entre um parceiro micobionte do filo Ascomycota ou Basidiomycota e um parceiro fotobionte. Recentemente, foi descoberta nesta associação simbiótica a presença de um possível terceiro simbionte fúngico, leveduras de basidiomicetos como as do gênero *Cyphobasidium*, encontradas no córtex de macrolíquens da família Parmeliaceae. A abundância dessas leveduras está relacionada possivelmente a variações de características fenotípicas dos líquens (SPRIBILLE et al., 2016).

Os fungos liquenizados diferenciam-se dos demais fungos pela estratégia nutricional (KIRK et al., 2008). Através da fotossíntese, as algas e cianobactérias capturam carbono e transferem carboidratos para o fungo, e este, em troca, protege a alga com o micélio, formando uma barreira física contra a luminosidade e longos períodos de estiagem, evitando a dessecação do fotobionte (PURVIS, 2000). Os organismos que participam desta associação

são poiquilohídricos, ou seja, capazes de tolerar condições extremas de umidade e de temperatura em estado de dormência e, após a reidratação, podem reestabelecer as atividades metabólicas (LANGE et al., 1975; KAPPEN, 1988). Os fungos liquenizados são encontrados em vários substratos e em ambientes sombreados e luminosos, podendo crescer sobre troncos e ramificações de árvores, sobre o ritidoma de plantas (corticólicas), no solo (terrícolas), sobre rochas (saxícolas), folhas (foliícolas), musgos (muscícolas) e até mesmo sobre substratos artificiais (WEBSTER & WEBER, 2007; NASH, 2008).

Tradicionalmente os líquens são organizados de acordo com a forma de crescimento do talo, sendo conhecidas, principalmente, as crostosas, foliosas e fruticosas, que variam em complexidade, desde formas simples até estruturas morfológicas e anatômicas mais complexas (MARCELLI, 2006). Os macrolíquens são representados pelas formas foliosas e fruticosas, sendo encontrados em regiões com condições favoráveis de temperatura, com uma umidade elevada, enquanto os microlíquens, representados pelas formas microfoliosas e crostosas, são melhores adaptados às condições climáticas mais extremas de umidade, luz e temperaturas elevadas (SIPMAN & HARRIS, 1989; ZOTZ et al., 2003).

Os líquens produzem muitos metabólitos secundários com aplicações medicinais devido ao seu efeito analgésico, anti-inflamatório e antimicrobiano, e na fabricação de cosméticos, e perfumes, pela produção de óleos essenciais; muitos macrolíquens também são usados em decorações (AHMADJIAN, 1993; PROKSA et al., 1994; PERRY et al., 1999; VIJAYAKUMAR et al., 2000; PIOVANO et al., 2002; NASH 2008; MOURA et al., 2017; MARTINS et al., 2017). Em adição, são utilizados como bioindicadores da qualidade do ar, por meio da absorção de partículas contaminantes (CONTI & CECCHETTI, 2001; LOPPI et al., 2002; LEONARDO et al., 2010; POIKOLAINEN, 2004; HAWKSWORTH et al., 2005; GIORDANI, 2007; BLASCO et al., 2008; KÄFFER, 2011; KOCH, 2012). Junto com as cianobactérias, realizam um papel importante na fixação do nitrogênio atmosférico (VITOUSEK, 1994; CRITTENDEN, 1996).

Entre as mais de 100 famílias fúngicas que formam líquens, Porinaceae Rchb. é uma das mais representativas, possuindo cerca de 360 espécies, com ampla distribuição em áreas tropicais e subtropicais, e alguns táxons registrados em regiões temperadas (LÜCKING et al., 2017a). Destaca-se por ser um dos grupos mais diversos de fungos liquenizados, apresentando diferentes hábitos (corticólicas, saxícolas e foliícolas) onde mais de 37% são foliícolas (LÜCKING, 2004), e cerca de 10% podendo ocorrer em vários substratos (MCCARTHY, 2003). Todas as espécies crescem superficialmente no substrato, utilizando-o apenas com suporte para desenvolvimento (APTROOT & SIPMAN, 1993). As espécies deste grupo são

comumente encontradas em ambientes sombreados, úmidos e conservados (RIVAS PLATA et al., 2008), sendo também considerados como parte dos primeiros colonizadores de comunidades líquênicas corticícolas em florestas tropicais (APTROOT & SIPMAN, 1993; LÜCKING, 2008).

Pelo talo crostoso, e muitas vezes foliícola, Porinaceae forma parte dos microlíquens, que naturalmente foram considerados taxonomicamente difíceis. Porém nos últimos anos, os estudos com famílias de microlíquens tropicais ganharam um grande avanço, com revisões filogenéticas resultando em classificações genéricas mais naturais (STAIGER, 2002; FRISCH et al., 2006; CÁCERES, 2007; RIVAS PLATA et al., 2008; LÜCKING et al., 2009; RIVAS PLATA et al., 2012; APTROOT, 2012; BREUSS & LÜCKING, 2015; APTROOT & LÜCKING, 2016). No entanto, estudos taxonômicos realizados a fim de propor uma classificação mais natural dos gêneros de Porinaceae não foram suficientes para estabelecer um consenso (GRUBE et al., 2004, BALOCH & GRUBE, 2006, 2009; NELSEN et al., 2013).

Como os gêneros e espécies de Porinaceae ainda não são bem delimitados, este trabalho tem o objetivo de ampliar o conhecimento sobre a diversidade e classificação taxonômica desse grupo no Norte e Nordeste do Brasil.

1.1 OBJETIVOS

1.1.1 Objetivo geral

O presente trabalho buscou revisar os táxons principalmente neotropicais da família Porinaceae a partir de estudos taxonômicos e moleculares, a fim de contribuir com conceitos genéricos e delimitações de espécies mais naturais dentro da família.

1.1.2 Objetivos específicos

- Identificar os espécimes de Porinaceae coletados no Brasil;
- Utilizar os marcadores mtSSU e nuLSU e posicionar os novos isolados em reconstruções filogenéticas para comparar com conceitos genéricos sugeridos;
- Fazer uma delimitação revisada dos gêneros de Porinaceae e descrever novas linhagens para a família onde necessário;
- Incrementar o acervo de líquens corticícolas crostosos incluso foliícolas dos herbários URM e ISE e o banco de imagens de líquens no Herbário Virtual da Flora e dos Fungos;

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 Porinaceae Reichenbach (1828)

Inicialmente o nome Porinaceae foi considerado inválido por ter sido escrito erroneamente como “Porineae”. Porém, segundo o Código de Nomenclatura Botânica (Art.18), foi considerado válido porque Reichenbach (1828) usava a designação de "família" quando descreveu “Porinae”. O outro problema foi que o nome genérico no qual a família foi baseada, *Porina* Ach., foi estabelecido com base na espécie *Porina pertusa* (L.) Ach., uma espécie de *Pertusaria* (DC 1805), gênero de *Pertusariaceae* (Pertusariales, Lecanoromycetes) (LUMBSCH & SCHMITT, 2001). Esse problema foi resolvido com a conservação do gênero *Porina* Ach. tendo *P. nucula* Ach., como a espécie tipo (MCCARTHY, 1996).

Os membros de Porinaceae anteriormente foram incluídos em *Pyrenulaceae* e *Strigulaceae*, quando Zahlbruckner considerava nesta família os gêneros que apresentavam ascomas periteciais, dividindo-os com base no tipo de alga, *Phycopeltis* ou *Cephaleuros* (Zahlbruckner, 1907, 1926). Santesson (1952) sugeriu que o nome Porinaceae seria o mais apropriado a ser utilizado ao invés de *Strigulaceae*, pelo fato de *Porina* formar o centro natural do grupo, porém reconheceu que Porinaceae não poderia ser usado e então o nome *Strigulaceae* teria prioridade. De acordo com Santesson (1952), muitos gêneros que possuíam algas da família *Chlorococcaceae* foram transferidos para Porinaceae, e aqueles que possuíam algas *Trentepohlia* foram omitidos da família. Os gêneros com algas *Phycopeltis* ou *Cephaleuros* foram incluídos em *Strigulaceae*. Nesta época, *Strigulaceae* abrigava os seguintes gêneros com espécies foliícolas: *Porina*, *Trichothelium* Müll. Arg., *Aspidothelium* Vain., *Phyllobathelium* (Müll. Arg.) Müll. Arg. e *Strigula* Fr., sendo *Porina* o gênero com maior número de táxons (Santesson, 1952).

Com a constatação de que *Porina* e gêneros relacionados têm ascos unitunicados e, teriam de ser colocados em uma família própria, o nome *Trichotheliaceae* foi restabelecido, sendo criada a nova ordem Trichotheliales, caracterizada por fungos liquenizados pirenocárpicos que apresentavam o asco unitunicado; ao mesmo tempo, *Strigulaceae* s.str., com ascos bitunicados, foi posicionada em Pyrenulales (Hafellner & Kalb, 1995). Além dos tipos de ascos, dentre os argumentos utilizados para diferenciação dessas ordens estavam: presença do excípulo e involucrelo no peritécio e ascosporos com parede fina para

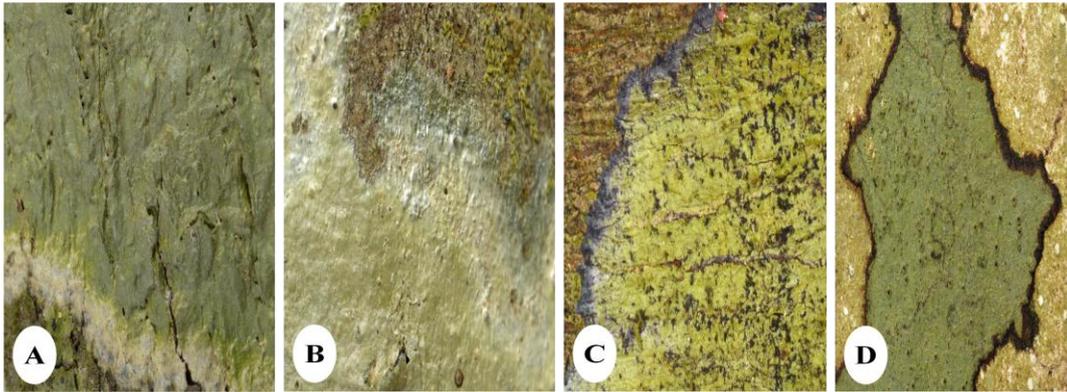
os representantes de Trichotheliales, e ascosporos de parede grossa em Pyrenulales (HAFELLNER & KALB, 1995).

De acordo com Lücking et al. (1998), *Phragmopelthecaceae* L. Xavier, nome publicado por Lauro Xavier Filho (1974, 1976) a partir de estudos com líquens foliícolas da coleção do micologista Augusto Chaves Batista, é outro sinônimo de Porinaceae. Xavier-Filho publicou erroneamente o gênero *Phragmopeltheca* L. Xavier com base em espécimes do gênero *Porina*, enquanto que a espécie tipo originalmente selecionada por Augusto Chaves Batista se referia a outro grupo de fungos (LÜCKING et al., 1998). As descrições de Xavier Filho denotam claramente as características do gênero *Porina*, a maioria da espécie *P. rubentior* (Stirt.) Müll. Arg. (LÜCKING et al., 1998).

Em 2001, *Myeloconidaceae* P. M. McCarthy foi estabelecida como nova família e colocada na ordem Trichotheliales, sendo diferenciada de Porinaceae pela química do talo, ausência do involucrellum no peritécio e presença de um pigmento localizado na parte externa do excípulo. *Myeloconidaceae* abrigava apenas um gênero, *Myeloconis* P. M. McCarthy & Elix (MCCARTHY, 2001a). Em 2014, a partir de estudos moleculares, foi demonstrado que *Myeloconis* está inserido em Porinaceae e foi necessário a sinonimização da família *Myeloconidaceae* com esta família (NELSEN et al., 2014). Com isso, Porinaceae Rchb. possui três sinônimos: *Trichotheliaceae* (Müll. Arg.) Bitter & F. Schill., *Phragmopelthecaceae* L. Xavier e *Myeloconidaceae* P.M. McCarthy.

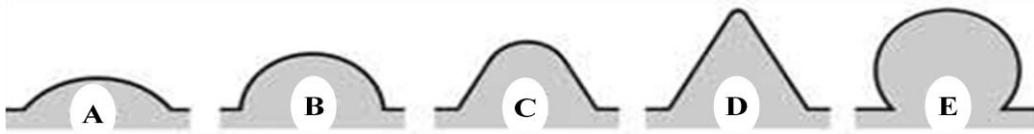
De modo geral, Porinaceae é caracterizada pela produção de um talo crostoso simples, contínuo, de superfície lisa a verrucosa, podendo ou não apresentar protalo que, quando presente, pode ser brilhoso ou não, branco ou preto (Figura 1). Alguns representantes possuem uma camada fina de cristais de oxalato de cálcio em algumas partes do talo, que pode ser observada através de um corte transversal do ascoma (peritécio), ao microscópio (HENSSEN & JAHNS, 1973). O ascoma peritecial, onde os ascos ascosporos são produzidos, pode ser exposto ou mais ou menos coberto pelo talo (HAFELLNER & KALB, 1995), apresentando morfologia e coloração diversificadas. O ascoma pode ser simples, com formas variadas (lenticulado, hemisférico, verrucoso, cônico e subgloboso) (Figura 2), ou apresentar setas no ostíolo formando uma coroa. Estas setas podem ser em forma de cerdas, agudas, lanceoladas ou esquamulosas (Figura 3). Segundo a inserção e orientação das setas, estas podem ser: encurvadas, oblíquas, horizontais, decurvadas e dispersas (Figura 4).

Figura 1. A a D. Tipos de protalo encontrados na família Porinaceae.



Fonte: Sobreira (2019).

Figura 2. Formas do ascoma peritecial de Porinaceae. **A.** Lenticulado. **B.** Hemisférico. **C.** Verrucoso. **D.** Cônico. **E.** Subgloboso.



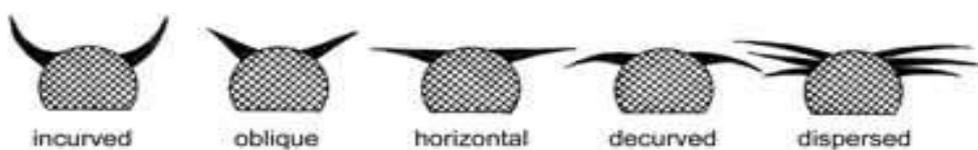
Fonte: Lücking (2008).

Figura 3. Formas das setas no ápice do peritécio. **A.** Forma de cerdas (lados paralelos). **B.** Forma aguda (base ampla). **C.** Forma lanceolada (meio largo). **D.** Forma de barbatana (ápice contuso). **E.** Forma de escova (ápice divergente).



Fonte: Lücking (2008).

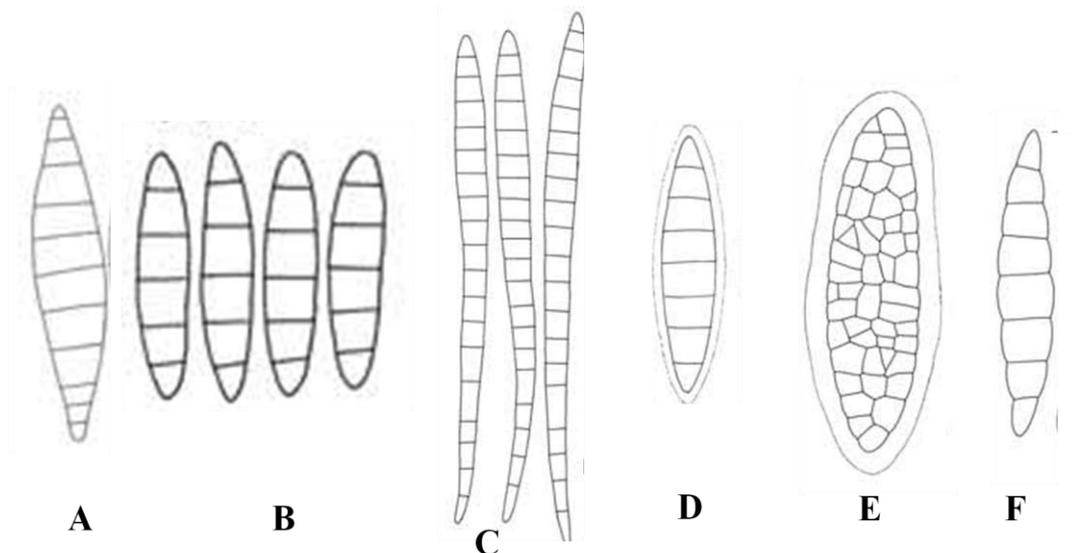
Figura 4. Inserção e orientação das setas no peritécio. **A.** Incurvadas. **B.** Oblíquas. **C.** Horizontais. **D.** Decurvadas. **E.** Dispersas.



Fonte: Lücking (2008).

Os ascomas encontrados em Porinaceae podem variar entre vermelho, negro e verde-amarelado, com ostíolo de coloração pálida, marrom ou negro (LÜCKING, 2008). Ao redor do ascoma, há uma estrutura denominada involucrelo que pode ser bem desenvolvida e carbonizada em alguns representantes (HENSSEN & JAHNS, 1973). O excípulo pode ser bem desenvolvido e apresentar ou não carbonização, e esta pode se estender completamente ao redor do peritécio (LÜCKING, 2008). O himênio é a camada contínua onde são produzidas estruturas férteis; no caso, os ascos e ascosporos. Os ascos são unitunicados, ou seja, possuem na parede uma única camada funcional na parede, e apresentam diferenciação apical para liberação dos esporos. Os ascosporos, de parede fina, são hialinos, transversalmente septados, muriformes a submuriformes, e possuem uma camada gelatinosa ao redor do perisporo (LÜCKING, 2008). Os ascosporos apresentam morfologia variada, podendo ser fusoides, bacilares, oblongos ou filiformes entre outros (Figura 5). Quanto às reações químicas, as microestruturas podem ou não apresentar coloração na presença de KOH (HAFELLNER & KALB, 1995; LÜCKING, 2008).

Figura 5. Alguns tipos de ascósporos encontrados na família *Porinaceae*. **A, D e F.** Fusiforme. **B.** Oblongo. **C.** Filiforme. **E.** Submuriforme.



Fonte: Lücking (2008).

2.2 Posição sistemática dos gêneros

As primeiras contribuições significativas e descrição de táxons da família Porinaceae foram feitas com o auxílio de muitos pesquisadores, entre os quais E. Acharius, A. L. Fée, A. Von Krempelhuber, J. Müller, W. Nylander, A. Malme, E. A. Vainio e A. Zahlbruckner (MCCARTHY, 2003).

No primeiro tratamento mais abrangente sobre líquens realizado por Zahlbruckner (1907, 1926), foram reconhecidos cinco gêneros: *Clathroporina* (Müll. Arg), *Phylloporina* (Müll Arg.), *Porina* (Ach.), *Stereochlamys* (Müll. Arg) e *Trichothelium* (Müll. Arg.). Os gêneros *Clathroporina*, *Porina* e *Stereochlamys* (com espécies corticícolas) foram incluídos na família *Pyrenulaceae*, e *Phylloporina* e *Trichothelium* (com espécies foliícolas) na família *Strigulaceae*, sendo esta separação baseada somente nos diferentes tipos de algas em correlação com o substrato. A família Porinaceae, introduzida muito antes por Reichenbach (1828), não foi aceita por Zahlbrucker, porque foi baseada em "*Porina* Ach.", um sinônimo de *Pertusaria*, e não em "*Porina* Müll. Arg.", que corresponde ao gênero *Porina* s.str. Logo depois, o gênero *Trichothelium* foi separado em uma família própria, *Trichotheliaceae* (SCHILLING, 1927).

Watson (1929) reestabeleceu a família Porinaceae, incluindo os gêneros *Clathroporina*, *Phylloporina*, *Porina* e *Trichothelium*, além de *Strigula* e outros gêneros. Por muito tempo, foi considerado que, neste trabalho, Watson tinha descrito Porinaceae novamente como família, com autoria de Walt. Watson e diferente de Porinaceae Rchb., o que resultaria em um nome ilegítimo (LÜCKING, 2008). Watson (1929) não estabeleceu um novo nome, mas referia-se ao nome Porinaceae Rchb., somente com um conceito diferente. Neste caso, Watson não percebeu que o nome Porinaceae foi baseado em "*Porina* Ach." (= *Pertusaria*) e não "*Porina* Müll. Arg.", e que conseqüentemente não era possível usar o nome Porinaceae para esse grupo nem o nome "*Porina* Müll. Arg.", porque era um homônimo ilegítimo de "*Porina* Ach."

A situação foi parcialmente resolvida por Santesson (1952), que tinha um conceito semelhante ao de Watson (1929) na delimitação desta família, incluindo os gêneros *Porina* e *Strigula*, além de outros, pelo uso do nome *Strigulaceae*, estabelecido por Zahlbruckner (1898). Porém, Santesson (1952) continuou usando o nome ilegítimo de *Porina* Müll. Arg., sugerindo que esse nome precisava de conservação nomenclatural para ser usado.

Muito tempo depois foi observado que, em *Strigulaceae* sensu Santesson (1952), *Clathroporina*, *Porina* (incluindo *Phylloporina*) e *Trichothelium* (incluindo *Stereochlamys*) apresentavam ascos unitunicados, diferentes de *Strigula*, com ascos bitunicados (SANTESSON, 1952). Deste modo, foi necessária a exclusão destes três primeiros gêneros de *Strigulaceae* e a adoção de uma família própria para enquadrá-los cujo nome prioritário era Porinaceae (Rchb. 1828) (HAFELLNER & KALB, 1995). O problema da espécie-tipo de *Porina* Ach. ser uma espécie de *Pertusaria*, um gênero não relacionado à família foi logo retificado, com a conservação de *Porina* Ach. com outra espécie tipo: *P. nucula* Ach. (MCCARTHY, 1996). Com isso, foi possível usar tanto o nome *Porina* como Porinaceae no sentido próprio.

Tradicionalmente, a família foi separada em quatro gêneros (SANTESSON, 1952): *Porina* Ach. (peritécio sem setas, com esporos septados), *Clathroporina* Müll. Arg. (sem setas, com esporos muriformes), *Trichothelium* Müll. Arg. (com setas, esporos septados) e *Stereochlamys* Müll. Arg. (com setas, esporos muriformes). Santesson (1952) foi o primeiro a reconhecer que a septação dos esporos não era um caráter para separar os gêneros e colocou *Stereochlamys* como sinônimo de *Trichothelium*. Posteriormente, foi reconhecido que as espécies incluídas em *Porina* variavam muito na pigmentação do involucrelo e excípulo e na morfologia e, coloração do ascoma, e que a septação dos ascosporos não era uma boa característica para separar *Porina* e *Clathroporina*; conseqüentemente, foram propostas classificações dividindo *Porina* s.lat. em vários gêneros usando uma variedade de caracteres (HAFELLNER & KALB, 1995; HARRIS, 1995; MCCARTHY, 1995; LÜCKING, 1998b; MCCARTHY & ELIX, 2006). Os principais gêneros adicionais reconhecidos foram *Segestria* Fr. (com peritécios vermelhos sem “crystallostratum” = camada de cristais de oxalato de cálcio) e *Pseudosagedia* (Müll. Arg.) M. Choisy (com peritécios pretos sem crystallostratum). Porém, alguns autores preferem uma classificação mais conservativa, continuando a usar *Porina* e *Trichothelium*, com o argumento de que existem várias espécies intermediárias e a correlação de caracteres não fica clara (LÜCKING, 2008).

Muitas questões taxonômicas da família Porinaceae giram em torno da delimitação dos gêneros (SANTESSON, 1952; HAFELLNER & KALB, 1995; MCCARTHY, 1995; LÜCKING, 1998b; MCCARTHY & ELIX, 2006). O maior debate está centrado nas divisões de *Porina*, o gênero com maior número de representantes (JAKLITSCH et al., 2016; LÜCKING et al., 2017a). O primeiro a citar as subdivisões de *Porina* foi Müller Argoviensis (1883b), baseado no tipo de alga e morfologia do peritécio:

- Seção *Sagedia*: alga *Trentepohlia* e peritécio preto;
- Seção *Segestrella*: alga *Trentepohlia*, peritécio um pouco liso com coloração variada;
- Seção *Europorina*: alga *Trentepohlia* e peritécio claro pouco coberto pelo talo;
- Seção *Sagediastrum*: alga *Phycopeltis* e peritécio preto;
- Seção *Segestrinula*: alga *Phycopeltis* e peritécio um pouco liso com coloração;
- Seção *Phylloporina*: alga *Phycopeltis* e peritécio claro pouco coberto pelo talo;

Alguns anos depois, este mesmo autor separou de *Porina* as seções que apresentavam a alga do tipo *Phycopeltis* e propôs o gênero *Phylloporina*. Para as outras seções, com algas do tipo *Trentepohlia*, foi sugerido o gênero *Euphylloporina* (Müller ARGOVIENSIS 1890). Esta classificação foi questionada por muitos autores. Ao estudar o gênero, Zahlbruckner considerou que *Porina* pertencia à família *Pyrenulaceae* e *Phylloporina* a *Strigulaceae*. No sistema de classificação de Vainio (1921, 1923) *Phylloporina* foi excluída como gênero, porém, foi mantida alguns anos mais tarde por Malme (1929). Em 1927, o *Porina* estava agregado à família *Pyrenulaceae* junto com *Arthopyrenia*, *Pyrenula*, *Clathroporina* e *Anthracotheceum*, e abrigava *Porina africana* e *P. tetracerae* (PILGER, 1927). O arranjo sistemático de Vainio sobre o gênero foi seguido por Schilling (1927) ao relatar que não era possível distinguir os dois gêneros apenas com base na alga *Trentepohlia*, uma vez que *Phylloporina* possuía muitas seções similares às do gênero *Porina*. As seções de *Porina* neste período eram:

- Gênero *Diporina* Clem.
- Seção *Segestria* sensu Vain.
- Seção *Rhaphidosegestria* sensu Vain.
- Seção *Segestrella* sensu Müll Arg.
- Seção *Sagedia* sensu Müll Arg.
- Seção *Rhaphidopyxis* sensu Müll Arg.

As seções de *Phylloporina* eram bem parecidas com as anteriores:

- Seção *Sagediastrum* sensu Vain.
- Seção *Phyllosegestria* sensu Vain.
- Seção *Rhaphidoastrum* sensu Vain.
- Seção *Segestrinula* sensu Müll Arg.
- Seção *Sagedinula* sensu Vain.

- Seção *Rhaphidoastrella* sensu Vain.

Santesson (1952), um dos liquenologistas mais ativos em Porinaceae, relatou que muitos taxonomistas dividiam as seções de *Porina* em *Segestria* e *Sagedia*, com base na presença ou ausência da cobertura do peritécio pelo talo. Porém, ele não acreditou que este seria um caráter taxonômico suficiente para dividir esses gêneros. Esse mesmo autor considerava ser necessário um estudo taxonômico para se obter uma classificação mais natural das espécies corticícolas de *Porina*, da mesma forma que as espécies foliícolas foram estudadas e unidas em grupos pelos autores citados. Santesson publicou, em 1952, uma nova divisão para as espécies foliícolas, considerando cinco grupos, e a proposta pode ser comparada com as anteriores (Tabela 1).

Tabela 1. Divisão dos gêneros foliícolas em Porinaceae por Santesson (1952).

Müller Arg. 1883b	Vainio 1921 a 1923	Zahlbruckner 1926	Santesson 1952
<i>Sagediastrum</i>	<i>Sagediastrum</i>	<i>Ulvella</i>	<i>Porina phyllogena</i>
	<i>Sagedinula</i>		<i>Porina nitidula</i>
<i>Phylloporina</i>	<i>Phyllosegestria</i>	<i>Euphyloporina</i>	<i>Porina epiphylla</i>
	<i>Rhaphidoastrum</i>		<i>Porina applanata</i>
<i>Segestrinula</i>	<i>Segestrinula</i>	<i>Segestrinula</i>	<i>Porina rufula</i>
	<i>Rhaphidoastrella</i>	<i>Rhaphidoastrella</i>	

Fonte: Sobreira (2019).

De acordo com as observações de Santesson (1952), o grupo *Porina phyllogena* incluía os táxons com ascósporos uniseptados da seção *Sagediastrum* Müll. Arg., emendada por Vainio, enquanto o grupo *Porina nitidula* abrigava espécies com peritécio negro da seção *Sagedinula*. A seção *Ulvella* não foi considerada um nome legítimo, uma vez que *Porina* seção *Sagediastrum* já teria sido validada. *Porina epiphylla* e *Porina applanata* abrigaram todas as seções de Müller Argoviensis, Vainio e Zahlbruckner. O sistema de classificação de Santesson (1952) não considerou a seção *Rhaphidoastrum* como um nome legítimo, uma vez que foi antecedido por *Phylloporina*. O grupo *Porina rufula* foi criado para incluir os táxons da seção *Segestria* Vain., que no sistema de Müll Arg., pertence à seção *Segestrinula*.

Devido ao fato da micota liquenizada ter na família Porinaceae uma grande dominância e riqueza de espécies (LÜCKING, 2008), e o gênero *Porina* conter o maior número de representantes (LÜCKING et al., 2017a), os liquenólogos realizaram muitos trabalhos com este gênero. Os estudos de Hafellner & Kalb, em 1995, foram realizados com base na pigmentação do involucrelo e excípulo, além da morfologia do asco. *Pseudosagedia* era distinguida de *Porina* pela presença de pigmento escuro em partes do peritécio em muitas espécies. De acordo com esses autores, as espécies com a parede do peritécio laranja ou amarela e mais ou menos coberta pelo talo verrucoso foram inseridas em *Porina sensu stricto* e *Clathroporina*. Esses dois gêneros eram distinguidos pela morfologia do asco; *Porina* apresentava um anel apical no ápice do asco, sem a presença de uma constrição, enquanto os representantes de *Clathroporina* tinham uma constrição subapical no asco, sem a presença do anel. Em 1996, McCarthy & Malcolm relataram que a presença ou ausência da constrição no asco, e o anel, dependem da morfologia e arranjo dos ascospores dentro do asco, podendo variar independente da espécie.

Harris (1995) analisava as espécies com base na morfologia, compostos químicos e preferências ambientais. *Clathroporina* e *Porina* foram caracterizados pela presença de cristais de oxalato de cálcio no talo. Esses cristais foram muito importantes para classificação dos grupos de líquens foliícolas, a partir da coloração liberada com aplicação do KOH em cortes transversais da estrutura reprodutiva (LÜCKING, 2008). Nesta época, grandes grupos de líquens foliícolas da família Porinaceae foram distinguidos pela reação com hidróxido de potássio: *Porina*-amarelo (KOH+ laranja) e *Pseudosagedia*-violeta (KOH- ou KOH+) (HAFELLNER & KALB 1995; HARRIS 1995). Ainda em 1995, foi criado o gênero *Polycornum*, atualmente sinônimo de *Porina*, caracterizado pela presença de setas moniliformes ao redor do peritécio (MALCOLM & VEZDA 1995).

McCarthy & Malcolm (1997) relatam que a presença de cristais de oxalato de cálcio não é um caráter aceitável, uma vez que esses cristais também estão presentes em espécies de *Segestria* e *Trichothelium*. Quanto às preferências ambientais, muitas espécies de *Clathroporina* e *Porina* são encontradas em regiões tropicais e subtropicais, da mesma forma que *Segestria* e *Trichothelium*. Além disso, uma primeira classificação genérica de Harris propõe que os táxons com peritécio grande e talo bem desenvolvido seriam incluídos em *Clathroporina* e *Porina*, enquanto *Segestria* e *Trichothelium* abrigariam táxons com peritécios pequenos. Harris (1995) considerou *Segestria* uma entidade genérica, por abrigar táxons com peritécio laranja, sinonimizando *Polycornum* e *Segestria*, além de *Pseudosagedia*

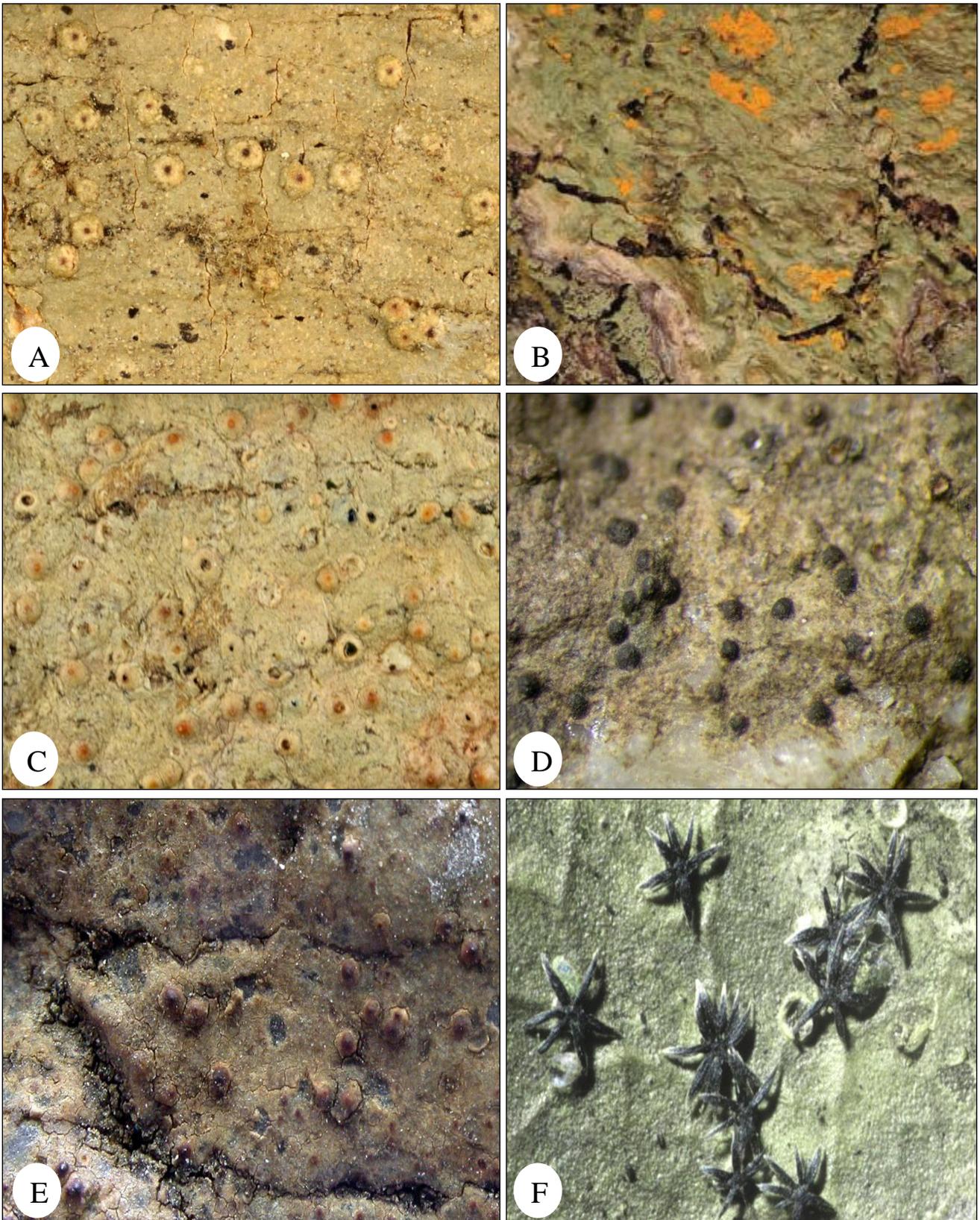
e *Trichothelium*. Na ocasião, o peritécio setoso presente em *Trichothelium* não foi considerado um caráter genérico. Partindo do princípio que os dois primeiros gêneros são bem diferentes quanto à morfologia das setas no peritécio, apenas os gêneros *Trichothelium*, *Polycornum* e *Porina* foram considerados por McCarthy & Malcolm (1997). *Trichothelium* com setas simples, e *Polycornum* com setas moniliformes, enquanto *Porina* possuía particularidades na morfologia do talo e corpo de frutificação.

Ainda na década de 1990, foi realizada a revisão nomenclatural de líquens foliícolas publicados por Chaves Batista e colaboradores entre os anos 1960 e 1970. A partir desse estudo, foi possível restabelecer o gênero *Phragmopelthea*, erroneamente publicado por Xavier Filho, um dos alunos de Chaves Batista. Nesta época, Xavier Filho propôs a família *Phragmopelthecaceae* (Lücking et al. 1998) e, posteriormente, *Phragmopelthea* foi considerado sinônimo de *Porina* (LÜCKING & MATZER 1996; LÜCKING et al., 1998).

O catálogo de líquens da família Porinaceae elaborado por Patrick M. McCarthy, em 2003, sugeriu muitos nomes e sinônimos dos gêneros aceitos na época, além de novas combinações, exclusão de alguns táxons e dados de distribuição das espécies. Naquele momento, a família incluía três gêneros: *Polycornum*, *Porina* e *Trichothelium*.

Em adição, Lücking (2008), em monografia sobre líquens foliícolas neotropicais, propôs algumas subdivisões temporárias nos gêneros *Porina* e *Trichothelium*, com base nos trabalhos realizados por Santesson (1952), McCarthy (1995) e Lücking (1998). As subdivisões foram: grupo *P. eminentior* = *Clathroporina*, grupo *P. nucula* = *Porina* s.str., grupo *P. epiphylla* = *Phylloporina* s.str., grupo *P. fulvella*, grupo *P. umbilicata*, grupo *P. rufula* = *Segestria*, grupo *P. nitidula* = *Pseudosagedia*, grupo *P. rufula* = *Segestria*, *Trichothelium* s.str. A última classificação dos fungos liquenizados publicada por Lücking e colaboradores (2017a) aceita os seguintes gêneros em Porinaceae: *Clathroporina* (25 espécies), *Myeloconis* (4 spp.), *Porina* (140 spp.), *Pseudosagedia* (80 spp.), *Segestria* (70 spp.) e *Trichothelium* (40 spp.) (Figura 6; Tabela 2).

Figura 6. Representantes de Porinaceae de acordo com a última classificação da família (Lücking 2017a). **A.** *Clathroporina*. **B.** *Myeloconis*. **C.** *Porina*. **D.** *Pseudosagedia*. **E.** *Segestria*. **F.** *Trichothelium*.



Fonte: Sobreira (2019); Nelsen (2014); Harrie Sipman (2008); Jacques Haine (2008); Lücking (2008).

Tabela 2. Gêneros de Porinaceae de acordo com a classificação de Lücking et al. 2017a, e principais características taxonômicas.

Características taxonômicas	<i>Clathroporina</i>	<i>Myeloconis</i>	<i>Porina</i>	<i>Pseudosagedia</i>	<i>Segestria</i>	<i>Trichothelium</i>
Cobertura do peritécio	Coberto pelo talo com cristais	Coberto pelo talo com cristais	Coberto pelo talo com cristais	Não coberto pelo talo	Não coberto pelo talo	Não coberto pelo talo
Cristais de oxalato de cálcio	Presente	Presente	Presente	Ausente	Ausente	Ausente
Cor do peritécio	Amarelo-verde	Amarelo-verde	Amarelo-verde	Negro	Laranja a vermelho ou marrom	Marrom cinza a negro
Forma dos ascósporos	Transversalmente septados a muriformes	Muriformes	Transversalmente septados	Transversalmente septados	Transversalmente septados	Transversalmente septados e (sub)muriformes
Largura dos ascósporos	15-30 µm	17-34 µm	5-14 µm	4,5-5,5 µm	4,5-6,5 µm	3,5-20 µm
Protalo	Largo, escuro e brilhante	Ausente	Ausente ou presente	Ausente	Ausente	Ausente ou Presente
Setas no peritécio	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes

Fonte: Sobreira (2019).

2.3 Delimitação atual dos gêneros

2.3.1 Gênero *Clathroporina*

Clathroporina Müll. Arg., Flora, Regensburg 65(33): 517 (1882)

Clathroporina, proposto por Müller (1882), foi descrito com a maioria dos caracteres referenciados ao gênero *Porina*, exceto em relação ao tipo de ascósporo muriforme. Nesta obra, foi proposta a combinação de *C. eminentior* (Nyl.) Müll. Arg. com base em *Thelenella eminentior* Nyl. e a descrição da nova espécie *C. olivacea* Müll. Arg. O gênero *Clathroporina* não foi reconhecido por Vainio (1890) após ser colocado na seção *Thelenella* Nyl. No entanto, no trabalho compilatório *Catalogos Lichenum Universalis*, *Clathroporina* foi reconhecido com o levantamento de 45 espécies (ZAHLEBRUCKNER, 1921-22). Questões taxonômicas permaneceram em torno da circunscrição de *Clathroporina* e *Porina*, o primeiro incluindo os táxons com ascosporos muriformes, e o segundo, aqueles com ascosporos transversalmente septados, cujos debates foram iniciados em 1971 (VEZDA & VIVANT, 1971). Galloway (1985) sugeriu a exclusão de 18 táxons e sinonimização de alguns táxons em *Clathroporina*. Em sua revisão sobre do gênero, McCarthy (1995) relatou a possível sinonímia de 16 gêneros dentro de *Clathroporina*, mas chegou à conclusão que poderiam ser posicionados dentro de *Porina* sensu Müller Argoviensis sendo *Clathroporina* sinonimizado (MCCARTHY, 1995).

Em seu sentido atual, *Clathroporina* é caracterizado não pelos ascosporos e sim pelo talo brilhante com protalo escuro brilhante (HARRIS, 1995). Apresenta talo crostoso, verrucoso, com cristais de oxalato e protalo escuro, peritécio sem ornamentação, amarelado e coberto por uma fina camada do talo, com ascosporos septados a muriformes (HARRIS, 1995). Contém, aproximadamente, 25 espécies (LÜCKING et al., 2017a).

2.3.2 Gênero *Myeloconis*

Myeloconis P.M. McCarthy & Elix, Lichenologist 28(5): 402 (1996)

O gênero *Myeloconis* foi sugerido em 1996, para abrigar quatro espécies corticícolas de líquens (*Myeloconis erumpens* P.M. McCarthy & Elix, *M. fecunda* P.M. McCarthy & Elix, *M. guyanensis* P.M. McCarthy & Elix e *M. parva* P.M. McCarthy & Elix) diferenciadas pela química na medula, forma do ascoma e dimensão dos ascos e ascosporos (MCCARTHY & ELIX, 1996). Todas as espécies são encontradas em florestas tropicais. Algumas características como a química e superfície do talo foram consideradas similares às da família *Trypetheliaceae*; porém, a forma dos ascosporos, ascos e a forma mais livre das paráfises foram decisivos para colocar essas espécies em Porinaceae (MCCARTHY & ELIX, 1996). Em 2001, *Myecolonis* foi posicionado na família *Myeloconidaceae* devido à química do talo, ausência de involucrellum e presença de células externas pigmentadas próximas ao excípulo (MCCARTHY, 2001a, 2001b), mas a partir de estudos moleculares foi possível reposicionar o gênero em Porinaceae (NELSEN et al., 2014).

Atualmente *Myeloconis* possui quatro espécies (LÜCKING et al., 2017a), caracterizadas principalmente pela pigmentação amarela, amarelo-laranja ou laranja da medula. O talo é crostoso, os peritécios são solitários, não possuem involucrellum e perífises; o hamatécio contém filamentos que crescem a partir do himênio e excípulo conectando-se (anastomose) na base do ostíolo; os ascos possuem parede fina e reação dextrinóide (vermelho-marrom) em Lugol; os ascosporos são hialinos, longos e muriformes (MCCARTHY & ELIX, 1996). Está relacionado com espécies de *Porina* s.lat. com ascosporos muriformes, mas sem pigmento na medula (NELSEN et al., 2014).

2.3.3 Gênero *Porina*

Porina Ach., K. Vetensk-Acad. Nya Handl. 30: 158 (1809)

O gênero *Porina* foi proposto por Acharius, em 1809, para abrigar três espécies de fungos liquenizados: *Porina pertusa* (L.) Ach., *P. leioplaca* Ach. e *P. chionea* Ach. Atualmente essas espécies pertencem ao gênero *Pertusaria*. Alguns anos depois, Müller (1883b) propôs em mudar a circunscrição do gênero *Porina*, para ser baseada em *P. nucula* e

não em *P. pertusa*. Para solucionar este problema, McCarthy (1996) propôs a conservação de *Porina* com *P. nucula* Ach. como espécie tipo, ao invés de *Porina pertusa* Müll. Arg. Massalongo (1852) foi um dos primeiros liquenólogos a propor diferenças entre os gêneros *Porina* e *Pertusaria*, com muitas descrições detalhadas sobre *Porina*.

Para Lücking (2008), *Porina* possui um talo crostoso e foliícola, que pode ser contínuo ou disperso, liso, algumas vezes verrucoso e tomentoso, cartilaginoso e ecorticado, podendo apresentar cristais de oxalato e coloração variada; o fotobionte mais frequente é *Trentepohlia*, mas podem ser encontradas algas do gênero *Phycopeltis*; os peritécios são imersos a sésseis, lenticulares ou subglobosos, podendo conter uma camada de algas na superfície; o excípulo é prosoplectenquimático e o involucrellum paraplectenquimático, ausente ou pouco desenvolvido, podendo apresentar pigmento vermelho, laranja avermelhado ou púrpura escuro com aplicação de KOH (hidróxido de potássio); hamatécio hialino, com paráfises não ramificadas e perífises algumas vezes presentes; os ascos são cilíndricos a obclavados ou fusiformes, I-, KI-, com ascosporos hialinos, transversalmente septados a muriformes, oblongos-elipsóides a fusiformes; os conídios são hialinos e não septados, elipsóides a filiformes; não foram detectadas substâncias com a técnica de cromatografia de camada delgada (TLC), mas existem alguns pigmentos na parede do peritécio (Lücking 2008). *Porina* compreende um total de 140 espécies (LÜCKING et al., 2017a).

2.3.4 Gênero *Pseudosagedia*

Pseudosagedia (Müll. Arg.) M. Choisy, Bull. mens. Soc. linn. Soc. Bot. Lyon 18: 107 (1949)

Pseudosagedia (Müll. Arg.) M. Choisy, proposto em 1949, foi reestabelecido por Hafellner e Kalb (1995). Com base na pigmentação da parede do peritécio, dividiram o gênero *Porina* s. lat em *Porina* e *Pseudosagedia*. Todos os táxons com peritécio exposto e preto foram incluídos em *Pseudosagedia* na classificação de Müller Argoviensis (1862, 1890) e Choisy (1949). Baseado nas divisões de Santesson em 1952, Harris (1995) uniu *Porina nitidula* (*Pseudosagedia*) com *Trichothelium*, removeu *Porina phyllogena* de *Strigula* e reconheceu o gênero *Clathroporina*. Harris relatou que o peritécio setoso conhecido em espécies foliícolas de *Pseudosagedia* e *Trichothelium* não poderia ser considerado um caráter para separação dos gêneros, uma vez que este é encontrado em *Porina leptalea*

(*Segestria/Polycornum*). Dessa forma, *Trichothelium* foi designado para agrupar todos os táxons com peritécio setoso e não setoso (HARRIS, 1995).

Mais tarde, Harris (2005) reconheceu quatro novas combinações para *Pseudosagedia*, incluindo táxons que não possuíam peritécio setoso. As reações com hidróxido de potássio (KOH) em cortes transversais foram importantes para classificação de líquens foliícolas; *Pseudosagedia* é reconhecido pelo peritécio negro e reação K- ou K+ preto-azulado (LÜCKING, 2008).

Atualmente, *Pseudosagedia* possui 80 espécies (LÜCKING et al., 2017a) e a delimitação aceita está baseada nas seguintes características: peritécio exposto, parede peritecinal de coloração negra e reação positiva ou negativa com KOH.

2.3.5 Gênero *Segestria*

Segestria Fr., Syst. orb. veb. (Lundae) 1: 263 (1825)

O nome *Segestria* Fr. foi proposto em 1825, com base na espécie *Segestria lectissima* Fr. O gênero compreende 70 espécies, de acordo com a classificação mais recente dos fungos liquenizados (HARRIS 1995; LÜCKING et al., 2017a). *Polycornum* foi incluído como sinônimo, já que era composto por um grupo de espécies caracterizadas pela presença de setas ao redor do peritécio; porém, as setas não foram usadas como caráter para delimitação deste gênero (HARRIS, 1995).

Na classificação de Santesson (1952), *Segestria* estava incluída em *Porina rufula*, caracterizada pelo peritécio pouco exposto e vermelho. Para Harris (1995), os táxons de *Segestria* foram determinados pela presença do peritécio vermelho, em alguns casos quase negro, reação com hidróxido de potássio positiva (K+ laranja ou vermelho), ausência de setas no peritécio e ascosporos com 3 a 7 septos.

2.3.6 Gênero *Trichothelium*

Trichothelium Müll. Arg., Botanische Jahrbücher für Systematik Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 6: 418 (1885)

O gênero *Trichothelium* foi sugerido por Müller Argoviensis (1885), e examinado com mais detalhes por Von Höhnelt (1911), ao serem estudadas as relações entre *Trichothelium* e os gêneros não liquenizados, como *Asteropeltis* Henn. e *Actiniopsis* Starbäck. Müller Argoviensis (1885) estabeleceu o gênero *Stereochlamys* para as espécies com ascósporos submuriformes, e propôs a subtribo *Trichothelieae* para *Trichothelium* e *Stereochlamys*.

Von Höhnelt (1911) concluiu que *Asteropeltis ulei* Henn. era idêntico a *Trichothelium epiphyllum* Müll. Arg., enquanto as espécies de *Actiniopsis* (*A. mirabilis* Rehm e *A. atroviolacea* Henn.) não foram estudadas com detalhes, mas foram referenciadas ao gênero *Trichothelium*. Além disso, o gênero *Ophiodictyon* Sacc. & P. Syd., abrigou táxons com ascósporos submuriformes da espécie tipo *Actiniopsis plumbea* Starbäck.

A partir desses trabalhos, todos os táxons com algas do tipo *Phycolpetis* e ascósporos septados foram posicionados no gênero *Trichothelium*, enquanto os táxons com ascósporos submuriformes e algas do tipo *Trentepohlia* foram colocados em *Stereochlamys* (SANTESSON, 1952). A subtribo *Trichothelieae* foi adotada por Vainio em 1923, ao considerar as setas presentes no peritécio um caráter taxonômico muito importante. Em um estudo com líquens das Filipinas, Vainio (1923) dividiu os líquens que apresentavam estrutura reprodutiva peritecial em três tribos: *Aspidothelieae*, *Trichothelieae* e *Sphaerieae*.

Entre os anos 1901 e 1926, Zahlbruckner detectou algumas diferenças entre *Trichothelium* e *Stereochlamys* e separou-os em duas famílias; *Pyrenulaceae* e *Strigulaceae*. Porém, Schilling (1927) incluiu esses gêneros na família *Trichotheliaceae*. No sistema de classificação de Vainio (1929), foi proposta a inclusão de *Trichothelium* na família *Porinaceae*, e *Stereochlamys* em *Pyrenulaceae*.

Santesson (1952) se baseou apenas no tamanho e forma dos ascósporos para classificação de *Trichothelium*. Mais tarde, Hafellner & Kalb (1995) atribuíram a coloração violeta-negro ao gênero *Pseudosagedia*, e Harris (1995) incluiu no gênero *Trichothelium* os táxons com peritécio setoso/não setoso, ascósporos multiseptados, longos e peritécio violeta-

negro (*Pseudosagedia*). Harris (2005) propôs que *Pseudosagedia* e *Trichothelium*, sinonimizados em 1995, fossem separados em grupos distintos.

Lücking (2008) destaca a importância da morfologia e pigmentação do peritécio, formas e pigmentação das setas, forma e tamanho dos ascosporos e morfologia dos fotobiontes para a classificação dos táxons pertencentes ao gênero *Trichothelium*. *Trichothelium* é caracterizado por apresentar talo foliícola mais ou menos disperso e com uma superfície suave; o fotobionte frequentemente encontrado é *Phycopeltis*, porém, *Trentepohlia* também pode ser encontrada; os peritécios são sésseis, marrom a negro, do tipo hemisférico a subgloboso e com presença de setas; o excípulo é prosoplectenquimático, marrom escuro a incolor, K-; o involucrellum é marrom escuro a negro, contínuo ou coberto externamente por uma fina camada do talo, K-; himênio incolor, I-, KI-; paráfises não ramificadas; os ascos são cilíndricos, obclavados ou fusiformes, I-, KI- e produzem ascosporos transversalmente septados a sub(muriformes), do tipo oblongo a bacilar ou pontiagudo ou fusiforme a elipsoide; os conídios são hialinos, não septados, elipsoides a fusiformes; até o momento não foram identificadas substâncias por TLC (LÜCKING, 2008). O gênero compreende aproximadamente 40 espécies (LÜCKING et al., 2017).

3 ESTUDOS FILOGENÉTICOS NA FAMÍLIA PORINACEAE

Durante alguns anos, a família Porinaceae foi colocada na ordem Trichotheliales (HAFELLNER & KALB 1995; MCCARTHY 2001a, 2001b, 2003). Porém, os primeiros trabalhos filogenéticos envolvendo a família foram iniciados com base nos marcadores SSU (nuclear) e LSU (nuclear), envolvendo sequências contaminadas ou erroneamente identificadas como *Porina*, o que levou à classificação da família em Lecanoromycetes, na ordem Lecanorales (BHATTACHARYA et al., 2000).

A classificação de Porinaceae foi questionada por Grube et al. (2004), ao estudarem espécimes coletados no sudoeste da Costa Rica, enfatizando o posicionamento filogenético de ascomicetos pirenocárpicos em relação às formas e evolução do ascoma peritecial. Com base no marcador mtSSU, esses autores confirmaram que o ascoma peritecial possui ontogenia hemiangiocárpica compartilhada com a subclasse Ostropomycetidae, e que o corpo de frutificação fechado é resultado de ontogenia neotônica. Em resumo, as formas do ascoma não

são compartilhadas entre os grupos de ascomicetos, e a evolução neotônica do ascoma peritecial está relacionado a um conjunto de adaptações das estruturas presentes no himênio (GRUBE et al., 2004). Nesse estudo, foi observado que Porinaceae está posicionada na subclasse Ostropomycetidae, ordem Ostropales, próxima às famílias *Stictidaceae*, *Gyalectaceae*, *Graphidaceae* e *Gomphillaceae*. Em relação às formas do peritécio, foi possível observar que muitos representantes possuem o ascoma peritecial coberto pelo talo e uma camada de cristais, característico do grupo *Porina epiphylla* designado por Hafellner & Kalb (1995). Foi observado que a carbonização do excípulo pode se estender ao longo de todo o ascoma em algumas espécies foliícolas e, em adição, o gênero *Trichothelium* foi caracterizado pela presença de setas ao redor do ápice do ascoma (GRUBE et al., 2004).

Baloch & Grube (2006), também com base no marcador SSU (mitocondrial), e na morfologia, analisaram 50 espécimes de 28 espécies foliícolas tropicais e propuseram uma delimitação para os gêneros *Porina* e *Trichothelium*. Além disso, analisaram a seletividade do micobionte em relação ao fotobionte e preferência em relação ao substrato. Nesse estudo, disponibilizaram uma árvore filogenética dividida em grupos, seguindo os conceitos de Lücking (2004) da seguinte forma: *Porina nitidula* s.lat. (incluindo *Porina papillifera* a *Porina rubescens*, além de *Trichothelium*), clado *Porina epiphylla* s.lat. (dividido em *P. radiata*, *P. nucula*, *P. imitatrix* e *Porina epiphylla* s.str.) e o clado *Porina rufula*. O gênero *Trichothelium* foi encontrado dentro do clado *Porina nitidula* s.lat., o que ressalta a importância de mais análises filogenéticas com espécies deste gênero. Além disso, as espécies presentes nos clados não mostram preferência por substrato, podendo ser encontrados táxons foliícolas e corticícolas em *Porina epiphylla* s. lat. Em relação à seletividade do micobionte, foi possível conhecer a preferência de alguns táxons foliícolas por algas do tipo *Phycopeltis* e a seletividade de alguns clados por diferentes morfotipos deste gênero, além da preferência de táxons não foliícolas por algas do gênero *Trentepohlia*. Porém, a diferenciação taxonômica destes gêneros ainda é questionável, porque os dados moleculares sugerem que *Phycopeltis* é um morfotipo dentro de *Trentepohlia* s.lat. (NELSEN et al., 2011).

A classificação dos fungos proposta por Hibbett et al. (2007), com base em análises moleculares, contribuiu para sinonimização das ordens Trichotheliales e Ostropales. As relações filogenéticas de fungos liquenizados e não liquenizados na ordem Ostropales foram reforçadas com os estudos de Baloch et al. (2010), colocando a família Porinaceae nesta ordem, como grupo irmão de *Coenogoniaceae*.

Outras filogenias moleculares baseadas no marcador mtSSU foram produzidas para espécies folícolas tropicais do gênero *Porina* por Baloch & Grube (2009). As amostras analisadas eram do grupo *P. epiphylla sensu* Baloch & Grube (2006): *Porina alba*, *P. epiphylla*, *P. karnatakensis*, *P. lucida* e *P. subepiphylla*; esse estudo estabeleceu a alta diversidade genética intraespecífica, ou seja, a variedade de formas que podem ser encontradas em uma mesma espécie.

Mais recentemente, Nelsen et al., (2014) propuseram, por meio da análise dos marcadores SSU (mitocondrial) e LSU (nuclear), que a família Myeloconidaceae pertence à ordem Ostropales, o que foi observado em estudos taxonômicos de McCarthy & Elix (1996) e McCarthy (2001a, 2001b, 2003). Em adição, propuseram uma revisão taxonômica pela sinonimização de Myeloconidaceae e Porinaceae, uma vez que seu único gênero, *Myeloconis*, apresentou-se intimamente relacionado com *Porina farinosa* (Porinaceae).

4 MATERIAL E MÉTODOS

4.1 Origem do material

As amostras de líquens crostosos, corticícolos, foliícolas e saxícolas são provenientes de áreas da Amazônia, no Amapá e Amazonas, e áreas de Mata Atlântica nos estados de Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco, Alagoas, Sergipe, Bahia e Rio de Janeiro (Figura 7) somadas às amostras provenientes de coleções particulares dos herbários: ABL (Adviesbureau voor Bryologie en Lichenologie) coordenado pelo Dr. André Aptroot, e BGBM (Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin) coordenado pelo Dr. Robert Lücking. Para as análises filogenéticas, foram utilizadas sequências dos espécimes coletados e da plataforma GenBank provenientes da Áustria, Canadá, Costa Rica, Cuba, Gales, Filipinas, Ilhas Malvinas, Irlanda, Islândia, México, Nova Caledônia, Panamá, Peru e Porto Rico.

4.2 Áreas de coleta

Amazonas

Reserva Florestal Adolpho Ducke: localizada próxima ao município de Manaus (2°56'S e 59°57'W) e administrada pelo Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), é uma área de 100 km² composta pela floresta amazônica (Hopkins 2005). Neste local, a coleta ocorreu em junho de 2016.

Amapá

Floresta Nacional do Amapá: localizada entre os municípios de Ferreira Gomes, Pracuúba e Amapá (51° 53' 37''W e 01° 06' 37''N). Nesta área, a coleta ocorreu em agosto de 2015.

Rio Grande do Norte

RPPN Mata Estrela – Senador Antônio Farias: possui 2039,93ha e está localizada no município de Baía Formosa (09°22'45.3''S e 035°00'46''W). A coleta ocorreu em maio de 2015.

Paraíba

Reserva Biológica Guaribas: está localizada entre os municípios de Mamanguape e Rio Tinto (06°43'52.1''S e 035°10'35.6''W). As coletas foram realizadas em maio de 2015.

Floresta Nacional Restinga de Cabedelo: está localizada no município de Cabedelo com cerca de 116,83 ha (07°03'52.9"S e 034°51'09.6"W). A coleta foi realizada em junho de 2015.

Pernambuco

Jardim Botânico do Recife: está localizado no município de Recife (08°04'S e 34° 59''W), com 10,7 ha de remanescente de Mata Atlântica. A coleta foi realizada em julho de 2016.

Reserva Biológica de Saltinho: é uma área de remanescente de Mata Atlântica com 548 ha, no município de Tamandaré (08°44'13''S e 35°10'11''W). A coleta foi realizada em abril de 2016.

Refúgio Ecológico Charles Darwin: localiza-se no município de Igarassu (07°48' 80.8''S e 34°57'26.2''W), litoral norte do estado de PE, e é formado por vegetação de Mata Úmida, Seca e Serrana. A coleta foi realizada em março de 2015.

Parque Ecológico de Dois Irmãos: localizado em área urbana do município de Recife, (08°00'52.0''S e 034°56'83.9''W), possui 374 ha. A coleta foi realizada em março de 2015.

Alagoas

RPPN Fazenda São Pedro: está localizada no município de Pilar (09°33'21.6''S e 035° 57' 54.1''W) com 50 ha de remanescente de mata Atlântica. A coleta ocorreu em novembro de 2016.

Sergipe

Parque Nacional Serra de Itabaiana: é uma unidade de conservação localizada entre os municípios de Areia Branca e Itabaiana (10°40'52"S e 37°25'15"W). A coleta foi realizada em junho de 2015.

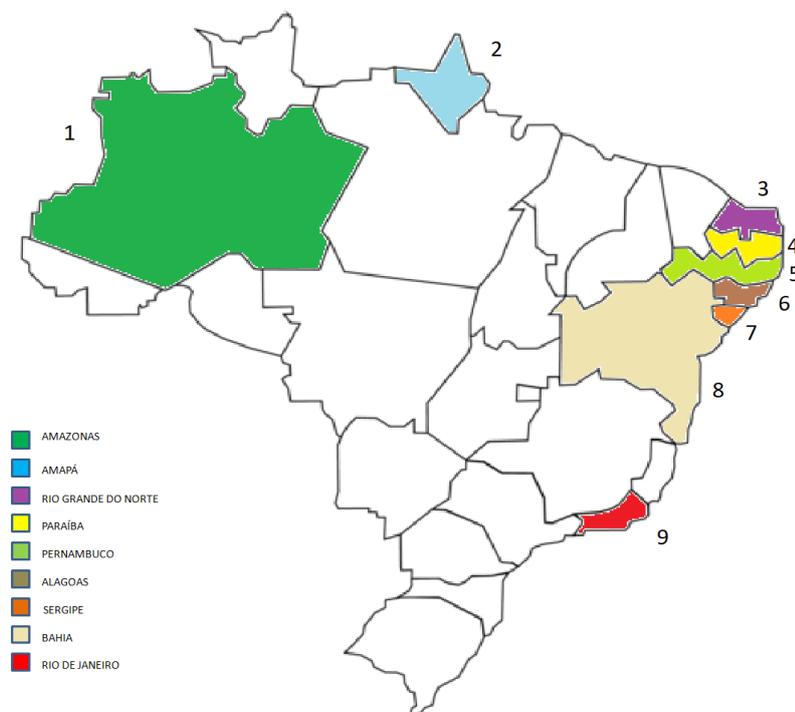
Bahia

Parque Nacional da Chapada Diamantina: a vegetação é composta de espécies da caatinga e flora serrana. A área de coleta foi em Piatã-Abaiara, Rio Patrício (13°05'11.7"S e 041°51'13.1"W). A coleta foi realizada em maio janeiro de 2015.

Rio de janeiro

Parque Nacional do Itatiaia: abrange os municípios de Itatiaia e Resende, no estado do Rio de Janeiro, e de Itamonte e Bocaina de Minas, no estado de Minas Gerais (22°19'S e 44°15'W). A coleta foi realizada em maio de 2015.

Figura 7. Localização dos estados no Brasil onde foram coletados espécimes de Porinaceae. 1. Reserva Florestal Adolpho Ducke; **2.** Floresta Nacional do Amapá; **3.** RPPN Mata Estrela – Senador Antônio Farias; **4.** Reserva Biológica Guaribas e Floresta Nacional de Cabedelo; **5.** Jardim Botânico do Recife, Reserva Biológica de Saltinho, Refúgio Ecológico Charles Darwin, Parque Estadual Dois Irmãos; **6.** RPPN Fazenda São Pedro; **7.** Estação Ecológica Serra de Itabaiana e Mata Rio Verde; **8.** Rio Patrício (Piatã-Abaiara); **9.** Parque Nacional do Itatiaia.



Fonte: Sobreira (2019).

4.3 Amostras dos herbários ABL e BGBM

Amapá - Amostras do herbário ABL (Aptroot & Cáceres, 27416; 27607; 27325; 27040; 27191; 27605.1; 27605.2; 27206; 27228; 27301; 27408; 27059; 27582; 27592; 27096 A; 27629).

Cuba – Amostras do herbário BGBM (Lücking et al., 41843; 41707; 41959; 41645; 41636; 42549; 41687; 41861; 41670; 41706; 41658; 41610; 41518; 41579; 42549; 42145; 41847; 41625; 41680; 42137; 28663; 28648; 39667).

Porto Rico – Amostras do herbário BGBM (Lücking et al., 39668; 39729; 39804; 40033; 40079).

Tocantins – Amostras do herbário ABL (Aptroot et al., 28918, 28858, 28988, 28940).

4.4 Coleta e herborização dos espécimes

Em cada área foram realizados deslocamentos ao acaso, selecionando os espécimes da família em estudo em substratos (folhas, rochas e cascas do forófito) propícios ao seu crescimento. Os talos liquênicos foram coletados usando-se faca e martelo para remoção do líquen e parte do substrato, e acondicionados em sacos de papel devidamente identificados quanto ao local, data de coleta e dados de georeferenciamento. Ainda em campo, o material foi colocado em prensa botânica e em temperatura ambiente para secagem do material. As amostras foram transportadas ao Laboratório de Taxonomia II da Pós-Graduação em Biologia de Fungos do Departamento de Micologia da UFPE, onde os talos liquênicos foram colados com cola branca nas exsiccatas, guardados em envelopes de papel e armazenados em freezer para posterior identificação.

4.5 Identificação dos espécimes

A triagem e identificação inicial do material foram realizadas no Laboratório de Taxonomia II do Departamento de Micologia da UFPE e a confirmação das espécies durante o doutorado sanduíche no Jardim Botânico e Museu Botânico de Berlim - Alemanha, sob a orientação do Dr. Robert Lücking. A identificação dos espécimes foi realizada através de análises macro (corticícola, foliícola, saxícola; cor da superfície do talo; presença, forma,

tamanho e cor de estruturas reprodutivas sexuadas e assexuadas; coloração do ostíolo) e microscópica (forma e tamanho do ascósporo; carbonização do excípulo, forma da estrutura reprodutiva sexuada). Essas análises foram realizadas de acordo com a bibliografia específica (LÜCKING, 1996, 1998, 2004, 2008; LÜCKING & CÁCERES, 1999, 2004; LÜCKING & VEZDA, 1998; MCCARTHY, 1993, 2003, MCCARTHY & ELIX, 1996). Observações microscópicas foram feitas por meio de cortes à mão livre com lâminas de aço dos corpos de frutificação (ascomas tipo peritécios). Os cortes foram colocados entre lâmina e lamínula em água destilada. Para a observação de reações químicas com determinados compostos secundários, aplicou-se uma ou duas gotas de solução aquosa de hidróxido de potássio (KOH) a 10%.

O material foi depositado no herbário ISE do laboratório de taxonomia de líquens da Universidade Federal de Sergipe – Campus Itabaiana. Duplicatas de parte do material foram depositadas no herbário Padre Camille Torrend URM do Departamento de Micologia da Universidade Federal de Pernambuco.

4.6 Definição dos termos utilizados

Bacilar – Ascósporo alongado, com os lados retos e paralelos.

Cônico – Peritécio com o ápice pontiagudo.

Crystallostratum – camada de cristais de oxalato de cálcio.

Excípulo – Pseudotecido, em forma de anel, que serve como suporte para o himênio.

Filiforme – Ascósporo com forma de fio, muito alongado e geralmente encurvado.

Fusiforme – Ascósporo com forma de fuso, cujo centro é mais espesso e as extremidades agudas.

Hemisférico – Peritécio com a parte superior exposta formando meia esfera.

Himênio – Camada no ascocarpo que contém os ascos e paráfises.

Involucrellum – Estrutura carbonizada ou hialina encontrada acima da camada de algas ou entre esta camada e o excípulo.

Lenticular – Peritécio com a parte exposta em forma de lentilha.

Protalo – Zona geralmente pigmentada que demarca a margem do talo, formada apenas por hifas, sem a presença de células de algas.

Verruciforme – Peritécio proeminente com o ápice arredondado, porém com os lados inclinados, não encurvados e não constrictos na base.

4.7 Extração de DNA, amplificação das sequências e sequenciamento

Para a análise molecular, foram selecionadas amostras que representassem todos os gêneros da família, a fim de obter uma árvore filogenética representativa. Fragmentos dos ascomas e talo frescos, ou previamente congelados, foram retirados com o auxílio de bisturi e pinça previamente limpos com álcool 70%, recolhidos em tubos tipo Eppendorf de 1,5 ml e armazenados em freezer (-20°C) até a extração do DNA. Para extração do DNA, foi utilizado o kit de extração para tecidos vegetais da marca Sigma (REDEExtract-N-Amp Plant PCR kit (St. Louis, MO, USA), seguindo as instruções do fabricante.

Porções da menor subunidade mitocondrial (mtSSU) foram amplificadas usando os *primers* SSU1R e SSU3R (ZOLLER et al., 1999), em um volume reacional de 13 µL contendo os seguintes componentes: 6.0 µL de água, 0,1 µL de cada *primer*, 3.5 µL de REDEExtract-n-AmpPCRReady Mix (Sigma-Aldrich) e 2 µL de DNA. Os parâmetros dos ciclos térmicos foram os seguintes: um ciclo de desnaturação inicial a 95°C por 5 min, seguido por 35 ciclos de desnaturação a 94°C por 45 seg, anelamento dos *primers* a 50°C por 1 min, e extensão a 72°C por 1,5 min., seguido de uma extensão final de 72°C por 10 min.

O sucesso dos procedimentos relativos à extração de DNA e as reações de PCR foram observados através de eletroforese em gel de agarose 1%, e visualizados sob luz UV, sendo o resultado documentado por fotografia digital. Os produtos da amplificação da região mtSSU foram purificados utilizando o EXOSAP- IT PCR Clean-up e encaminhados para sequenciamento na Macrogen.

Muitas tentativas de amplificar a larga subunidade nuclear (nuLSU) falharam quase em todas as amostras, semelhante a estudos anteriores (NELSEN et al., 2014); em muitos casos, ampliações deste marcador em Porinaceae resultou em contaminações. Para o marcador RPB2, poucas sequências estão disponíveis no GenBank (BALOCH et al., 2010). Portanto, acredita-se que o marcador (mtSSU) fornece um bom nível de resolução e suporte para esta família.

4.8 Alinhamento das sequências e análise filogenética

As sequências obtidas foram utilizadas para busca com outras similares disponíveis na plataforma GenBank/NCBI, e o alinhamento dessas sequências foi realizado com o programa MAFFT 7.244 (KATOY & STANDLEY, 2013), utilizando 4 espécimes de *Coenogonium* como grupo externo (Tabela 3). Para auxiliar na edição manual das sequências, foram observados os cromatogramas do material sequenciado, com o auxílio do programa BioEdit 7.09 (HALL, 1999).

A árvore filogenética foi construída pelo método de máxima verossimilhança (MV), usando o modelo geral reversível GTR com 1000 repetições de *bootstrap* utilizando o programa RAxML 8.2.0 (STAMATAKIS, 2014), e visualizada no programa FigTree 1.4.2 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>).

Tabela 3. Lista das sequências da região mtSSU utilizadas nas análises filogenéticas deste trabalho.

Táxon	País	Coletor	Extrato	mtSSU
<i>Coenogonium leprieurii</i>	[grupo externo]			AY584698
<i>Coenogonium luteum</i>	[grupo externo]			AY584699
<i>Coenogonium pineti</i>	[grupo externo]			AY300884
<i>Coenogonium pineti</i>	[grupo externo]			KR017337
<i>Myeloconis erumpens</i>	Filipinas	Rivas Plata	MPN27	KJ449320
<i>Myeloconis erumpens</i>	Fiji	Lumbsch	MPN77	KJ449321
<i>Myeloconis erumpens</i>	Tailândia	Lücking	MPN107	KJ449322
<i>Myeloconis erumpens</i>	Nova Caledonia	Lumbsch	MPN778	KJ449328
<i>Myeloconis fecunda</i>	Peru	Nelsen	MPN3C	KJ449319
<i>Myeloconis fecunda</i>	Brasil	Cáceres & Aptroot	11895	KJ449323
<i>Myeloconis fecunda</i>	Brasil	Cáceres & Aptroot	11308	KJ449325
<i>Myeloconis fecunda</i>	? -	Schmitt et al.	3C	KF833343
<i>Myeloconis guyanensis</i>	Brasil	Cáceres & Aptroot	MPN758	KJ449324
<i>Myeloconis guyanensis</i>	Porto Rico	Mercado-Díaz	MPN760	KJ449326
<i>Myeloconis guyanensis</i>	Porto Rico	Mercado-Díaz	MPN761	KJ449327
<i>Porina aff conspersa</i>	Brasil	Sobreira	BGBM24287	XXX
<i>Porina aff conspersa</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24289	XXX
<i>Porina aff dolichophora</i>	Costa Rica	Lücking	MPN7B	KJ449307
<i>Porina aff imitatrix</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24224	XXX
<i>Porina aff imitatrix</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24285b	XXX
<i>Porina aff imitatrix</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24291	XXX
<i>Porina aff leptosperma</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	CR1006-F1594	DQ168400
<i>Porina aff leptosperma</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	CR511-F1100	DQ168401
<i>Porina aff nuculastrum</i>	Cuba	Sobreira	BGBM 24210	XXX
<i>Porina aff nuculastrum</i>	Cuba	Sobreira	BGBM 24219	XXX
<i>Porina aff nuculastrum</i>	Cuba	Sobreira	BGBM 24221	XXX
<i>Porina aff subpungens</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24274	XXX
<i>Porina aff subpungens</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24284	XXX
<i>Porina aff tetracerae</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24233	XXX

<i>Porina aff tetracerae</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24281	XXX
<i>Porina aff tetracerae</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24233	XXX
<i>Porina aff tetramera</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	F1676	DQ168409
<i>Porina aenea</i>	Gales	Orange	17306	KR108906
<i>Porina aenea</i>	Austria	Baloch & Grube	F1294	DQ168411
<i>Porina aenea</i>	Austria	Baloch & Grube	F1405	DQ168410
<i>Porina aenea</i>	Suécia	Baloch et al.	SW154	HM244754
<i>Porina africana</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24251	XXX
<i>Porina africana</i>	Brasil	Sobreira	PS35093	XXX
<i>Porina alba</i>	Costa Rica	Baloch	F118	AY648894
<i>Porina alba</i>	Costa Rica	Baloch	F1417	DQ168371
<i>Porina alba</i>	Costa Rica	Lücking	F357	DQ168372
<i>Porina alba</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	A1	FJ711083
<i>Porina alba</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	A2	FJ711084
<i>Porina alba</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	A4	FJ711085
<i>Porina alba</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	A5	FJ711086
<i>Porina alba</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	A6	FJ711087
<i>Porina alba</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	A7	FJ711088
<i>Porina alba</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	A8	FJ711089
<i>Porina alba</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	A9	FJ711090
<i>Porina alba</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	A10	FJ711091
<i>Porina alba</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	A11	FJ711092
<i>Porina alba</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	A12	FJ711093
<i>Porina alba</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	A13	FJ711094
<i>Porina americana</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24428	XXX
<i>Porina atrocoerulea</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	CR1086 –F1707	DQ168390
<i>Porina atrocoerulea</i>	Mexico	Herrera-Campos	S39P3-F1048	DQ168389
<i>Porina austroatlantica</i>	Ilhas Malvinas	Orange	22606	KR108903
<i>Porina byssophila</i>	Suécia	Baloch et al.	5990(UPS)	HM244755
<i>Porina byssophila</i>	Gales	Orange	16444	KR108909

<i>Porina byssophila</i>	Gales	Orange	17561	KR108910
<i>Porina byssophila</i>	Gales	Orange	18349	KR108911
<i>Porina byssophila</i>	Gales	Orange	21213	KR108912
<i>Porina byssophila</i>	Gales	Orange	21981	KR108915
<i>Porina chlorotica</i>	Irlanda	Orange	18154	KR108908
<i>Porina chlorotica</i>	Gales	Orange	17307	KR108907
<i>Porina conspersa</i>	Brasil	Sobreira	PS35077	XXX
<i>Porina conspersa</i>	Cuba	Sobreira	BGBM 24202	XXX
<i>Porina conspersa</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24223	XXX
<i>Porina conspersa</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24253	XXX
<i>Porina conspersa</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24269	XXX
<i>Porina conspersa</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24282	XXX
<i>Porina conspersa</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24288	XXX
<i>Porina conspersa</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24320	XXX
<i>Porina coralloidea</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24417	XXX
<i>Porina cryptostoma</i>	Costa Rica	Lücking	16117a	KJ449308
<i>Porina cryptostoma</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24267a	XXX
<i>Porina cryptostoma</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24427	XXX
<i>Porina curtula</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24229	XXX
<i>Porina curtula</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24264	XXX
<i>Porina curtula</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24265	XXX
<i>Porina curtula</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24273	XXX
<i>Porina curtula</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24278	XXX
<i>Porina curtula</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24279	XXX
<i>Porina curtula</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24290	XXX
<i>Porina curtula</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24297	XXX
<i>Porina curtula</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24438	XXX
<i>Porina curtula</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24445	XXX
<i>Porina curtula</i>	Brasil	Sobreira	PS13	XXX

<i>Porina distans</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24252	XXX
<i>Porina dolichophora</i>	Costa Rica	Lücking	MPN5B	KJ449306
<i>Porina epiphylla</i>	Costa Rica	Grube et al.	-	AY648892
<i>Porina epiphylla</i>	Costa Rica	Grube	F928	DQ168373
<i>Porina epiphylla</i>	Costa Rica	Grube	F906	DQ168374
<i>Porina epiphylla</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	E1	FJ711095
<i>Porina epiphylla</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	E2	FJ711096
<i>Porina epiphylla</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	E3	FJ711097
<i>Porina epiphylla</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	E4	FJ711098
<i>Porina epiphylla</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	E5	FJ711099
<i>Porina epiphylla</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	E6	FJ711100
<i>Porina epiphylla</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	E7	FJ711101
<i>Porina epiphylla</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	E8	FJ711102
<i>Porina epiphylla</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	E9	FJ711103
<i>Porina epiphylla</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	E10	FJ711104
<i>Porina epiphylla</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	E11	FJ711105
<i>Porina epiphylla</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	E12	FJ711106
<i>Porina epiphylla</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	E13	FJ711107
<i>Porina epiphylla</i>	-	Miadlikowska et al.	ID343	KJ766464
<i>Porina exasperatula</i>	Panamá	Lücking	MPN69	KJ449316
<i>Porina exocha</i>		Lumbsch	19108g	KF833333
<i>Porina farinosa</i>	Panamá	Lücking	MPN35	KJ449311
<i>Porina farinosa</i>	Panamá	Lücking	MPN36	KJ449312
<i>Porina farinosa</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24215	XXX
<i>Porina farinosa</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24216	XXX
<i>Porina firmula</i>	Cuba	Sobreira	BGBM 22547	XXX
<i>Porina firmula</i>	Cuba	Sobreira	BGBM 22548	XXX
<i>Porina fusca</i>	Costa Rica	Baloch	F1682	DQ168399
<i>Porina fusca</i>	Costa Rica	Baloch	F1673	DQ168398
<i>Porina guianensis</i>	Costa Rica	Baloch	F1597	DQ168384

<i>Porina heterospora</i>	Brasil	Nelsen	MPN158	KJ449318
<i>Porina imitatrix</i>	Panamá	Lücking	MPN37	KJ449313
<i>Porina imitatrix</i>	Panamá	Lücking	MPN68	KJ449315
<i>Porina imitatrix</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24328	XXX
<i>Porina imitatrix</i>	Brasil	Sobreira	PS17	XXX
<i>Porina internigrans</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	F1323	DQ168412
<i>Porina internigrans</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	F1338	DQ168413
<i>Porina karnatakensis</i>	Costa Rica	Baloch	F1419	DQ168375
<i>Porina karnatakensis</i>	Cota Rica	Grube	F908	DQ168376
<i>Porina karnatakensis</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	K1	FJ711108
<i>Porina karnatakensis</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	K2	FJ711109
<i>Porina karnatakensis</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	K3	FJ711110
<i>Porina karnatakensis</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	K4	FJ711111
<i>Porina karnatakensis</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	K5	FJ711112
<i>Porina karnatakensis</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	K6	FJ711113
<i>Porina karnatakensis</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	K7	FJ711114
<i>Porina karnatakensis</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	K8	FJ711115
<i>Porina karnatakensis</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	K9	FJ711116
<i>Porina karnatakensis</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	K10	FJ711117
<i>Porina karnatakensis</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	K11	FJ711118
<i>Porina karnatakensis</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	K12	FJ711119
<i>Porina karnatakensis</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	K13	FJ711120
<i>Porina lectissima</i>	Austria	Baloch & Grube	F1464	DQ168414
<i>Porina lectissima</i>	Gales	Orange	16586	KR108902
<i>Porina lectissima</i>	Gales	Orange	20855	KR108904
<i>Porina lectissima</i>	Gales	Orange	21663	KR108905
<i>Porina lectissima</i>	Costa Rica	Baloch et al.	SW152	HM244756
<i>Porina leptospermoides</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24385	XXX
<i>Porina limbulata</i>	Costa Rica	Grube <i>et al.</i>	F159	AY648893
<i>Porina limbulata</i>	Costa Rica	Baloch	F755	DQ168402

<i>Porina limbulata</i>	Costa Rica	Baloch	F1111	DQ168403
<i>Porina limbulata</i>	Costa Rica	Baloch	F1225	DQ168404
<i>Porina lucida</i>	Costa Rica	Baloch	F152	DQ168377
<i>Porina lucida</i>	Costa Rica	Baloch	F1440	DQ168378
<i>Porina lucida</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	L2	FJ711122
<i>Porina lucida</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	L3	FJ711123
<i>Porina lucida</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	L4	FJ711124
<i>Porina lucida</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	L5	FJ711125
<i>Porina lucida</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	L7	FJ711126
<i>Porina lucida</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	L8	FJ711127
<i>Porina lucida</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	L9	FJ711128
<i>Porina lucida</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	L10	FJ711129
<i>Porina lucida</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	L11	FJ711130
<i>Porina lucida</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	L12	FJ711131
<i>Porina lucida</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	L13	FJ711132
<i>Porina lucida</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	L14	FJ711133
<i>Porina lucida</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	L15	FJ711134
<i>Porina lucida</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	L16	FJ711135
<i>Porina lucida</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	L17	FJ711136
<i>Porina lucida</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	L18	FJ711137
<i>Porina lucida</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	L19	FJ711138
<i>Porina lucida</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	L20	FJ711139
<i>Porina mastoidea</i>	Costa Rica	Baloch	F1377	DQ168383
<i>Porina mastoidea</i>	Costa Rica	Baloch	SF1333	DQ168382
<i>Porina maxispora</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24227	XXX
<i>Porina maxispora</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24228	XXX
<i>Porina maxispora</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24423	XXX
<i>Porina maxispora</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24236	XXX
<i>Porina maxispora</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24237	XXX
<i>Porina maxispora</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24238	XXX

<i>Porina maxispora</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24239	XXX
<i>Porina maxispora</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24418	XXX
<i>Porina mastoidea</i>	Costa Rica	Baloch	F1333	DQ168382
<i>Porina mastoidea</i>	Brasil	Sobreira	PS34	XXX
<i>Porina mastoidea</i>	Brasil	Lücking	BGBM 24209	XXX
<i>Porina mastoidea</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24275	XXX
<i>Porina mastoidea</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24332	XXX
<i>Porina mastoidea</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24333	XXX
<i>Porina mastoidea</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24334	XXX
<i>Porina melanops</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24424	XXX
<i>Porina melanops</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24425	XXX
<i>Porina melanops</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24426	XXX
<i>Porina murisidiata</i>	Brasil	Sobreira	BGBM22263	XXX
<i>Porina nitidula</i>	—	Lücking	s.n.	KF833334
<i>Porina nitidula</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	F1216	DQ168391
<i>Porina nitidula</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	F1681	DQ168392
<i>Porina nucula</i>	Costa Rica	Lücking	F1593	DQ168387
<i>Porina nucula</i>	Costa Rica	Lücking	F1591	DQ168388
<i>Porina nucula</i>	Costa Rica	Lücking	MPN13B	KJ449310
<i>Porina nucula</i>	Brasil	Sobreira	PS18	XXX
<i>Porina nucula</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24416	XXX
<i>Porina nuculastrum</i>	Cuba	Sobreira	BGBM 24203	XXX
<i>Porina nuculastrum</i>	Cuba	Sobreira	BGBM 24220	XXX
<i>Porina pacifica</i>	Canadá	Orange	22770	KT254300
<i>Porina papillifera</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	F1688	DQ168396
<i>Porina papillifera</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	F1693	DQ168395
<i>Porina radiata</i>	Costa Rica	Baloch	F728	DQ168385
<i>Porina radiata</i>	Costa Rica	Baloch	F1538	DQ168386
<i>Porina radiata</i>	Costa Rica	Grube et al.	CR106/1	AY648895
<i>Porina repanda</i>	Costa Rica	Grube et al.	F83	AY648896

<i>Porina repanda</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	F487	DQ168393
<i>Porina rhodostoma</i>	Cuba	Sobreira	BGBM 24205	XXX
<i>Porina rhodostoma</i>	Cuba	Sobreira	BGBM 24208	XXX
<i>Porina rhodostoma</i>	Cuba	Sobreira	BGBM 24317	XXX
<i>Porina rhodostoma</i>	Cuba	Sobreira	BGBM 24319	XXX
<i>Porina rivalis</i>	Gales	Orange	20628	KR108913
<i>Porina rivalis</i>	Gales	Orange	20644	KR108914
<i>Porina rubescens</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	F1553	DQ168397
<i>Porina rubentior 1</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24389	XXX
<i>Porina rubentior 1</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24390	XXX
<i>Porina rubentior 2</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24388	XXX
<i>Porina rubentior 2</i>	Costa Rica	Baloch	F1212	DQ168406
<i>Porina rubentior 2</i>	Costa Rica	Baloch	F1231	DQ168405
<i>Porina rufula 1</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	F1087	DQ168407
<i>Porina rufula 2</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	F641	DQ168408
<i>Porina simulans</i>	República Dominicana	Kalb	F1300	DQ168379
<i>Porina sp.</i>	Canadá	Orange	22778	KT230860
<i>Porina sp.</i>	Panamá	Lücking	MPN70	KJ449317
<i>Porina sp.</i>	-	Lumbsch	19113o	KF833332
<i>Porina sp.</i>	Cuba	Sobreira	BGBM 24201	XXX
<i>Porina sp.</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24212	XXX
<i>Porina sp.</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24217	XXX
<i>Porina sp.</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24218	XXX
<i>Porina sp.</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24226	XXX
<i>Porina sp.</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24248	XXX
<i>Porina sp.</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24250	XXX
<i>Porina sp.</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24256	XXX
<i>Porina sp.</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24257	XXX
<i>Porina sp.</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24258	XXX
<i>Porina sp.</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24266	XXX

<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24294	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24303	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24321	XXX
<i>Porina</i> sp.	Cuba	Sobreira	BGBM 24323	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24327	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24330	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24335	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24338	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24341	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24342	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24343	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24345	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24346	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24347	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24348	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24349	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24351	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24352	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24353	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24354	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24355	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24357	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24358	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24359	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24360	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24361	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24364	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24374	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24376	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24394	XXX

<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24395	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24396	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24398	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24400	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24403	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24405	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24407	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24411	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24416	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24435	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	BGBM 24436	XXX
<i>Porina</i> sp.	Brasil	Sobreira	PS25060	XXX
<i>Porina subepiphylla</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	S2	FJ711140
<i>Porina subepiphylla</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	S3	FJ711141
<i>Porina subepiphylla</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	S4	FJ711142
<i>Porina subepiphylla</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	S5	FJ711143
<i>Porina subepiphylla</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	S6	FJ711144
<i>Porina subepiphylla</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	S7	FJ711145
<i>Porina subepiphylla</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	S8	FJ711146
<i>Porina subepiphylla</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	S9	FJ711147
<i>Porina subepiphylla</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	S11	FJ711148
<i>Porina subepiphylla</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	F145	DQ168380
<i>Porina subepiphylla</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	F517	DQ168381
<i>Porina subnitidula</i>	Mexico	Baloch & Grube	F1054	DQ168394
<i>Porina subnucula</i>	Brasil	Sobreira	PS10	XXX
<i>Porina subnucula</i>	Brasil	Sobreira	PS75	XXX
<i>Porina subnucula</i>	Brasil	Sobreira	PS02	XXX
<i>Porina subnucula</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24286	XXX
<i>Porina subnucula</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24302	XXX
<i>Porina subnucula</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24292	XXX

<i>Porina subnucula</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24293	XXX
<i>Porina subnucula</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24259	XXX
<i>Porina subnucula</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24414	XXX
<i>Porina subnucula</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24415	XXX
<i>Porina subpungens</i>	Brasil	Sobreira	PS19	XXX
<i>Porina subpungens</i>	Brasil	Sobreira	BGBM24295	XXX
<i>Porina subpungens</i>	Brasil	Sobreira	BGBM24331	XXX
<i>Porina subtetracerae</i>	Brasil	Sobreira	BGBM24225	XXX
<i>Porina subtetracerae</i>	Brasil	Sobreira	BGBM24272	XXX
<i>Porina squamulifera</i>	Brasil	Lücking	39729	SSU24207
<i>Porina tetracerae</i>	Costa Rica	Lücking	MPN17B	KJ449309
<i>Porina tetracerae</i>	Panamá	Lücking	MPN38	KJ449314
<i>Porina tetracerae</i>	Brasil	Sobreira	PS04	XXX
<i>Porina tetracerae</i>	Brasil	Sobreira	PS22	XXX
<i>Porina tetracerae</i>	Brasil	Sobreira	PS33	XXX
<i>Porina tetracerae</i>	Brasil	Sobreira	PS45	XXX
<i>Porina tetracerae</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24211	XXX
<i>Porina tetracerae</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24235	XXX
<i>Porina tetracerae</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24241	XXX
<i>Porina tetracerae</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24249	XXX
<i>Porina tetracerae</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24260	XXX
<i>Porina tetracerae</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24262	XXX
<i>Porina tetracerae</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24263	XXX
<i>Porina tetracerae</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24267b	XXX
<i>Porina tetracerae</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24271	XXX
<i>Porina tetracerae</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24276	XXX
<i>Porina tetracerae</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24277	XXX
<i>Porina tetracerae</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24285a	XXX
<i>Porina tetracerae</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24298	XXX
<i>Porina tetracerae</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24299	XXX

<i>Porina tetracerae</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24301	XXX
<i>Porina tetracerae</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24439	XXX
<i>Porina tetracerae</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24440	XXX
<i>Porina tetracerae</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24441	XXX
<i>Porina tetracerae</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24442	XXX
<i>Porina tetracerae</i>	Brasil	Sobreira	BGBM 24443	XXX
<i>Porina tetracerae</i>		Lücking	Pan-07	KJ449314
<i>Porina tetracerae</i>		Lücking	17038b	KJ449309
<i>Trichothelium annulatum</i>	Mexico	Herrera-Campos et al.	S39P3-F1057	DQ168415
<i>Trichothelium epiphyllum</i>	Costa Rica	Grube et al.	CR127	AY648901
<i>Trichothelium epiphyllum</i>	Costa Rica	Baloch & Grube	CR732/1–F1431	DQ168416
<i>Trichothelium pallidisetum</i>	Costa Rica	Grube et al.	16030	AY648900

Fonte: Sobreira (2019).

5 ANÁLISE DOS RESULTADOS

A partir das análises das sequências da região mtSSU, uma matriz de dados com 340 sequências de Porinaceae foi construída. Foram obtidas 165 sequências da região mtSSU das amostras coletadas e 175 sequências retiradas do Genbank.

A filogenia molecular de Porinaceae demonstra uma topologia bem suportada como pode ser observado no filograma (Figura 8), considerando que é baseada em um único marcador molecular, a menor subunidade mitocondrial (mtSSU).

A presente topologia demonstra uma separação em vários clados de tamanhos diferentes, demonstrando três soluções taxonômicas: (1) reconhecer toda a família dentro de um único gênero, *Porina s.lat.*; (2) reconhecer dois gêneros correspondendo aos dois clados maiores, o primeiro clado correspondendo ao gênero *Segestria* e o segundo ao gênero *Porina*; o (3) reconhecer um número mais alto de aproximadamente 20 gêneros, correspondendo a clados menores. Consideramos que a última opção parece ser a mais apropriada para reconhecer a variação morfológica dentro da família.

As análises filogenéticas resultaram em 20 clados correspondendo a gêneros que já eram conhecidos em relação a várias linhagens restabelecidas e novas. Os clados maiores possuem vários clados bem suportados aqui interpretados como novos gêneros. Os gêneros previamente conhecidos foram: o clado de *Porina rubentior* (restabelecido e validado como *Phragmopeltheca*), o clado de *Porina aenea* (*Pseudosagedia*), o clado de *Porina lectissima* (*Segestria*), o clado de *Trichothelium epiphyllum* (*Trichothelium*), o clado de *Myeloconis*, o clado de *Porina farinosa* (*Clathroporina*), o clado de *Porina nucula* (*Porina s.str.*), o clado de *Porina alba* (*Phyllophiale*), o clado de *Porina epiphylla* (*Phylloporina*) e o clado de *Porina firmula*, recém conhecido como o novo gênero *Saxiloba*. As demais linhagens reconhecidas como novos gêneros foram: o clado de *Porina fusca* (novo gênero *Fuscophiale*), o clado de *Porina squamulifera* (novo gênero *Flabelloporina*), o clado de *Porina rivalis* (novo gênero *Rivalia*), o clado de *Porina byssophila* (novo gênero *Byssoporina*), e os clados de *Porina austroatlantica*, *Porina dolichophora*, *Porina guianensis*, *Porina internigrans*, *Porina mastoidea* e *Porina tetracerae* que precisam de mais estudos para ser formalmente reconhecidos como gêneros.

A família se divide em dois grandes clados. O primeiro grande clado formado por: *Phragmopeltheca*, *Fuscophiale*, *Flabelloporina*, *Saxiloba*, *Porina internigrans*, *Rivalia*, *Pseudosagedia*, *Porina austroatlantica*, *Segestria* e *Trichothelium* contém linhagens com

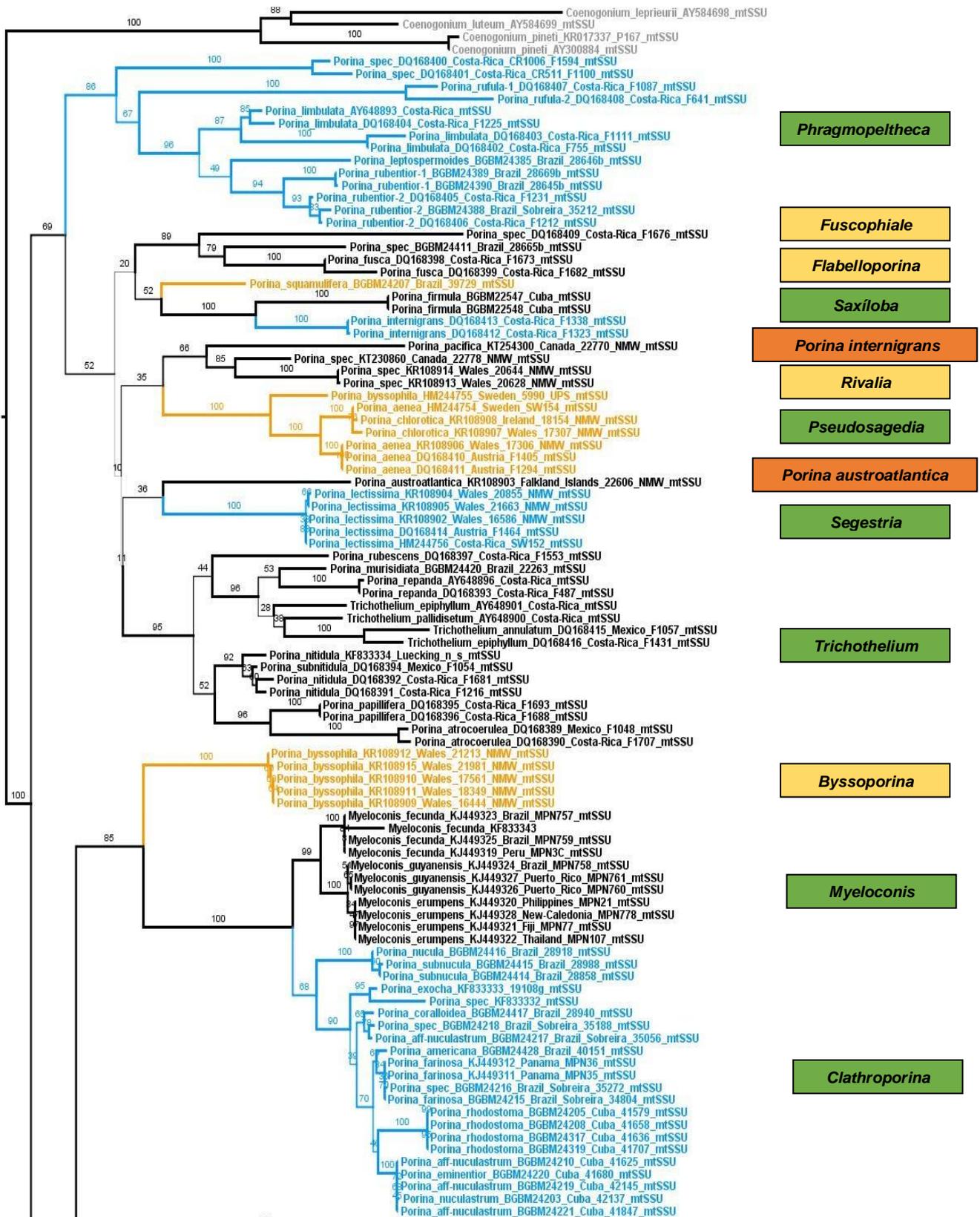
peritécios negros, vermelhos e laranjas a marrom amarelado, distinguidos largamente pelo tipo de substrato (folhas, cascas do forófito e rochas) e ecologia do bioma (tropical x temperado), como é possível observar nos seguintes exemplos: espécies tropicais encontradas em folhas e cascas de árvores que apresentam peritécio negro se agrupam no clado de *Trichothelium epiphyllum* (*Trichothelium*), enquanto espécies temperadas-subtropicais encontradas em cascas de forófitos e rochas, incluindo táxons aquáticos, foram posicionadas em linhagens separadas, o clado de *Porina aenea* (*Pseudosagedia*) e o clado de *Porina rivalis* (*Rivalia*). Da mesma forma pode ser observada a separação de linhagens de espécies folícolas tropicais que apresentam peritécio vermelho, no clado de *Porina rubentior* (*Phragmopelteca*), em relação às espécies de regiões temperadas encontradas em cascas de forófitos, o clado de *Porina lectissima* (*Segestria*).

O segundo maior clado formado por *Byssoporina*, *Myeloconis*, *Clathroporina*, *Porina dolichophora*, *Porina*, *Phyllophiale*, *Porina mastoidea*, *Porina guianensis*, *Phylloporina* e *Porina tetracerare* contém linhagens com peritécios cobertos pelo talo (contendo cristais de oxalato de cálcio = *crystallostratum*), com exceção do clado de *Porina byssophila* (*Byssoporina*), com peritécios expostos negros. Este último está relacionado com linhagens separadas pela septação dos ascósporos muriformes, com pigmentos na medula presentes no clado de *Myeloconis* e sem pigmentos no clado de *Porina farinosa* (*Clathroporina*). A presença de ascósporos filiformes caracteriza as espécies do clado de *P. dolichophora*, enquanto a morfologia do talo e o substrato caracterizam as espécies dos clados *Porina* s.str., *Porina alba* (*Phyllophiale*) e *Porina epiphylla* (*Phylloporina*). Dentro desta segunda linhagem, encontramos ainda o clado de *Porina mastoidea*, fortemente suportado e em ramos longos, com ascósporos fusiformes a oblongos, e o clado de *Porina tetracerae*, com morfologia similar ao clado *Porina mastoidea*, mas delimitado por espécies apenas com ascósporos fusiformes e estreitos.

Como foi citado anteriormente, a circunscrição de gêneros e espécies em Porinaceae é imprecisa quanto à taxonomia tradicional, o que dificulta a identificação das espécies quando são utilizados apenas dados morfológicos. Isso está relatado na árvore filogenética, onde amostras que correspondem morfológicamente a certas espécies, não formam unidades filogenéticas monofiléticas. As linhagens com peritécios negros formam pelo menos três clados não relacionados diretamente, *Pseudosagedia*, *Trichothelium* e o clado *P. byssophila* (*Byssoporina*) e sua monofilia pode ser rejeitada. Além disso, a espécie *Flabelloporina squamulifera* forma um clado a parte, considerando também que tem peritécios negros. Outro exemplo são as linhagens de espécies que apresentam peritécio vermelho, onde observamos a

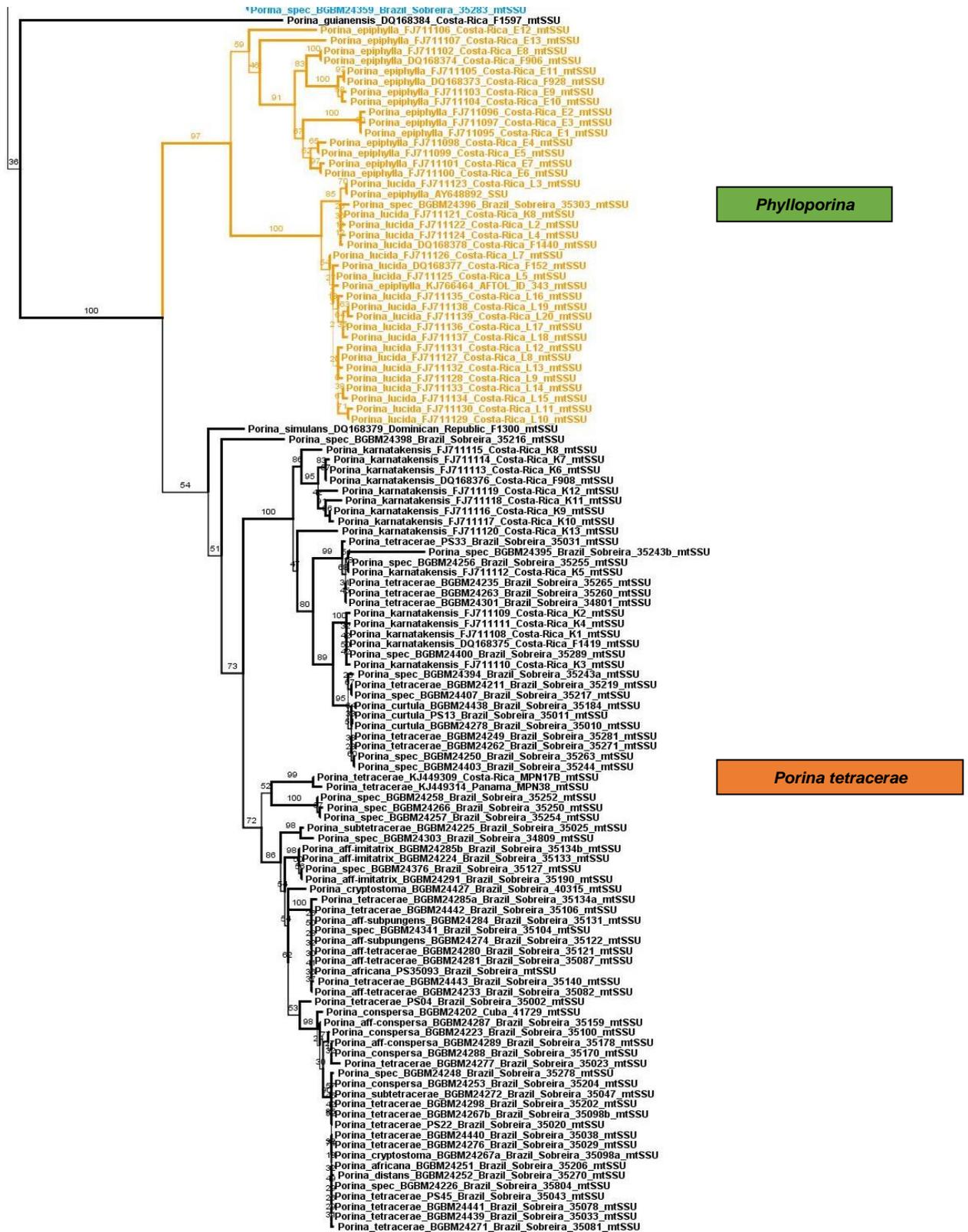
separação dos clados *Porina rubentior* (*Phragmopelteca*) e *Porina lectissima* (*Segestria*). Enquanto as linhagens com peritécios cobertos pelo talo e que apresentam cristais de oxalato de cálcio, *Porina tetracerae* e *P. mastoidea* formam um clado monofilético. Estes clados apresentam várias unidades dificilmente separadas pela morfologia.

Figura 8. Árvore filogenética de Porinaceae baseada no marcador mtSSU. Cores alternadas indicam as linhagens que já eram conhecidas, recém-conhecidas ou que precisam de mais análises, da seguinte forma: verde = nomes estabelecidos em outros estudos; amarelo = novos nomes propostos; laranja = linhagens que precisam de mais análises.



Fonte: Sobreira (2019).

Figura 8. Continuação da árvore filogenética de Porinaceae baseada no marcador mtSSU. Cores alternadas indicam as linhagens que já eram conhecidas, recém-conhecidas ou que precisam de mais análises, da seguinte forma: verde = nomes estabelecidos em outros estudos; amarelo = novos nomes propostos; laranja = linhagens que precisam de mais análises.



Fonte: Sobreira (2019).

Este estudo é a primeira abordagem ampla sobre a filogenia molecular de Porinaceae, uma das maiores famílias de líquens, amplamente distribuída em florestas neotropicais. Seus dados moleculares confirmam quais os gêneros antigos estabelecidos podem ser usados na classificação atual desta família.

A falta de suporte em alguns clados na árvore aponta a necessidade de sequenciar mais material para aumentar a resolução da filogenia da família, como é o caso dos clados: *Porina austroatlantica*, *P. dolichophora*, *P. guianensis*, *P. internigrans*, *P. mastoidea* e *P. tetracerae*. Para amplificação das regiões foram utilizados tanto a pequena subunidade mitocondrial (mtSSU) quanto a larga subunidade nuclear rDNA (nuLSU), porém, foram obtidas apenas sequências da primeira região. Trabalhos anteriores denotam que as sequências na região nuLSU são muito difíceis de serem amplificadas nesta família (NELSEN et al., 2014).

Nossos dados apoiam fortemente a separação dos clados baseados na coloração e cobertura do peritécio e forma dos ascósporos. Esses dados refletem o aumento do número de gêneros reconhecidos inicialmente (SANTESSON, 1952) até a classificação mais atual dos líquens (LÜCKING et al., 2017), correspondendo neste estudo a um total aproximado de 20 gêneros com base nas análises moleculares.

Neste trabalho, é notável a correlação da septação dos ascósporos com a filogenia, táxons que formam ascósporos muriformes ocorrem em clados separados aos que produzem ascósporos transversalmente septados, dentro do clado *Porina farinosa* (*Clathroporina*) contêm espécies que formam ascósporos transversalmente septados e muriformes, e dentro do clado *Myeloconis* apenas espécies que formam ascósporos muriformes. As análises moleculares confirmam que o clado *Myeloconis* forma um grupo irmão ao clado *Porina farinosa* (*Clathroporina*). Esses dados foram observados também em um estudo anterior (NELSEN et al., 2014).

Alguns estudos mostram que linhagens podem acumular a divergência genética sem o acompanhamento de diferenciações morfológicas (PEČNIKAR & BUZAN, 2013), dificultando a identificação com base nos conceitos da taxonomia tradicional (HEINRICHS et al., 2011). A problemática da plasticidade fenotípica presente nas espécies contribuiu para a utilização de novas ferramentas associadas à taxonomia tradicional (TAUTZ et al., 2003), já que as características fenotípicas podem ter evoluído várias vezes independentemente dentro da família.

Neste trabalho, muitas espécies representadas por mais de um espécime nos clados podem indicar vários níveis de especiação críptica, mesmo em táxons aparentemente bem

caracterizados, ou seja, determinadas espécies podem ter produzido espécies diferentes de acordo com as condições do ambiente, contribuindo pra o aumento da riqueza de espécies.

Os caracteres fenotípicos utilizados para delimitação dos gêneros na família, somado a filogenia permitiu o posicionamento taxonômico das espécies, contribuindo substancialmente para uma classificação mais natural.

A seguir são apresentados os comentários sobre cada clado:

Clado *Porina rubentior (Phragmopeltheca)* – Neste clado são encontrados apenas táxons foliícolas que apresentam o peritécio vermelho, lenticular a subgloboso e reação positiva com hidróxido de potássio (K+ amarelo a laranja-avermelhado) e ascosporos pequenos, transversalmente septados, 3 septos. A variação intraespecífica encontrada em espécimes de *P. limbulata* foi considerada alta em um estudo anterior (Baloch & Grube 2006). *P. rubentior* e *P. limbulata* são diferenciadas pelo tamanho dos peritécios e ascosporos, além da coloração do peritécio. *P. rufula* apresenta peritécios lenticulares (0.15–0.3 (–0.4) mm diam.), mas com ápice proeminente/hemisférico e translúcido e fotobionte com células retangulares dispostas regularmente, enquanto *P. leptospermoides* apresenta peritécios cônicos (0.2–0.35 mm diam.), opacos e fotobiontes com células redondas dispostas irregularmente.

O gênero *Phragmopeltheca* foi conhecido primeiramente por Augusto Chaves Batista ao analisar amostras de líquens foliícolas, porém, não foi publicado por esse mesmo autor (LÜCKING et al., 1998). Após a sua morte, Xavier Filho (1974) estabeleceu a família Phragmopelthecaceae para abrigar especialmente esse gênero. Contudo, foi observado em um trabalho de revisão do herbário URM, que as exsiccatas às quais Xavier Filho se referia não pertenciam ao gênero *Phragmopeltheca*, todas elas continham espécies de *Porina*. *Phragmopeltheca* foi considerado por muitos anos sinônimo de *Porina* Müll. Arg. (LÜCKING & MATZER 1996; LÜCKING et al., 1998). A partir das análises moleculares desse trabalho, consideramos a revalidação do gênero *Phragmopeltheca* para abrigar espécies com peritécio vermelho escuro a vermelho cereja.

Clado *Porina fusca* – É representado apenas por espécies foliícolas que apresentam peritécios vermelho escuro, laranja-avermelhado e marrom-avermelhado e ascosporos com 3 septos. Em um estudo sobre a evolução e relações filogenéticas de Porinaceae, *Fuscophiale aff tetramera* e *F. fusca* foram inseridas no grupo *Porina rufula* adotado inicialmente por Santesson em 1952 e logo depois por Lücking em 2004 (BALOCH & GRUBE, 2006). *F. aff*

tetramera e *F. fusca* possuem peritécios subglobosos e ascosporos transversalmente septados, 3 septos, no entanto podem ser diferenciadas pela cor do peritécio e fotobiontes. *F. tetramera* possui peritécio laranja-avermelhado escuro e as células do fotobionte são retangulares e dispostas regularmente, enquanto *F. fusca* possui peritécio marrom-amarelado e fotobionte com células redondas dispostas irregularmente. *F. spec* (não identificado) possui peritécio lenticular, vermelho escuro, fotobionte com células retangulares dispostas regularmente, os esporos não foram observados.

Clado *Porina squamulifera* (*Flabelloporina*) – Este clado é representado apenas por uma espécie corticícola crostosa, caracterizada pela presença de numerosas esquâmulas semicirculares e peritécios pretos. A presença de numerosas esquâmulas é considerada uma adaptação ao crescimento sob condições de pouca luz e alta umidade encontrada em florestas tropicais (LÜCKING et al., 2013). Esta espécie foi encontrada primeiramente na Costa Rica, e posteriormente no Brasil, em uma área de Mata Atlântica no estado do Espírito Santo. A partir da amplificação da região mtSSU da amostra coletada no Brasil, descobrimos que *Porina squamulifera* forma um clado separado de outros gêneros que apresentam peritécio exposto preto, *Pseudosagedia* e *Trichothelium*, representando assim um novo gênero, denominado *Flabelloporina* (SOBREIRA et al., 2018).

Clado *Porina firmula* – Este clado saxícola é representado apenas pela espécie *Porina firmula* distinguido dos outros cladogramas pelo talo placodioide, peritécio avermelhado e pequenos ascosporos transversalmente septados. Esta espécie é comum em rochas calcáreas no oeste de Cuba e foi reportado para a Ilha da Juventude (RIDDLE, 1923). *Porina firmula* foi nomeada inicialmente como *Verrucaria firmula* (NYLANDER, 1876), e validada pouco tempo depois como *Porina firmula* (MÜLLER, 1885). O material tipo encontrado em Cuba estava muito fragmentado o que dificultou a análise do material por algum tempo. Com o auxílio do JSTOR foi possível encontrar o basônimo da espécie, e com as análises moleculares foi possível designar este clado como um novo gênero para a família Porinaceae.

Clado *Porina internigrans* – Este clado é representado por dois espécimes corticícolas de *P. internigrans* oriundos de Cuba. Esta espécie possui peritécios cobertos pelo talo e uma camada de cristais de oxalato de cálcio (crystallostratum), além de protalo escuro e ascosporos oblongos. Essas características são encontradas com frequência no clado *Porina*

mastoidea, mas as análises moleculares desse trabalho não suportam a proximidade deste clado com este grupo.

Clado *Porina rivalis* – Este clado é caracterizado por apresentar táxons saxícolas, que crescem em ambientes semi-aquáticos, possuem ascósporos transversalmente septados, 3 septos, e pigmentação na região do involucrellum. As espécies são diferenciadas principalmente pela pigmentação no involucrellum após aplicação do hidróxido de potássio (KOH). Após aplicação de KOH, *P. rivalis* apresenta uma pigmentação amarelo-vermelha na região do involucrellum e uma pigmentação cinza escuro ou cinza azulado em uma pequena área próximo ao ostíolo. A espécie *P. pacifica* também apresenta pigmentação amarelo-vermelha na parte interna do involucrellum, enquanto a parte externa possui a pigmentação marrom violeta. A espécie não identificada, *P. spec*, possui pigmentação amarela na região do involucrellum e pigmentação escura na região do ostíolo, porém, os ascósporos são mais largos do que em *P. rivalis* (ORANGE, 2015). A pigmentação na região do involucrellum é considerada um caráter taxonômico importante para identificação das espécies neste gênero (ORANGE, 2015).

Clado *Porina aenea (Pseudosagedia)* – Este grupo também é representado por táxons saxícolas, que apresentam peritécios pretos, ascósporos transversalmente septados e com 3 septos, porém, são diferenciados do gênero *Rivalia* pela pigmentação preto-azulada após aplicação de hidróxido de potássio (KOH). Este clado apresenta um espécime de *P. byssophila* (HM244755), provavelmente identificado erroneamente. As espécies *P. chlorotica* e *P. aenea* possuem pigmento castanho arroxeadado no involucrellum, e reação positiva com KOH (preto-azulada), o pigmento amarelo é ausente ou quase imperceptível.

Clado *Porina austroatlantica* – É representado apenas pela espécie saxícola *P. austroatlantica* encontrada nas Ilhas Malvinas, caracterizada pela presença de um talo fino e pálido sem cristais de oxalato de cálcio, peritécio enegrecido externamente e marrom avermelhado por dentro e ascósporos com 3 septos (FRYDAY, 2009). Neste clado, é necessário o sequenciamento de mais amostras para sua delimitação genérica.

Clado *Porina lectissima (Segestria)* – Este gênero é representado apenas pela espécie saxícola *Porina lectissima*. Esta espécie possui peritécios que não estão cobertos pelo talo, laranja ou laranja-marrom quando jovens, e peritécios pretos quando maduros ou em

ambientes expostos. É encontrada frequentemente em rochas úmidas constituídas de sílica (ORANGE, 2015). Para alguns autores, o gênero *Segestria* abrigava todos os táxons que apresentassem peritécios vermelhos (SANTESSON, 1952; HARRIS, 1995).

Clado *Trichothelium epiphyllum* (*Trichothelium*) – O gênero *Trichothelium* é representado por táxons corticícolos crostosos e foliícolas. Os dados demonstram um clado bem suportado entre táxons com peritécios não cobertos pelo talo, pretos, setosos e não setosos, transversalmente septados e muriformes. A presença de setas rígidas ao redor do peritécio foi uma característica marcante para designar apenas táxons foliícolas do gênero *Trichothelium* (SANTESSON, 1952; LÜCKING, 1998b). No entanto, observamos neste clado, a presença de táxons foliícolas e crostosos. As análises moleculares mostram o posicionamento da espécie *Porina repanda* dentro do gênero *Trichothelium*, devido ao peritécio preto e ascosporos longos e multiseptados. O posicionamento de *P. repanda* no gênero *Trichothelium* também foi observado em um trabalho sobre a evolução e filogenia da família Porinaceae (BALOCH & GRUBE, 2006).

As espécies *Porina atrocoerulea*, *P. murisidiata*, *P. nitidula*, *P. papillifera* e *P. subnitidula* formam um clado bem suportado dentro de *Trichothelium*, uma vez que compartilham a presença de pigmento escuro (insolúvel em acetona) nas paredes do peritécio. Este pigmento foi designado apenas para táxons do gênero *Trichothelium* em estudos anteriores (HAFELLNER & KALB, 1995; MCCARTHY & MALCOLM, 1997).

A espécie *Porina rubescens* foi questionada em estudos anteriores, uma vez que as características químicas e coloração do peritécio colocariam esta espécie dentro do gênero *Phragmopelteca* (BALOCH & GRUBE, 2006). O peritécio vermelho está em contraste em relação ao peritécio preto encontrado em todos os outros táxons do gênero *Trichothelium*. *Trichothelium rubescens* (= *Porina rubescens*) foi descrita em 1991 (Lücking, 1991), mas logo em seguida foi transferida para *Porina* (Hafellner & Kalb, 1995) devido à diferença das setas encontradas no peritécio para o tipo de *Trichothelium*, a presença de pigmento amarelo, e ausência de pigmento escuro nas paredes do peritécio. Lücking (2004) propôs o grupo *Porina rubescens*, para abrigar táxons que compartilhavam características semelhantes aos pigmentos do peritécio e a presença de setas ou lóbulos formados por hifas aglutinadas. A partir das análises moleculares, verificamos que *Porina rubescens* está intimamente relacionada com outras espécies do gênero *Trichothelium* devido à presença de setas ao redor do peritécio.

Clado *Porina byssophila* – Este clado de líquens saxícolas é representado por espécimes de *Porina byssophila* oriundos de Gales. *P. byssophila* possui peritécios pretos, não cobertos pelo talo, ascosporos com 3 septos, pigmentos escuros na região do involucrellum, com pouca quantidade de pigmento amarelo, podendo ser encontrada em rochas não aquáticas e cascas de forófitos.

Clado *Myeloconis* – As análises indicam que o clado *Myeloconis* forma um grupo irmão bem suportado ao clado *Clathroporina*, devido à correlação da septação dos ascosporos. O clado *Myeloconis* contém táxons que são caracterizados pela produção de pigmentos amarelos ou laranjas, que estão presentes na medula, além de ascosporos muriformes e peritécios com parede densa e escura. A identificação dos táxons é baseada na química do talo, tamanho dos peritécios, ascos e ascosporos (MCCARTHY & ELIX, 1996). Em um estudo sobre a filogenia da família Myeloconidaceae (=Porinaceae), o gênero *Myeloconis* mostrou afinidades com a espécie *Porina farinosa* devido à produção de ascosporos muriformes em ambos os táxons (NELSEN et al., 2014).

Clado *Porina eminentior (Clathroporina)* – Este gênero é representado por espécies corticícolas crostosas e saxícolas, que apresentam ascosporos largos, transversalmente septados a sub (muriformes) e muitas vezes uma bainha gelatinosa ao redor do ascósporo, além de peritécios cobertos pelo talo. Muitas espécies apresentam protalo escuro brilhante, talo verrucoso e ostíolo marrom e laranja-avermelhado. Além dessas características, todos os táxons deste gênero compartilham a presença de um involucrellum (MCCARTHY, 1995). *Porina rhodostoma* é a única espécie do gênero que apresenta ostíolo laranja-avermelhado. *Clathroporina* está intimamente relacionado ao gênero *Myeloconis*, devido à produção de ascosporos muriformes. Desta forma, podemos considerar que a filogenia está intimamente relacionada com a morfologia.

Clado *Porina dolichophora* – Dentro deste clado encontramos táxons corticícolas crostosos que produzem ascosporos transversalmente septados, longos, muito finos e multiseptados (*P. dolichophora*, *P. maxispora*, *P. exasperatula*) e paralelamente, ascosporos fusiformes com 7 septos (*P. subnucula*). Todas as espécies deste clado apresentam peritécios cobertos pelo talo e presença de cristais de oxalato de cálcio (crystallostratum).

Clado *Porina nucula* (*Porina*) – O gênero *Porina s.s* está representado por táxons foliícolas e corticícolas, que são caracterizados pelo talo pouco verrucoso, sem brilho e sem protalo, peritécios verde-amarelados, cobertos pelo talo, ascosporos oblongos e fusiformes (*P. cryptostoma*, *P. heterospora*, *P. nucula* [espécie tipo] e *P. subepiphylla*). Ao longo dos anos, muitas classificações foram propostas a fim de dividir o gênero *Porina* em vários gêneros, usando uma variedade de caracteres. Como não houve consonância nas divisões, muitos destes gêneros foram sinonimizados a fim de se ter uma classificação mais conservativa (SANTESSON, 1952; HAFELLNER & KALB, 1995; HARRIS, 1995; MCCARTHY, 1995; LÜCKING, 1998B; MCCARTHY & ELIX, 2006; LÜCKING, 2008).

Clado *Porina alba* (*Phyllophiale*) – Este gênero é caracterizado pela presença de isídios em forma de disco e abriga, previamente, apenas espécimes foliícolas de *P. alba*. Esta espécie é caracterizada pela presença desses isídios, peritécios, lenticulares com a base bem espalhada e ascosporos bacilares com 7 septos. Este gênero foi proposto em 1952 para abrigar líquens que se reproduzissem assexuadamente por isídios (Santesson 1952). Em outros trabalhos, *Phyllophiale* podia ser considerado um estágio assexual de *Porina* (LÜCKING, 1991; APTROOT & SIPMAN, 1993). Após algum tempo, foram propostas três espécies que apresentavam isídios de *Phyllophiale*, mas que não estavam intimamente relacionadas devido a outras diferenças morfológicas (LÜCKING & CÁCERES, 1999). Através de um estudo sobre o ciclo de vida de *Phyllophiale* foi possível reconhecer que se tratava de uma espécie de líquen (SANDERS, 2002). Já em 2004, o gênero *Phyllophiale* foi sinonimizado a *Porina* (LÜCKING, 2004).

Clado *Porina mastoidea* - Este clado é representado por táxons corticícolas crostosos (*P. curtula*, *P. conspersa*, *P. imitatrix*, *P. mastoidea*, *P. melanops*, *P. radiata*, *P. subpungens*) que apresentam talo brilhoso, liso a pouco irregular, podendo apresentar isídios (como é o caso de *P. conspersa*, por muito tempo acreditou-se que esta espécie era caracterizada pela presença de muitos isídios cilíndricos, só que vimos através deste trabalho que ela pode apresentar ou não esse caráter taxonômico) protalo aparente, escuro a branco, peritécio lenticular, hemisférico a verruciforme, ostíolo escuro, muitas vezes com uma mancha larga ao seu redor, ascosporos em sua maioria do tipo fusiforme, porém, ainda são encontrados ascosporos oblongos, com 7 a 9 septos.

Clado *P. epyphylla* (*Phylloporina*) – Este clado apresenta apenas espécies foliícolas da Costa Rica e um espécime do Brasil), com peritécio lenticular a hemisférico, diferenciadas pelo tamanho do peritécio e mancha escura ao redor do ostíolo, *Porina epyphylla* sem mancha ao redor do ostíolo e peritécio menor (0.2-0.45 mm), *Porina lucida* com mancha ao redor do ostíolo e peritécio um pouco maior (0.4-0.6 mm). Neste clado são necessárias mais análises para delimitação específica das espécies.

Clado *P. tetracerae* – Este clado é representado por espécies foliícolas e crostosas que apresentam peritécio lenticular a subgloboso, talo liso a pouco irregular e com brilho, protalo presente ou ausente, ostíolo pálido a escuro, ascósporos predominantemente fusiformes, com 6 – 10 septos.

Gêneros da família Porinaceae delimitados a partir de análises morfológicas e moleculares

A seguir são mostrados os gêneros da família Porinaceae, reconhecidos neste trabalho após as análises moleculares. Estas análises indicam a existência de 20 clados, três destes são restabelecidos, nomeadamente *Phyllophiale*, *Phylloporina* e *Phragmopelteca*. Novos gêneros foram reconhecidos: *Byssoporina* Sobreira, M. Cáceres & Lücking gen. nov., *Flabelloporina* Sobreira, M. Cáceres & Lücking gen. nov., *Fuscophiale* Sobreira, M. Cáceres e Lücking gen. nov., *Rivalia* Sobreira, M. Cáceres & Lücking gen. nov. Os clados que precisam de mais estudos para serem reconhecidos como gêneros são: *Porina austroatlantica*, *Porina dolichophora*, *Porina guianensis*, *Porina internigrans*, *Porina mastoidea* e *Porina tetracerae*. E novas combinações são introduzidas para os gêneros restabelecidos: *Rivalia pacifica* (Brodo) Sobreira, M. Cáceres & Lücking, comb. nov., *Rivalia rivalis* (Orange) Sobreira, M. Cáceres & Lücking, comb. nov., *Byssoporina byssophila* (Körb. ex Hepp) Sobreira, M. Cáceres & Lücking, comb. nov., *Fuscophiale fusca* (Lücking) Sobreira, M. Cáceres & Lücking, comb. nov., *Phylloporina andreana* (Lücking & Vězda) Sobreira, M. Cáceres & Lücking, comb. nov., *Phylloporina atropunctata* (Lücking & Vězda) Sobreira, M. Cáceres & Lücking, comb. nov., *Phylloporina foliicola* (Vězda) Lücking & Vězda) Sobreira, M. Cáceres & Lücking, comb. nov., *Phylloporina follmanniana* (U. Becker & Lücking) Sobreira, M. Cáceres & Lücking, comb. nov., *Phylloporina longispora* (Vězda) Sobreira, M. Cáceres & Lücking, comb. nov., *Phylloporina minutissima* (Henssen, Lücking & Vězda) Sobreira, M. Cáceres & Lücking, comb. nov., *Phylloporina similis* (Kalb & Vězda) Sobreira, M. Cáceres & Lücking, comb. nov., *Phragmopeltheca leptospermoides* (Müll. Arg.) Sobreira, M. Cáceres & Lücking comb. nov., *Phragmopeltheca limbulata* (Kremp.) Sobreira, M. Cáceres & Lücking comb. nov., *Phragmopeltheca rufula* (Kremp.) Sobreira, M. Cáceres & Lücking comb. nov., *Phragmopeltheca rubentior* (Stirt.) Sobreira, M. Cáceres & Lücking comb. nov. Para cada gênero é apresentado um pequeno diagnóstico, bem como imagens das espécies e características representativas do grupo.

***Byssoporina* Sobreira, Lücking & M. Cáceres, gen. nov.**

Mycobank MB 000000

Fig. 9

Espécie tipo: *Byssoporina byssophila* (Körb. ex Hepp) Sobreira, M. Cáceres & Lücking, comb. nov.

Diagnose: Cresce em rochas não aquáticas e cascas de árvores; talo contínuo; peritécio exposto e negro; ascosporos transversalmente septados e pequenos.

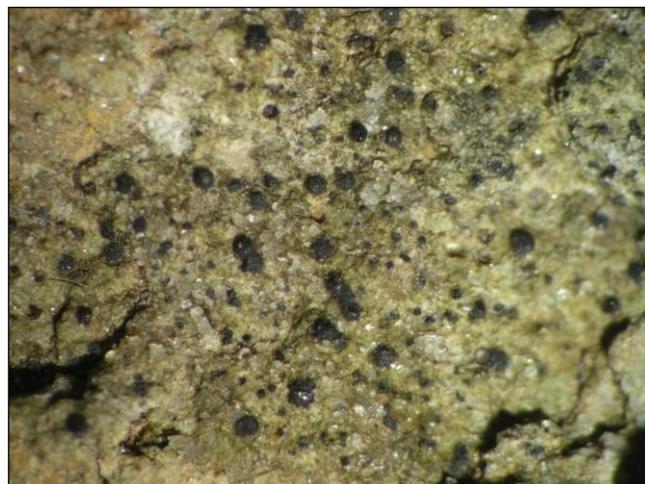
Etimologia: Este nome genérico refere-se ao epíteto da espécie tipo.

Descrição do gênero: Talo saxícola, usualmente contínuo. Peritécio exposto, preto. Involucrellum com pigmentos escuros, com pequenas quantidades de pigmentos amarelos. Ascosporos pequenos, transversalmente septados, com 3 septos.

Discussão: *Byssoporina* é um novo gênero da família Porinaceae confirmado através das análises moleculares deste estudo. Este gênero de táxons saxícolas, peritécio preto e ascosporos com 3 septos, foi encontrado com posição isolada em relação aos outros táxons que compartilham estas características. *Byssoporina byssophila* foi encontrada próxima a *Trichothelium* que diferem em relação à morfologia do peritécio em algumas espécies e compartilham a coloração do peritécio e *Myeloconis* que diferem em relação à química do talo.

Espécies incluídas: *Byssoporina byssophila* (Körb. ex Hepp) Sobreira, M. Cáceres & Lücking, comb. nov. [MycoBank MB 000000]. Basiônimo: *Sagedia byssophila* Körb. ex Hepp 1860. *Verrucaria byssophila* (Körb) Nyl. (1882). *Segestria byssophila* (Körb) Zahlbr., Verhandlungen der Zoologisch Botanischen Gesellschaft Wien 48:351 (1891). *Pseudosagedia byssophila* (Körb. ex Hepp) Hafellner & Kalb, Bibliotheca Lichenologica 57: 174 (1995).

Figura 9. Novo gênero, *Byssoporina*. *Byssoporina byssophila* comb. nov.



Fonte: Harrie Sipman (2008).

Clathroporina Müll. Arg.

MycoBank MB 1087

Fig. 10

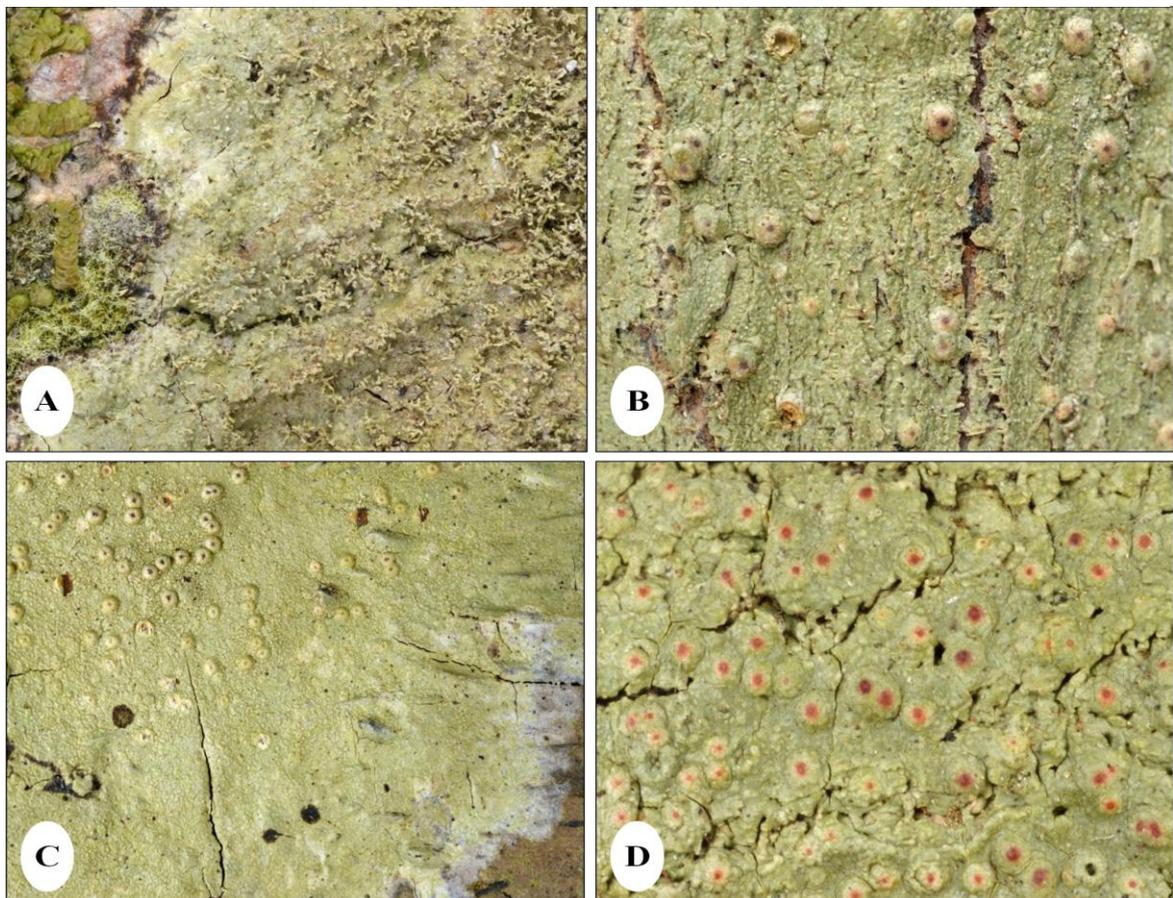
Clathroporina Müll. Arg., *Flora* 65: 517. 1882.

Espécie tipo: *Clathroporina eminentior* (Nyl.) Müll. Arg., *Flora*, Regensburg 65(33): 517 (1882).

Diagnose: Talo crostoso, irregular, finamente verrucoso, muitas vezes com isídios coraloides; Peritécio amarelado, sem ornamentação, coberto por uma camada do talo e cristais de oxalato de cálcio; Ascosporos largos, transversalmente septados a (sub) muriformes;

Discussão: Espécies de *Clathroporina* eram conhecidas pelo talo brilhante e peritécios cobertos pelo talo, além do protalo escuro brilhante em algumas espécies (Harris 1995). O gênero *Clathroporina* foi proposto em 1882 para abrigar táxons com ascosporos muriformes. Harris (1995) em um senso mais amplo incluiu no gênero espécies com ascosporos transversalmente septados e muriformes.

Figura 10. Gênero *Clathroporina*. **A.** *Clathroporina coralloidea*. **B.** *Clathroporina farinosa*. **C.** *Clathroporina nuculastrum*. **D.** *Clathroporina rhodostoma*.



Fonte: Sobreira (2019).

***Flabelloporina* Sobreira, M. Cáceres & Lücking**

Phytotaxa 358 (1): 067–075

MycoBank MB 826736

Fig. 11

Espécie tipo: *Flabelloporina squamulifera* (Breuss, Lücking & Navarro) Sobreira, M. Cáceres & Lücking [MycoBank MB 826749].

Diagnose: Este gênero é caracterizado pela presença de esquâmulas flabeliformes, peritécio preto, não coberto pelo talo e ascosporos transversalmente septados.

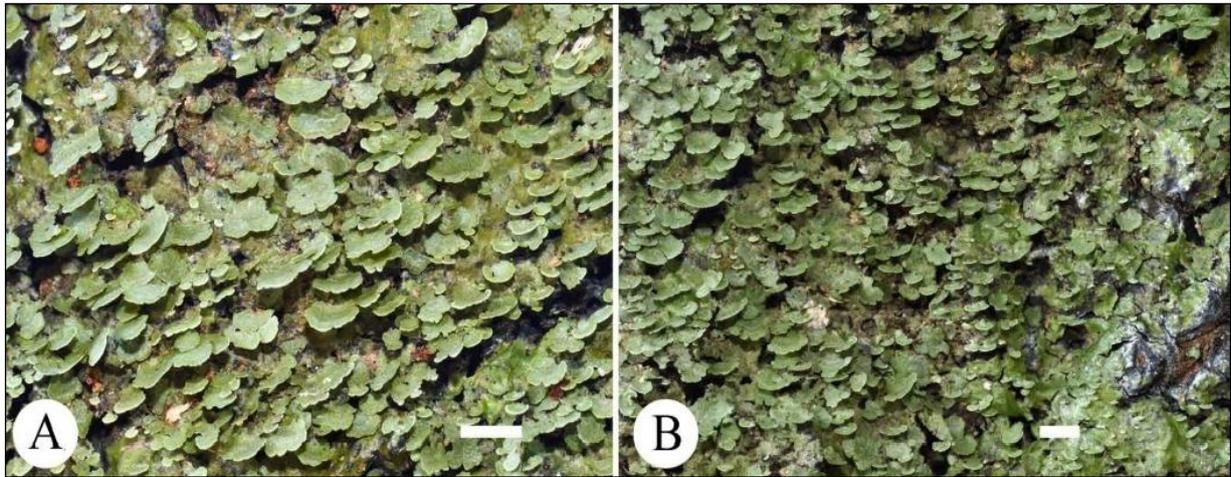
Etimologia: O nome do gênero refere-se à presença de numerosas esquâmulas flabeliformes.

Descrição do gênero: Talo corticícola, crostoso, com protalo escuro brilhante, coberto por numerosas esquâmulas semicirculares (flabeliformes); fotobionte *Trentepohlia*. Ascoma peritecial, mais ou menos exposto, hemisférico, negro. Hamatécio composto por paráfises não ramificadas e embebidas em uma matriz não gelatinosa. Ascus unitunicados. Ascosporos hialinos, transversalmente septados. Picnídios não observados. Química: coloração violeta na parede do peritécio após reação com hidróxido de potássio.

Discussão: *Flabelloporina* é caracterizado pelo talo esquamuloso, peritécio negro e não coberto pelo talo, ascosporos transversalmente septados e hialinos. O nome do gênero refere-se à morfologia do talo esquamuloso distintamente único na família devido à presença de muitos esquamulos flabeliformes na superfície do talo.

Espécies incluídas: *Flabelloporina squamulifera* (Breuss, Lücking & Navarro) Sobreira, M. Cáceres & Lücking MycoBank MB 826749]. Basiônimo: *Porina squamulifera* Breuss, Lücking & Navarro. *Herzogia* 26(2): 225 (2013).

Figura 11. Gênero *Flabelloporina*. **A** e **B**. *Flabelloporina squamulifera*.



Fonte: Sobreira (2018).

***Fuscophiale* Sobreira, M. Cáceres & Lücking gen. nov.**

Mycobank MB 000000

Fig. 12

Espécie tipo: *Fuscophiale fusca* (Lücking) Sobreira, M. Cáceres & Lücking, *comb. nov.*

Diagnose: Este gênero possui talo contínuo e laciniado, liso; com isídios marrom amarelado presente em algumas espécies, densos e espalhados; peritécio subgloboso, amarelo a marrom e marrom avermelhado; ascosporos pequenos.

Etimologia: O nome é derivado da combinação do epíteto da espécie tipo com o nome genérico *Phyllophiale*, outro gênero que produz isídios em forma de disco.

Descrição do gênero: Talo folícola, contínuo e laciniado, liso, marrom amarelado, ligeiramente brilhante, muitas vezes isidiado; Isídios marrom amarelados, espalhados a densos, quando os peritécios estão ausentes; Fotobionte com células angularmente redondas em placas irregulares; Peritécios sésseis, subglobosos, glabros, marrom a amarelo-marrom e marrom avermelhado, ligeiramente brilhante; Excípulo amarelo avermelhado; Involucrellum amarelo amarronzado; Ascosporos elipsoides, 3 septos, hialino; Picnídios não observado.

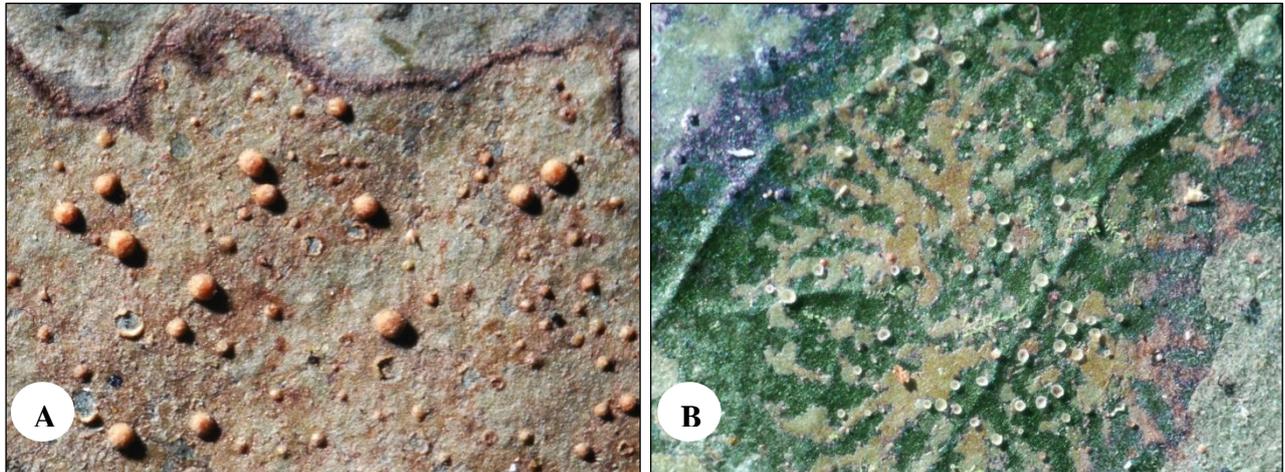
Discussão: A espécie *Fuscophiale fusca* foi previamente adicionada no gênero *Phyllophiale* é a única espécie deste grupo que possui isídio disciforme e é caracterizada pelo talo marrom laciniado, algas com células angulares e peritécio subgloboso de coloração marrom

(LÜCKING, 2008). A partir das análises moleculares, observamos a posição desta espécie em um clado separado, caracterizando este novo gênero.

Espécies incluídas:

Fuscophiale fusca (Lücking) Sobreira, M. Cáceres & Lücking, comb. nov. [MycoBank MB 00000]. Basiônimo: *Porina fusca* Lücking, Nova Hedwigia 52: 283. 1991.

Figura 12. Gênero *Fuscophiale*. **A e B.** *Fuscophiale fusca* comb. nov.



Fonte: Lücking (2008).

***Myeloconis* P.M. McCarthy & Elix**

MycoBank MB 27613

Fig. 13*Myeloconis* P.M. McCarthy & Elix, The Lichenologist 28 (5): 402 (1996)**Espécie tipo:** *Myeloconis fecunda* P.M. McCarthy & Elix, The Lichenologist 28 (5): 409 (1996).**Diagnose:** Talo crostoso, caracterizado pela presença de pigmentos amarelo ou laranja na medula. Ascoma peritecial, simples e imerso no talo. Ascosporos alongados e muriformes.**Discussão:** Este gênero foi estabelecido na família para acomodar espécies com pigmentação amarela a laranja presente na medula (Ernst-Russel *et al.*, 2000). As espécies se diferenciam com base nos ascosporos, tamanho do peritécio e presença e composição de metabólitos secundários (McCarthy & Elix 1996).**Figura 13.** Gênero *Myeloconis*. **A.** *Myeloconis erumpens*. **B.** *Myeloconis guyanensis*. **C.** *Myeloconis fecunda*.

Fonte: McCarthy & Elix (1996).

***Porina* Ach.**

MycoBank MB 4337

Fig. 14

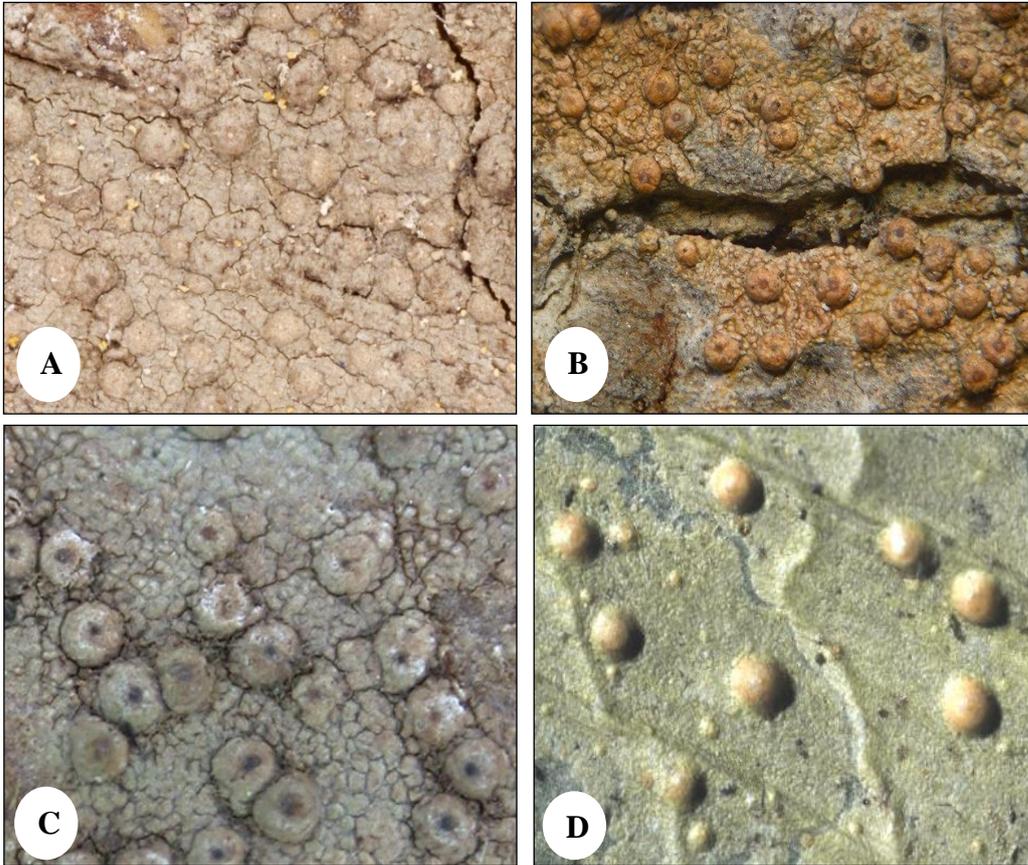
Porina Acharius, Kongl. Vetensk. Acad. Nya Handl. 30: 158. 1809 [nom. cons.].

Espécie tipo: *Porina nucula* Ach., Syn. meth. lich. (Lund): 112 (1814).

Diagnose: Talo contínuo, crostoso e foliícola, sem brilho, liso a pouco verrucoso, sem protalo; peritécio hemisférico, verruciforme a subgloboso; ascosporos transversalmente septados, fusiformes a oblongos;

Discussão: Este gênero é estabelecido para acomodar o clado *Porina nucula*. Muitos estudos foram realizados com este gênero a fim de propor uma classificação mais natural, porém, nenhuma classificação foi aceita definitivamente (SANTESSON, 1952; SWINSCOW, 1962; HAFFELNER & KALB, 1995; HARRIS, 1995; MCCARTHY, 1995; MCCARTHY & MALCOLM, 1997; LÜCKING, 1998; LÜCKING & VEZDA, 1998; LÜCKING, 1998). Neste trabalho, as análises moleculares evidenciam a separação deste gênero dos demais encontrados na família Porinaceae. As principais características são o talo pouco verrucoso, sem brilho e ascosporos transversalmente septados, fusiformes a oblongos. Neste gênero são incluídas espécies de *Porina cryptostoma* com ascosporos fusiformes (35-45 x 5-6 µm) e peritécios hemisféricos a verruciformes, espécies de *Porina heterospora* com ascosporos oblongos e peritécios subglobosos, espécies de *Porina nucula*, com ascosporos oblongos (35-65 x 10-18 µm) e peritécios subglobosos, e espécies de *Porina subepiphylla* com ascosporos fusiformes (30-45 x 4-6µm) e peritécios hemisféricos a verruciformes.

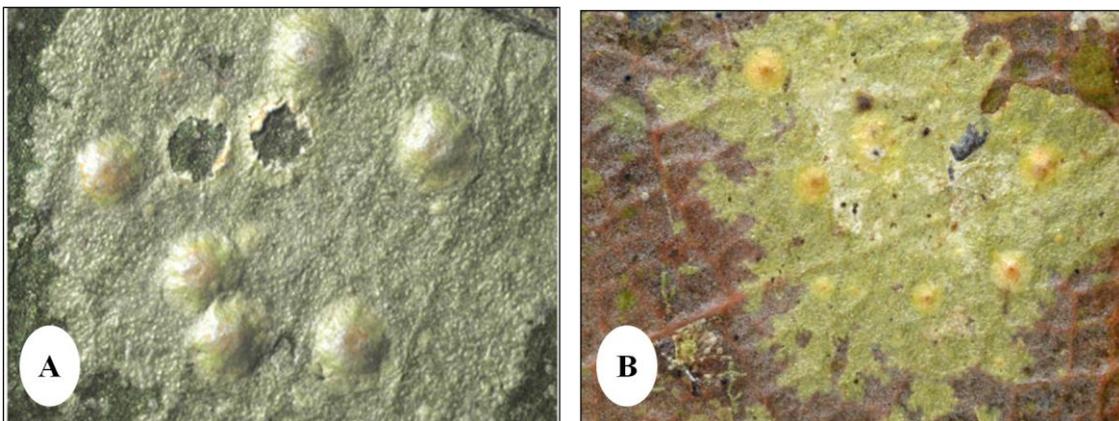
Figura 14. Gênero *Porina*. **A.** *Porina cryptostoma*. **B.** *Porina heterospora*. **C.** *Porina nucula*. **D.** *Porina subepiphylla*.



Fonte: Sobreira (2019); Jason Hollinger (2008); Aptroot (2008); Lücking (2008).

***Phyllophiale* R. Sant.**

MycoBank MB 9382

Fig. 15*Phyllophiale* Rolf Santesson, *Symb. Bot. Upsal.* 12 (nº1): 557 (1952).**Espécie tipo:** *Phyllophiale alba* R. Sant., *Symbolae Botanicae Upsalienses* 12 (1): 557 (1952). Sinônimo: *Porina alba* (R. Sant.) Lücking, *Biblioth. Lichenol.* 88: 412. 2004.**Diagnose:** Este gênero é caracterizado pela presença de isídios disciformes.**Discussão:** O gênero *Phyllophiale* foi proposto por Santesson (1952) e descrito novamente sob o nome *Stephosia* em 1967 (BATISTA & MAIA 1967). *Stephosia* foi reconhecido como sinônimo de *Phyllophiale* após estudos de revisão de exsicatas de líquens folícolos publicados por Batista e colaboradores entre 1960 e 1975 (LÜCKING et al., 1998). O gênero *Phyllophiale* diferencia-se dos demais da família Porinaceae pela presença de isídios disciformes. Alguns autores consideraram que a presença de isídios no talo, representava o estágio vegetativo de espécies do gênero *Porina* (LÜCKING, 1991, 1992; APTROOT & SIPMAN, 1993; HAFELLNER & KALB, 1995). Mais tarde, sugeriram a conservação de *Phyllophiale* como um táxon autônomo, até a confirmação a partir de estudos moleculares (LÜCKING & VEZDA 1998; LÜCKING & CÁCERES 1999).**Espécies incluídas:** *Phyllophiale alba* (R. Sant.) Lücking, *Bibliothca Lichenol.* 88: 412 (2004). Basiônimo: *Phyllophiale alba* R. Sant., *Symb. bot. upsal.* 12(no. 1): 557 (1952).**Figura 15.** Gênero *Phyllophiale*. **A e B.** *Phyllophiale alba*.

Fonte: Lücking (2008); Sobreira (2019).

Phylloporina* (Müll. Arg.) Müll. Arg.*MycoBank MB 4068****Fig. 16***Phylloporina* Müller Argoviensis, *Lich. Epiph. Novi*: 20 (1890).**Espécie tipo:** *Phylloporina epiphylla* (Fée) Müll. Arg., *Lichenes Epiphylli Novi*: 21 (1890).Basiônimo: *Porina epiphylla* Fée 1825.**Diagnose:** Talo ligeiramente brilhoso e pouco verrucoso, com cristais de oxalato de cálcio; Fotobionte com células retangulares dispostas radialmente; Peritécios com superfície lisa, forma lenticulada a hemisférica; Ascosporos estreitamente fusiformes.**Discussão:** *Phylloporina* caracterizou-se tradicionalmente por abrigar táxons folícolas que apresentavam como simbiote a alga do gênero *Phycopeltis*. Este critério foi aceito por muitos pesquisadores ao longo dos anos (MÜLLER ARGOVIENSIS, 1883B; ZAHLBRUCKNER, 1907, 1926; SANTESSON, 1952).**Espécies incluídas:***Phylloporina andreana* (Lücking & Vezda) Sobreira, M. Cáceres & Lücking, comb. nov. [MycoBank MB 00000]. Basiônimo: *Porina andreana* Lücking & Vězda, *Willdenowia* 28(1/2): 189 (1998).*Phylloporina albicera* (Kremp.) Müll. Arg., *Lichenes Epiphylli Novi*: 21 (1890). Basiônimo: *Porina albicera* (Kremp.) Overeem in *Bull. Jard. Bot. Buitenzorg*, ser. 3, 4: 112. 1922.*Phylloporina atriceps* (Vain.) Zahlbr., *Cat. Lich. Univers.* 8: 136 (1931) [1932]. Basiônimo: *Porina atriceps* (Vain.) Vain. in *Ann. Acad. Sci. Fenn.*, ser. A, 15: 364. 1921.*Phylloporina atropunctata* (Lücking & Vezda) Sobreira, M. Cáceres & Lücking, comb. nov. [MycoBank MB 00000]. Basiônimo: *Porina atropunctata* Lücking & Vězda, *Willdenowia* 28(1/2): 192 (1998).*Phylloporina conica* (R. Sant.) Szatala, *Annl. Mus. natn. Hung.*, n.s. 7: 22 (1956). Basiônimo: *Porina conica* R. Sant., *Symb. bot. upsal.* 12(no. 1): 232 (1952).*Phylloporina epiphylla* (Fée) Müll. Arg., *Lichenes Epiphylli Novi*: 21 (1890). Basiônimo: *Porina epiphylla* Fée, *Essai Crypt. Exot. (Paris)*: 76 (1825) [1824].*Phylloporina foliicola* (Vězda) Lücking & Vězda) Sobreira, M. Cáceres & Lücking, comb. nov. [MycoBank MB 00000]. Basiônimo: *Porina foliicola* (Vězda) Lücking & Vězda, *Willdenowia* 28(1/2): 204 (1998).*Phylloporina follmanniana* (U. Becker & Lücking) Sobreira, M. Cáceres & Lücking, comb. nov. [MycoBank MB 00000]. Basiônimo: *Porina follmanniana* U. Becker & Lücking,

Flechten Follmann, Contributions to Lichenology in Honour of Gerhard Follmann (Cologne): 168 (1995).

Phylloporina longispora (Vezda) Sobreira, M. Cáceres & Lücking, comb. nov. [MycoBank MB 00000]. Basiônimo: *Porina longispora* Vezda in Folia Geobot. Phytotax. 10: 394. 1975.

Phylloporina lucida (R. Sant.) Szatala, Annl. Mus. natn. Hung., n.s. 7: 22 (1956). Basiônimo: *Porina lucida* R. Sant. 1952.

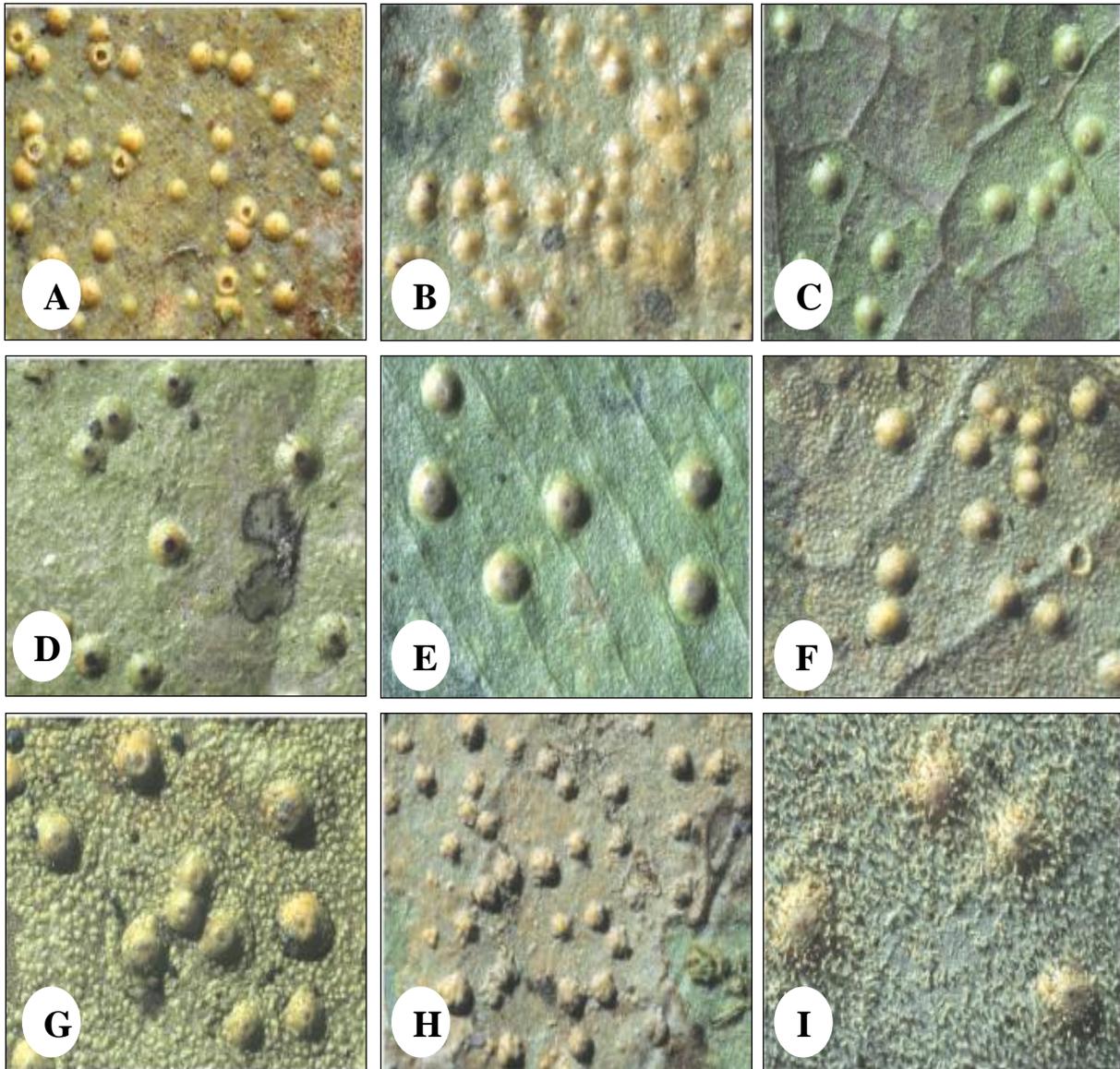
Phylloporina minutissima (Henssen, Lücking & Vězda) Sobreira, M. Cáceres & Lücking, comb. nov. [MycoBank MB 00000]. Basiônimo: *Porina minutissima* Henssen, Lücking & Vězda, in Lücking & Vězda, Willdenowia 28(1/2): 211 (1998).

Phylloporina similis (Kalb & Vězda) Sobreira, M. Cáceres & Lücking, comb. nov. [MycoBank MB 00000]. Basiônimo: *Porina similis* Kalb & Vězda, in Vězda & Kalb, Nova Hedwigia 53(1-2): 225 (1991).

Phylloporina verruculosa Müll. Arg., Denkschr. Kaiserl. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Kl. 81: 197 (1890).

Phylloporina virescens (Kremp.) Müll. Arg., Lichenes Epiphylli Novi: 21 (1890). Basiônimo: *Verrucaria virescens* Kremp. 1874.

Figura 16. Gênero *Phylloporina*. **A.** *Phylloporina albicera*. **B.** *Phylloporina andreana* comb. nov. **C.** *Phylloporina epiphylla*. **D.** *Phylloporina follmaniana* comb. nov. **E.** *Phylloporina lucida*. **F.** *Phylloporina mazosioides*. **G.** *Phylloporina rudiuscula*. **H.** *Phylloporina verruculosa*. **I.** *Phylloporina virescens*.



Fonte Lücking (2008).

***Phragmopeltheca* L. Xavier**

MycoBank MB 4032

Fig. 17

Phragmopeltheca Lauro Xavier [as ‘Phragmopeltheca’], Phragmopelthecaceae, uma nova família de microascolíquens, p. 45, 1974.

Espécie tipo: *Phragmopeltheca pulcherrima* L. Xavier, Phragmopelthecaceae uma nova família de Microascolíquens: 54 (1974).

Diagnose: Talo foliícola, contínuo ou disperso em manchas confluentes, ligeiramente brilhante; Fotobiontes dos gêneros *Phycopeltis* e *Trentepohlia*; Peritécios lenticulares a cônicos, vermelho cereja a vermelho escuro, brilhantes a ligeiramente translúcidos; Excípulo hialino a amarelo claro; Ascosporos transversalmente septados, 3 septos.

Discussão: O gênero *Phragmopeltheca* foi conhecido primeiramente por Augusto Chaves Batista ao analisar amostras de líquens foliícolas, porém, não foi publicado por esse mesmo autor. Após a sua morte, Lauro Xavier Filho estabeleceu a família Phragmopelthecaceae para abrigar especialmente esse gênero. Contudo, foi observado em um trabalho de revisão do herbário URM, que as exsiccatas as quais Xavier Filho se referia não pertenciam ao gênero *Phragmopeltheca*, todas elas continham espécies de *Porina*. *Phragmopeltheca* foi considerado por muitos anos sinônimo de *Porina* Müll. Arg. (LÜCKING et al., 1998). A partir das análises moleculares desse trabalho, consideramos o restabelecimento do gênero *Phragmopeltheca* para abrigar espécies com peritécio vermelho escuro a vermelho cereja.

Espécies incluídas:

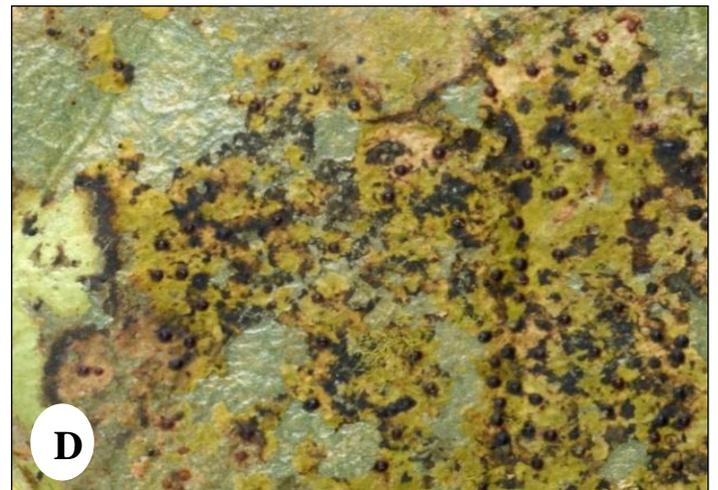
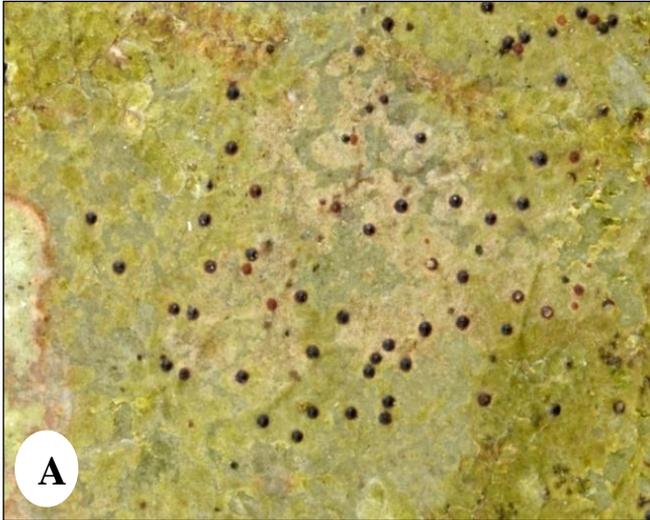
Phragmopeltheca leptospermoides (Müll. Arg.) Sobreira, M. Cáceres & Lücking comb. nov. [MycoBank MB 000000]. Basiônimo: *Porina leptospermoides* Müll. Arg., Flora, Regensburg 66(21): 333 (1883).

Phragmopeltheca limbulata (Kremp.) Sobreira, M. Cáceres & Lücking comb. nov. [MycoBank MB 000000]. Basiônimo: *Verrucaria limbulata* Kremp., Lich. Foliic. Leg. Beccari: 17 (1875).

Phragmopeltheca rufula (Kremp.) Sobreira, M. Cáceres & Lücking comb. nov. [MycoBank MB 000000]. Basiônimo: *Verrucaria rufula* Kremp., Lich. Foliic. Leg. Beccari: 20 (1874).

Phragmopeltheca rubentior (Stirt.) Sobreira, M. Cáceres & Lücking comb. nov. [MycoBank MB 000000]. Basiônimo: *Verrucaria rubentior* Stirt., Proc. Roy. Phil. Soc. Glasgow 11: 107. 1878.

Figura 17. Gênero *Phragmopelthea*. **A.** *Phragmopelthea leptospermoides* comb. nov. **B.** *Phragmopelthea limbulata* comb. nov. **C.** *Phragmopelthea rufula* comb. nov. **D.** *Phragmopelthea rubentior* comb. nov.



Fonte: Lücking (2008); Sobreira (2019).

***Pseudosagedia* (Müll. Arg.) M. Choisy**

MycoBank MB 4485

Fig. 18

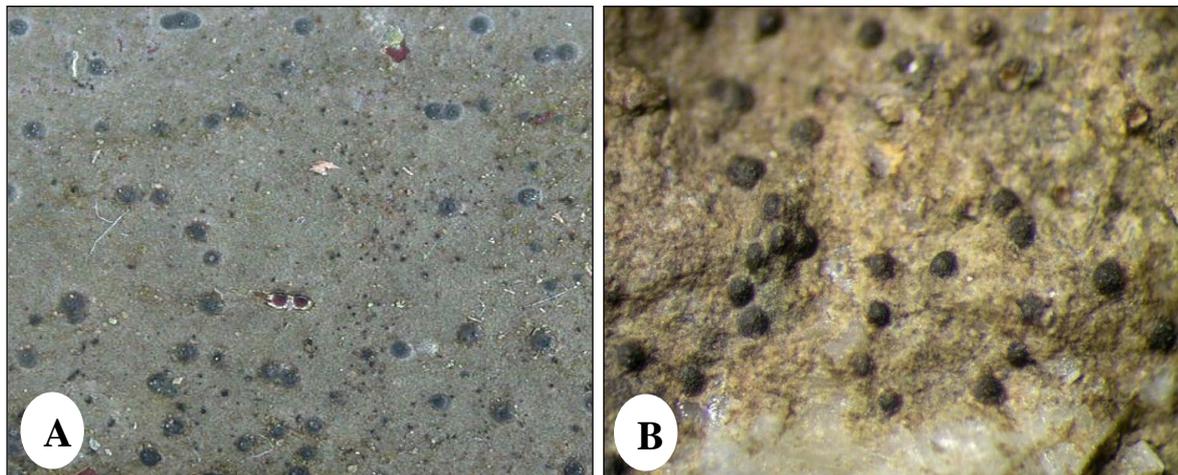
Pseudosagedia Müller Argoviensis, *Bull. Mens. Soc. Linn. Bot.* 18: 107. 1949.

Espécie tipo: *Pseudosagedia aenea* (Körb.) Hafellner & Kalb, *Bibliothca Lichenol.* 57: 172 (1995). Basiônimo: *Sagedia aenea* Körb. 1855.

Diagnose: Talo liso, contínuo, saxícola, protalo ausente; peritécio negro, hemisférico a subgloboso; ascosporos transversalmente septados, fusiformes a oblongos.

Discussão: Este gênero acomoda espécies com peritécios negros e ascosporos transversalmente septados com 3 septos. Hafellner & Kalb (1995) restabeleceu este gênero no grupo *Porina nitidula*, posicionada neste trabalho no gênero *Trichothelium*. As espécies em *Trichothelium* e *Pseudosagedia* compartilham a parede do peritécio com pigmento escuro, porém, são posicionados em clados separados e bem suportados.

Figura 18. Gênero *Pseudosagedia*. **A.** *Pseudosagedia aenea*. **B.** *Pseudosagedia chlorotica*.



Fonte: Aptroot (2008); Harrie Sipman (2008).

***Rivalia* Sobreira, Lücking, M. Cáceres gen. nov.**

Mycobank MB 000000

Fig.19

Espécie tipo: *Rivalia rivalis* (Orange) Sobreira, M. Cáceres & Lücking, *comb. nov.*

Diagnose: Talo saxícola, cresce em ambientes semi-aquáticos; ascósporos transversalmente septados, pequeno, 3 septos.

Etimologia: O nome genérico refere-se ao epíteto da espécie tipo.

Descrição do gênero: Talo saxícola, fino, contínuo, com poucas fissuras, laranja-marrom, verde-marrom. Protalo fino, marrom. Peritécio proeminente, marrom escuro a preto. Excípulo hialino ou amarelo. Involucrellum com pigmentos, amarelo ou laranja, mas cinza ou vermelho na superfície. Conídios asseptados.

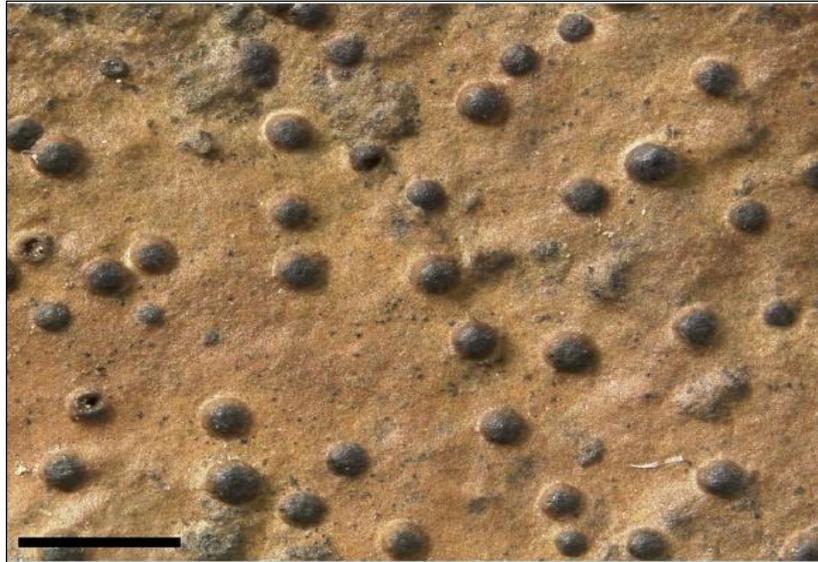
Discussão: As espécies deste gênero são encontradas frequentemente em rochas silicosas em ambientes semi-áquáticos. Em algumas espécies de *Rivalia rivalis* o peritécio é preto em cima e embaixo é da mesma cor do talo. Esta espécie é comumente confundida com outras espécies saxícolas que produzem ascósporos com 3 septos. Um exemplo é a espécie *Porina lectissima*, quando encontrada em ambientes expostos apresenta peritécios quase pretos quando secos. Contudo, a partir das análises moleculares foi observado que *R. rivalis* não está intimamente relacionada com outras espécies saxícolas que produzem ascósporos com 3 septos. Este caso foi observado também por Orange (2015).

Espécies incluídas:

Rivalia pacífica (Brodo) Sobreira, M. Cáceres & Lücking, *comb. nov.* [MycoBank MB 000000]. Basiônimo: *Porina pacífica* Brodo, *Bibliotheca Lichenologica*. 88: 44 (2004).

Rivalia rivalis (Orange) Sobreira, M. Cáceres & Lücking, *comb. nov.* [MycoBank MB 000000]. Basiônimo: *Porina rivalis* Orange, *Lichenologist* 47(6): 353 (2015).

Figura 19. Novo gênero *Rivalia*. *Rivalia rivalis* comb. nov.



Fonte: Alan Orange (2015).

***Saxiloba* Lücking, Moncada & Viñas (in prep.)**

Mycobank MB 000000

Fig. 20

Saxiloba Lücking, Moncada & Viñas

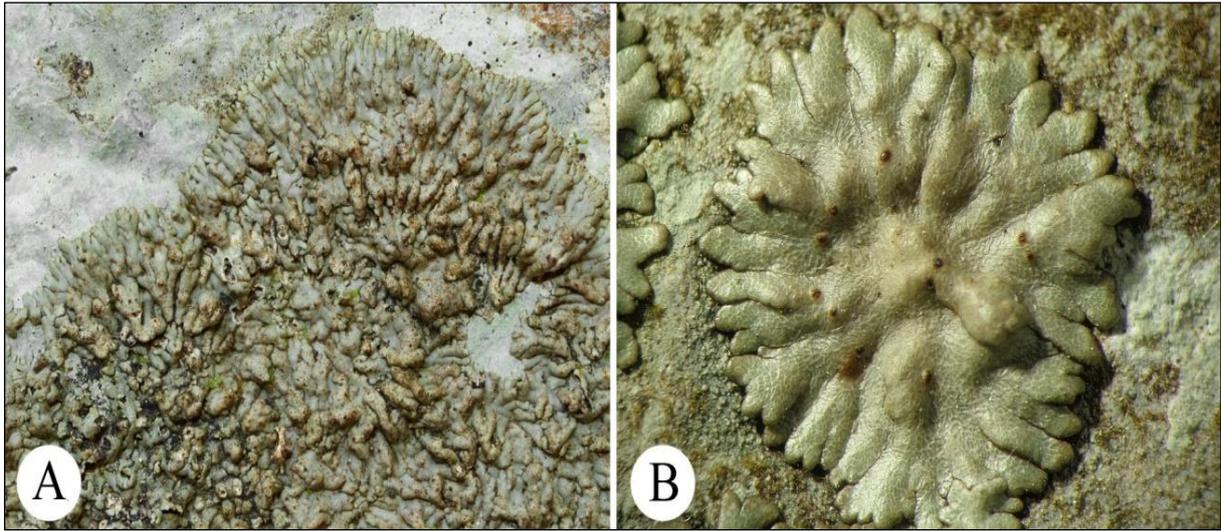
Espécie tipo: *Saxiloba firmula* (Nyl. ex Müller) Lücking, Moncada & Viñas.

Diagnose: O gênero é caracterizado pelo talo placodioide, com uma rede de linhas sinuosas e reticuladas na superfície, peritécio avermelhado não coberto pelo talo, e ascosporos pequenos, transversalmente septados, crescendo em rochas.

Discussão: Este gênero foi descrito com duas espécies, *Saxiloba firmula* e *S. hawaiiensis*. O gênero é caracterizado pela formação de um talo placodioide em lobulos distintos, crescendo em rochas sombreadas. A partir das análises moleculares deste trabalho, foi possível a colocação de *Saxiloba firmula* próxima aos gêneros que apresentam peritécio vermelho, *Phragmopelthea* e *Segestria*.

Espécies incluídas: *Saxiloba firmula* (Nyl. ex Müll. Arg.) Lücking, Moncada & Viñas.

Figura 20. Gênero *Saxiloba*. **A e B.** *Saxiloba firmula*.



Fonte: Lücking, Moncada & Viñas - in prep.

***Segestria* Fr**

MycoBank MB 4994

Fig. 21

Segestria Fries, Systema Orbis Vegetabilis: 263. 1825.

Espécie tipo: *Segestria lectissima* Fr., Syst. Orb. Veg. (Lundae) 1: 287 (1825).

Diagnose: Talo contínuo, liso; peritécio vermelho, exposto, sem setas; ascosporos transversalmente septados e pequenos;

Discussão: Este gênero está posicionado no primeiro maior clado, caracterizado pela presença de peritécios vermelhos. *Segestria* foi restabelecido para acomodar a espécie saxícola *S. lectissima* que apresenta peritécio exposto vermelho, pequeno, sem cristais de oxalato de cálcio e ascosporos pequenos, 3 septos (HARRIS, 1995). Essas características são típicas do grupo *Porina rufula* (SANTESSON, 1952; LÜCKING, 2004) posicionado neste trabalho no gênero *Phragmopelthea*.

Figura 21. Gênero *Segestria*. *Segestria lectissima* .



Fonte: Jacques Haine (2008).

***Trichothelium* Müll. Arg.**

Mycobank MB 5592

Fig. 22

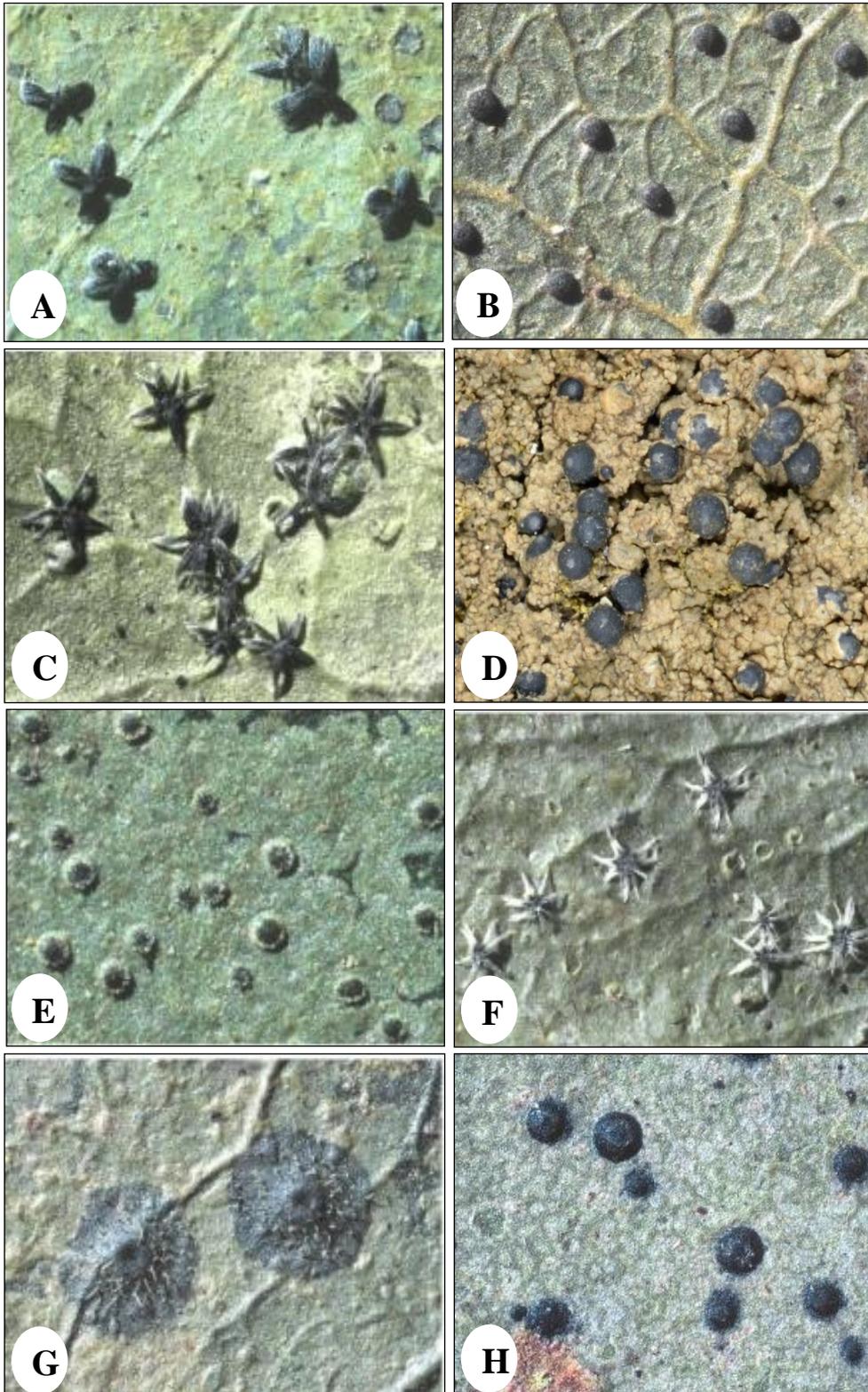
Trichothelium Müll. Arg., Botanische Jahrbücher für Systematik Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 6: 418 (1885).

Espécie tipo: *Trichothelium epiphyllum* Müll. Arg. 1885

Diagnose: Talo contínuo, liso ou com pouca irregularidade na superfície; peritécio negro a marrom, hemisférico a subgloboso, com setas em algumas espécies; ascósporos multiseptados, transversalmente septados a (sub)muriformes.

Discussão: A partir das análises filogenéticas, o gênero *Trichothelium* acomoda espécies com peritécio negro a marrom, peritécio setoso ou não setoso e ascósporos transversalmente septados a (sub) muriformes. Baloch & Grube (2006) ao analisarem a evolução e relações filogenéticas de espécies foliícolas em Porinaceae, verificaram que o gênero *Trichothelium* forma um clado bem suportado com *Porina repanda* = *Trichothelium repanda*, que não apresenta setas ao redor do peritécio, mas compartilham a formação de ascósporos multiseptados transversalmente. Neste trabalho, as análises moleculares mostram a afinidade desses táxons, mostrando que o gênero *Trichothelium* abriga espécies com peritécios setosos ou não.

Figura 22. Gênero *Trichothelium*. **A.** *Trichothelium annulatum*. **B.** *Trichothelium atrocoerulea*. **C.** *Trichothelium epiphyllum*. **D.** *Trichothelium murisidiata* sp. new. **E.** *Trichothelium nitidula*. **F.** *Trichothelium pallidesetum*. **G.** *Trichothelium repanda*. **H.** *Trichothelium subnitidula*



Fonte: Lücking (2008); Sobreira (2019).

6 CONCLUSÕES

- A combinação de dados morfológicos e moleculares é fundamental para delimitação de espécies de Porinaceae, tanto descritas, como novas para ciência.
- No presente estudo, três gêneros foram restabelecidos, quatro novos gêneros foram conhecidos e quinze novas combinações foram introduzidas para os gêneros restabelecidos.
- As sequências da região mtSSU são úteis para delimitação de espécies, reconhecendo a variação morfológica de Porinaceae, no entanto, para o clado *Porina mastoidea* e *P. tetracerae*, essa região isolada apresentou resolução limitada.
- O marcador mtSSU fornece um bom nível de resolução e suporte para família.
- Os resultados permitem a delimitação dos gêneros e espécies da família Porinaceae.
- *Trichothelium* abriga espécies com peritécio setoso e não setoso.
- A separação dos clados acompanha, de certo modo, a variação morfológica: um clado maior contém linhagens com peritécios expostos negros ou vermelhos e o outro contém linhagens com peritécios cobertos pelo talo e peritécios expostos negros.
- As linhagens com peritécios negros não estão relacionadas entre si e sua monofilia pode ser rejeitada.
- Este trabalho contribui para a classificação filogenética da família Porinaceae, apontando oportunidades para futuras pesquisas, incluindo o aumento da amostragem de táxons, o uso de marcadores adicionais e estudos sobre a riqueza de espécies.

REFERÊNCIAS

- ACHARIUS, E. Förteckning pa de i Sverige växande arter af Lafvarnas Familj. **Kongl. Vet. Akad. Nya Handl.** 1808-11. Stockholm 1808-11. 1809.
- AHMADJIAN, V. 1993. **The Lichen Symbiosis.** John Wiley & Sons, New York. 250 p.
- ALEXOPOULOS, C.J; MIMS, C.W; BLACKWELL, M. **Introductory Mycology.** 4th ed. New York, John Wiley and Sons. 1996.
- ANDRADE, D.S. Efeitos de borda sobre assembleias de liquens corticícolas crostosos em área de Mata Atlântica, no nordeste do Brasil. Dissertação. 103 p. 2015.
- APTROOT, A. 2012. A world key to the species of *Anthracotheicum* and *Pyrenula*. **Lichenologist**, v. 44, p. 5–53, 2012.
- APTROOT, A; SIPMAN, H.J.M. Trichotheliaceae (Liquens). **Flora of the Guianas.** Serie E: Fungi and Lichens. Fascicle 2. 1993.
- BALOCH, E; GRUBE, M. Evolution and phylogenetic relationships within Porinaceae (Ostropomycetidae), focusing on foliicolous species. **Mycological Research**, v. 110, p. 125 – 136, 2006.
- BALOCH, E; LÜCKING, R; LUMBSCH, H.T; WEDIN, M. Major clades and phylogenetic relationships between lichenized and non-lichenized lineages in Ostropales (Ascomycota: Lecanoromycetes). **Taxon**, v. 59, p. 1483–1494, 2010.
- BHATTACHARYA, D; LUTZON, F; REEB, V; SIMON, D; NASON, J; FERNANDEZ, F. Widespread occurrence of spliceosomal introns in the rDNA genes of ascomycetes. **Molecular Biology and Evolution**, v. 17, p. 1971–1984, 2000.
- BLACKWELL, M; SPATAFORA, J.W. Fungi and their allies. In: Mueller, G.M., Bills, G.F., Foster, M.S. (Eds.). **Biodiversity of fungi: inventory and monitoring methods.** New York, Elsevier, pp. 7-21, 2004.
- BLASCO, M; DOMENÕ, C; NERIN, C. Lichens biomonitoring as feasible methodology to assess air pollution in natural ecosystems: Combined study of quantitative PAHs analyses and lichen biodiversity in the Pyrenees Mountains. **Analytical and Bioanalytical Chemistry**, v. 391, p. 759-771, 2008.
- BREUSS, O., LÜCKING, R. Three new lichen species from Nicaragua, with keys to the known species of *Eugeniella* and *Malmidea*. **Lichenologist**, v. 47, p. 9–20, 2015.
- CÁCERES, M.E.S. Corticolous crustose and microfoliose lichens of northeastern Brazil. **Libri Botanici**, v. 22, p. 1–168, 2007.

CÁCERES, M.E.S; LÜCKING, R. Three new species and one new combination of foliicolous lichens and lichenicolous fungi from the Atlantic Rainforest in Pernambuco state, Brazil. **Nova Hedwigia**, v. 70(1-2), p. 217-226, 2000.

CÁCERES, M.E.S; SANTOS, M.W.O; MENDONÇA, C.O; MOTA, D.A; APTROOT, A. New lichen species of the genera *Porina* and *Byssoloma* from an urban Atlantic rainforest patch in Sergipe, NE Brazil. **The Lichenologist**, v. 45(3), p. 379–382, 2013.

CÁCERES, M.E.S; APTROOT, A. First inventory of lichens from the Brazilian Amazon in Amapá State. **The Bryologist**, v. 119(3), p. 250–265, 2016.

CARNEIRO, L.S. Prof. Augusto Chaves Batista (1916–1967). **Mycopathologia**, v. 36, p. 365-366, 1968.

CONTI, M.E; CECCHETTI, G. Biological monitoring: lichens as bioindicators of air pollution assessment – a review. **Environmental Pollution**, v. 114, p. 471-492, 2001.

CONSERVATION INTERNATIONAL, FUNDAÇÃO BIODIVERSITAS, SOCIEDADE NORDESTINA DE ECOLOGIA, MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE, DOS RECURSOS HÍDRICOS E DA AMAZÔNIA LEGAL. Mapa síntese das prioridades para conservação da biodiversidade da Mata Atlântica do Nordeste. In: Áreas Prioritárias para Conservação da Biodiversidade da Mata Atlântica do Nordeste, Itamaracá, 06-10 de dezembro de 1993.

CRITTENDEN, P. D. The effect of oxygen deprivation on inorganic nitrogen uptake in an Antarctic macrolichen. **Lichenologist**, v. 28(4), p. 347-354, 1996.

DA SILVA, M; MINTER, D. W. **Fungi from Brazil**. Recorded by Batista and Co-workers. CAB International, Wallingford. 1-585, 1995.

DE BARY, A. Morphology und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten. Mit 101 Holzschnitten und 1 Kupfertafel. In: 1: *Hofmeisters Handbuch d. physiolog. Botanik*. II. W. Engelmann, Leipzig. 1866.

FEUERER, T; D.L. HAWKSWORTH. Biodiversity of lichens, including a world-wide analysis of checklist data based on Takhtajan's floristic regions. **Biodiversity and Conservation**, v. 16, p. 85–98, 2007.

FRIEDL, T. Comparative ultrastructure of pyrenoids in *Trebouxia* (Microthamniales, Chlorophyta). **Plant. Systematics and Evolution**. v. 164, p. 145-159, 1989.

FRISCH, A; KALB, K; GRUBE, M. Contributions towards a new systematics of the lichen family *Thelotrema*aceae. **Bibliotheca Lichenologica** v. 92, p. 1–556, 2006.

FRYDAY, A.M. **Lichens of the Southern Subpolar Region**. Michigan State University, East Lansing. 2009.

GALLOWAY, D.J. **Flora of New Zealand Lichens**. Wellington: P. D. Hasselberg, New Zealand Government Printer. 1985.

GIORDANI, P. Is the diversity of epiphytic lichens a reliable indicator of air pollution? A case study from Italy. **Environmental Pollution**, v. 146, p. 317-323, 2007.

GRUBE, M; BALOCH, E; LUMBSCH H.T. The phylogeny of Porinaceae (Ostropomycetidae) suggests a neotenic origin of perithecia in Lecanoromycetes. **Mycological Research**, v. 108, p. 1111–1118, 2004.

GREUTER, W. (ED.). **International Code of Botanical Nomenclature**. Königstein: Koeltz. 1988.

HAFELLNER, J; K. KALB. Studies in Trichotheliales ordo novus. **Bibliotheca Lichenologica**, v. 57, p. 161–186, 1995.

HALL, T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. **Nucleic Acids. Symposium. Series**. v. 41, p. 95-98, 1999.

HARRIS, R.C. **More Florida lichens**. R. C. Harris, Bronx, NY. 1995.

HARRIS, R.C. Some name changes in *Porina* s. lat. **Opuscula Philolichenum**, v. 2, p. 15–16, 2005.

HAWKSWORTH, D.L. Effects of algae and lichen-forming fungi on tropical crops. In **Perspectives of Mycopathology** (V. P. Agnihotry, K. A. Sarbhoy & D. Kumar, eds): 76–83. New Delhi: Malhotra Publishing House. 1988.

HAWKSWORTH, D.L; KIRK, P.M; SUTTON, B.C; PEGLER, D.N. Ainsworth and Bisby's. **Dictionary of the Fungi**. 8th ed. CAB International, Wallingford, 616 pp. 1995.

HAWKSWORTH, D.L; ITURRIAGA, T; CRESPO, A. Liqueues como bioindicadores inmediatos de contaminación y cambios medio-ambientales em los trópicos. **Revista Iberoamericana de Micología**, v. 22 (2), p. 71-82, 2005.

HEINRICH, J; KREIER, H.P; FELDBERG, K; SCHMIDT, A.R; ZHU, R.L; SHAW, B; SHAW, A.J; WISSEMANN, V. Formalizing morphologically cryptic biological entities: new insights from DNA taxonomy, hybridization, and biogeography in the leafy liverwort *Porella platyphylla* (Jungermanniopsida, Porellales). **American Journal of Botany**, v. 98(8), p. 1252–1262, 2011.

HENSSEN, A; JAHNS, H.M. Lichenes: Eine Einführung in die Flechtenkunde. Georg Thieme Verlag, Stuttgart. 1973.

HIBBETT, D.S; BINDER, M; BISCHOFF, J.F; BLACKWELL, M; CANNON, P.F; ERIKSSON, O.E; HUHDORF, S; JAMES, T; KIRK, P.M; LÜCKING, R; LUMBSCH, H.T; LUTZONI, F; MATHENY, P.B; MCLAUGHLIN, D.J; POWELL, M.J; REDHEAD, S; SCHOCH, C.L; SPATAFORA, J.W; STALPERS, J.A; VILGALYS, R; AIME, M.C;

APTROOT, A; BAUER, R; BEGEROW, D; BENY, G.L; CASTLEBURY, L.A; CROUS, P.W; DAI, Y.C; GAMS, W; GEISER, D.M; GRIFFITH, G.W; GUEIDAN, C; HAWKSWORTH, D.L; HESTMARK, G; HOSAKA, K; HUMBER, R.A; HYDE, K.D; IRONSIDE, J.E; KÖLJALG, U; KURTZMAN, C.P; LARSSON, K.H; LICHTWARDT, R; LONGCORE, J; MIADLIKOWSKA, J; MILLER, A; MONCALVO, J.M; MOZLEY-STANDRIDGE, S; OBERWINKLER, F; PARMASTO, E; REEB, V; ROGERS, J.D; ROUX, C; RYVARDEN, L; SAMPAIO, J.P; SCHÜBLER, A; SUGIYAMA, J; THORN, R.G; TIBELL, L; UNTEREINER, W.A; WALKER, C; WANG, Z; WEIR, A; WEISS, M; WHITE, M.M; WINKA, K; YAO, Y.J; ZHANG, N. A higher-level classification of the fungi. **Mycological Research**, v. 111, p. 509–547, 2007.

HOPKINS, M.J.G. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil. **Rodriguésia**, v. 56 (86), p. 9-25, 2005.

ICMBIO. Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. Plano de manejo. Floresta Nacional do Amapá. Volume I. Diagnóstico, 2014.

ICMBIO. Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. Plano de manejo da Floresta Nacional Restinga de Cabedelo, 2016.

JAKLITSCH, W.M; BARAL, H.O; LÜCKING, R; LUMBSCH, H.T. **Ascomycota**. In: Frey, W. (ed.) Syllabus of Plant Families –Adolf Engler’s Syllabus der Pflanzenfamilien. Borntraeger, Stuttgart, 288 p, 2016.

KÄFFER, M.I. Biomonitoramento da qualidade do ar com uso de líquens na cidade de Porto Alegre, RS. Porto Alegre. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. **Tese**. 220p, 2011.

KAPPEN, L. Ecophysiological relationships in diferent climatic regions. In **CRC Handbook of Lichenology II** (M. Galun, ed.): 37–100. Boca Raton: CRC Press, 1988.

KATOH, K; STANDLEY, D.M. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. **Molecular Biology and Evolution**, v. 30, p. 772–780, 2013.

KAUFF, F; LUTZONI, F. Phylogeny of the Gyalectales and Ostropales (Ascomycota: Fungi): among and within order relationships based on nuclear ribosomal RNA small and large subunits. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 25, p. 138–156, 2002.

KIRK, P.M; CANNON, P.F; DAVID, J.C; STALPERS, J.A. (EDS.). Ainsworth & Bisby's. **Dictionary of the Fungi**. 9th edition. CAB International, Wallingford, Oxon, 2001.

KIRK, P.M; CANNON, P.F; MINTER, D.W; STALPERS, J.A. (EDS.). **Dictionary of the Fungi**. 10th edition. Wallingford, CAB International, 2008.

KOCH, N.M. Dinâmica da sucessão líquênica: padrões estruturais e funcionais como indicadores de regeneração florestal. **Dissertação**, 86 p, 2012.

LANGE, O. L; SCHULZE, E. D; KAPPEN, L; BUSCHBOM, U; EVENARI, M. Adaptations of desert lichens to drought and extreme temperatures. In Hadley NF, ed. **Environmental Physiology of Desert Organisms**. Stroudsburg (PA): Dowden, Hutchinson and Ross, p. 20-37, 1975.

LAWREY, J.D; LÜCKING, R; SIPMAN, H.J.M; CHAVES, J.L; REDHEAD, S.A; BUNGARTZ, F; SIKAROODI, M; GILLEVET, P.M High concentration of basidiolichens in a single family of agaricoid mushrooms (Basidiomycota: Agaricales: Hygrophoraceae). **Mycological Research**, v. 113, p. 1154–1171, 2009.

LEONARDO, L; MAZZILLI, B.P; DAMATTO, S.R; SAIKI, M; OLIVEIRA, S.M.B. Assessment of atmospheric pollution in the vicinity of a tin and lead industry using lichen species *Canoparmelia texana*. **Journal of Environmental Radioactivity**, v. 30, p. 1-5, 2010.

LÜCKING, R. Neue Arten foliikoler Flechten aus Costa Rica, Zentralamerika. **Nova Hedwigia**, v. 52, p. 267–304, 1991.

LÜCKING, R. Foliicolous lichens – A contribution to the knowledge of the lichen flora of Costa Rica, Central America. **Nova Hedwigia**, v. 104, p. 1–179, 1992.

LÜCKING, R. ‘Plasticolous’ lichens in a tropical rain forest at la selva Biological Station, Costa Rica. **Lichenologist**, v. 30(3), p. 287-301, 1998a.

LÜCKING, R. Additions and corrections to the knowledge of the foliicolous lichen flora of Costa Rica, Central America. The genus *Trichothelium* (lichenized Ascomycetes: Trichotheliaceae). **Nova Hedwigia**, v. 66, p. 375–417, 1998b.

LÜCKING, R. A revised key to foliicolous Porinaceae (Ascomycota: Trichotheliales). **Bibliotheca Lichenologica**, v. 88, p. 409–426, 2004.

LÜCKING, R. Foliicolous lichenized fungi. **Flora Neotropica Monograph**, v. 103, p. 1–867, 2008.

LÜCKING, R; CÁCERES, M.E.S. New species or interesting records of foliicolous lichens. IV. *Porina pseudoapplanata* (lichenized Ascomycetes: Trichotheliaceae), a remarkable new species with Phyllophiale-type isidia. **Lichenologist**, v. 31(4), p. 349-358, 1999.

LÜCKING, R; CÁCERES, M.E.S. Corticolous species of *Trichothelium*. **Mycological Research**, v. 108(5), p. 571–575, 2004.

LÜCKING, R; FERRARO, L.I. New species or interesting records of foliicolous lichens. I. *Trichothelium argenteum* (Lichenized Ascomycetes: Trichotheliaceae). **The Lichenologist**, v. 29(3), p. 217-220, 1997.

LÜCKING, R; MATZER, M. Ergänzungen und Verbesserungen zur Kenntnis der foliikolen Flechtenflora Costa Rica. Die Familie Opegraphaceae (einschlie; szlich der Gattung *Mazosia*). **Nova Hedwigia**, v. 63, p. 109–144, 1996.

LÜCKING, R; SÉRUSIAUX, E; MAIA, L.C; PEREIRA, E.C.G. A revision of the names of foliicolous lichenized fungi published by Batista and co-workers between 1960 and 1975. **Lichenologist**, v. 30, p. 121–191, 1998.

LÜCKING, R; VEZDA, A. Taxonomic studies in foliicolous species of the genus *Porina* (lichenized *Ascomycotina*: *Trichotheliaceae*) II. The *Porina epiphylla* group. **Willdenowia**, v. 28(1/2), p. 181-225, 1998.

LÜCKING, R; CÁCERES, M.E.S; MAIA, L.C. Revisão nomenclatural e taxonômica de líquens foliícolas e respectivos fungos liquenícolas registrados para o Estado de Pernambuco, Brasil, por Batista e colaboradores [Taxonomic revision of foliicolous lichens and their lichenicolous fungi as registered for Pernambuco State, Brazil , by Batista and co-workers]. **Acta Botanica Brasilica**, v. 13(2), p. 115-128, 1999a.

LÜCKING, R; CÁCERES, M.E.S; MAIA, L.C. **Catálogo e revisão taxonômica de fungos liquenizados foliícolas, registrados para o estado de Pernambuco (Brasil), por Batista e colaboradores.** Departamento de Micologia, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brazil, 1999b.

LÜCKING, R; RIVAS-PLATA, E; CHAVEZ, J.L; UMAÑA, L; SIPMAN, H.J.M. Howmany tropical lichens are there...really? **Bibliotheca Lichenologica**, v. 100, p. 399–418, 2009.

LÜCKING, R; BREUSS, O; NELSEN, M.P; NAVARRO, E; APTROOT, A; CHAVES, J.L; TREST, M; WILL-WOLF, S. *Porina squamulifera* (lichenized *Ascomycota*: *Porinaceae*), a new species from tropical rainforest in Costa Rica with unique thallus morphology. **Herzogia**, v. 26 (2), p. 223 –230, 2013.

LÜCKING, R; HODKINSON, B.P; LEAVIT, S.D. The 2016 classification of lichenized fungi in the *Ascomycota* and *Basidiomycota* – Approaching one thousand genera. **The Bryologist**, v. 119(4), p. 361–416, 2017a.

LÜCKING, R; HODKINSON, B.P; LEAVIT, S.D. Corrections and amendments to the 2016 classification of lichenized fungi in the *Ascomycota* and *Basidiomycota*. **The Bryologist**, v. 120(1), p. 58–69, 2017b.

LUMBSCH, H.T; SCHMITT, I. Molecular data suggest that the lichen genus *Pertusaria* is not monophyletic. **The Lichenologist**, v. 33(2), p.161-170, 2001.

LOPPI, S; IVANOV, R; BOCCARDI, R. Biodiversity of epiphytic lichens and air pollution in the town of Siena (Central Italy). **Environmental Pollution**, v. 166, p. 123-128, 2002.

MALME, G.O. *Porinae et Phylloporinae in Itinere Regnelliano primo asservati.* Arkiv for Botanik. Band, 23A. n°1, 1929.

MASSALONGO, A.B. **Richerche sull'autonomia dei Licheni Crostosi.** Verona, 1852

MARCELLI, M.P; AHTI, T. **Recollecting Edvard August Vainio**. Companhia de Tecnologia de Saneamento Ambiental - Estado de São Paulo, São Paulo, Brazil, p. 1-188, 1998.

MARCELLI, M.P. Fungos Liquenizados. In: Xavier Filho, L., Legaz, M.E.; Cordoba, C.V., Pereira, E. C. (Eds.). **Biologia de Liquens**. Rio de Janeiro: Âmbito cultural Edições Ltda, p. 23-74, 2006.

MARTINS, M.C.B., LIMA, M.J.G., SANTIAGO TEJERO, R., BURIL M.L.L., PEREIRA, E.C., LEGAZ, M.E., VICENTE, C., SILVA, N.H. 2017. New biotechnological methods for producing therapeutic compounds (usnic, stictic and norstictic acids) by cell immobilization of the lichen *Cladonia substellata* Vainio. *Biotechnology: an Indian journal*, v. 13, p. 133-145.

MCCARTHY, P.M. A reappraisal of *Clathroporina* Müll. Arg. (Trichotheliaceae). **Lichenologist**, v. 27, p. 321–350, 1995.

MCCARTHY, P.M. Proposal to amend the entry for the name Porina, nom. cons. (lichen-forming fungi) by changing the date and place of publication, while conserving the listed type. **Taxon**, v. 45, p. 533–534, 1996.

MCCARTHY, P.M. *Myeloconaceae*. In 'Flora of Australia'.(CSIRO Publishing and Australian Biological Resources Study: Melbourne). vol. 58A: 104–105, 2001a,

MCCARTHY, P.M. Catalogue of the lichen family Porinaceae. **Bibliotheca Lichenologica**, v. 87, p. 1–164, 2003.

MCCARTHY, P.M; ELIX, J.A. *Myeloconis*, a new genus of pyrenocarpous lichens from the tropics. **Lichenologist**, v. 28, p. 401–414, 1996.

MCCARTHY, P.M; MALCOLM, W.M. The genera of *Trichotheliaceae*. **Lichenologist**, v. 29: p. 1–8, 1997.

MCCARTHY, P.M; FRYDAY, A.M. A new species of Porina (Ostropales; Porinaceae) from the Falkland Islands. **Opuscula Philolichenum**, v.7, p. 187-190, 2009.

MÜLLER ARGOVIENSIS, J. Lichenologische Beiträge, XVI. **Flora**. Jena, v. 65, p. 483–490, 1882.

MÜLLER ARGOVIENSIS, J. Lichenologische Beiträge XVIII. **Flora**, v. 66, p. 243–249, 1883a.

MÜLLER ARGOVIENSIS, J. Lichenologische Beiträge XVIII. **Flora**, v. 66, p. 327-344, 1883b.

MÜLLER ARGOVIENSIS, J. Pyrenocarpeae Cubenses a cl. C. Wright lectae. - **Englers Botanische Jahrbücher\Engler Bot. Jahrb**, v. 6, p. 375-421, 1885.

MÜLLER ARGOVIENSIS, J. Lichenes epiphylli novi. **Genève**. p. 20-22, 1890.

MÜLLER ARGOVIENSIS, J. Lichenes epiphylli Spruceani, a cl. Spruce in regione Rio Negro lecti, additis aliis a cl. Trail in regione superiore Amazonum lectis, ex hb. Kewensi recenter missi. **Jour. Linn. Soc., Bot**, v. 29, p. 322-333, 1892a.

MÜLLER ARGOVIENSIS, J. Lichenes exotici. **Hedwigia**, p. 276-288, 1892b.

MÜLLER ARGOVIENSIS, J. Lichenes exotici II. **Hedwigia**, v. 32, p. 120-136, 1893.

MOURA, J.B; VARGAS, A.C; GOUVEIA, G.V; GOUVEIA, J.J.S; RAMOS-JUNIOR, J.C; BOTTON, S.A; PEREIRA, E.C; COSTA, M.M. In vitro antimicrobial activity of the organic extract of *Cladonia substellata* Vainio and usnic acid against *Staphylococcus* spp. obtained from cats and dogs. **Pesquisa Veterinária Brasileira (Online)**, v. 37, p. 368-378, 2017.

NASH, T.H. III. **Lichen Biology**. Cambridge: Cambridge University Press, p. 303, 2008.

NELSEN, M.P; PLATA, E.R; ANDREW, C.J; LÜCKING, R; LUMBSCH, H.T. Phylogenetic diversity of trentepohlialean algae associated with lichen-forming fungi. **Journal of Phycology**, v. 47(2), p. 282-290, 2011.

NELSEN, M.P; LÜCKING, R; ANDREW, C.J; APTROOT, A; CÁCERES, M.E.S; MERCADO-DÍAZ, J.A; RIVAS PLATA, E; LUMBSCH, H.T. Molecular phylogeny reveals the true colours of Myeloconidaceae (Ascomycota: Ostropales). **Australian Systematic Botany**, v. 27, p. 38-47, 2014.

NYLANDER, W. Circa *Pyrenocarpeos* in Cuba lectos a cl. C. Wright. – **Flora (Regensburg)**, v. 59, p. 364-365, 1876.

OBERWINKLER, F. **Basidiolichens**. In: B. Hock (ed.), *Fungal Associations. The Mycota*, 2nd Edition, Vol. IX, Springer, Berlin, Heidelberg, p. 341-362, 2012.

PEČNIKAR, F.Z; BUZAN, E.V. 20 years since the introduction of DNA barcoding: from theory to application. **Journal of Applied Genetics**, v. 55, p. 43-52, 2014.

PERRY, N.B; BENN, M.H; BRENNAN, N.J; BURGESS, E.J; ELLISS, G; GALLOWAY, D.J; LORIMER, S.D; TANGNEY, R.S. Antimicrobial, antiviral and cytotoxic activity of New Zealand lichen. **Lichenologist**, v. 31(6), p. 627-636, 1999.

PILGER, R. *Kryptogamenkunde*. **Hedwigia**. Berlin, Alemanha, 1927.

PIOVANO, M; GARBARINO, J.A; GIANNINI, F.A; CORRECHE, E.R; FERENSIN, G; TAPIA, A; ZACCHINO, S; ENRIZ, R.D. Evaluations of antifungal and antibacterial activities of aromatic metabolites from lichen. **Boletín de La Sociedad Chilena de Química**, v. 47, p. 235-240, 2002.

POIKOLAINEN, J. Mosses, epiphytic lichens and tree bark as biomonitors for air pollutants – specifically for heavy metals in regional surveys. Finland. Faculty of Science, University of Oulu. **Dissertation**. 66 p, 2004.

PURVIS, W. **Lichens**. The Natural History Museum. London, p. 112, 2000.

PROKSA, B; ADAMCOVA, J; STURDIKOVA, M; FUSKA, J. Metabolites of *Pseudevernia furfuracea* and their inhibition potential of proteolytic enzymes. **Pharmazie**, v. 49, p. 282-283, 1994.

REICHENBACH, H.G.L. **Conspectus Regni Vegetabilis**. Per Gradus Naturales Evoluti. Lipsiae apud C. Knobloch. Leipzig, v. 20, 1928.

RIDDLE, L.W. The lichens of the Isle of Pines. **Mycologia**, v. 15(2), p. 68-88, 1923.

RIVAS-PLATA, E; LÜCKING, R; LUMBSCH, H. T. When family matters: an analysis of Thelotremales (lichenized Ascomycota: Ostropales) as bioindicators of ecological continuity in tropical forests. **Biodiversity and Conservation**, v. 17, p. 1319–1351, 2008.

RIVAS-PLATA, E; LÜCKING, R; LUMBSCH, H. T. A new classification for the family Graphidaceae (Ascomycota: Lecanoromycetes: Ostropales). *Fungal Diversity*, v. 52, p. 107–121, 2012.

RODRIGUES-HEERKLOTZ, K.F; PFENNING, L. Diversidade no Reino Fungi: Ascomycota. In: Joly, C.A.; Bicudo, C.E.M. (Orgs.). *Biodiversidade do Estado de São Paulo, Brasil: síntese do conhecimento ao final do século XX*. São Paulo: FAPESP, p. 26-31, 1999.

SANDERS, W.B. Lichens: The Interface between Mycology and Plant Morphology. **BioScience**, v. 51(12), p. 1025-1035, 2001.

SANDERS W.B. In situ development of the foliicolous lichen *Phyllophiala* (Trichotheliaceae) from propagule germination to propagule production. **American Journal of Botany**, v. 89, p. 1741–1746, 2002.

SANTESSON, R. Foliicolous lichens I. A revision of the taxonomy of the obligately foliicolous, lichenized fungi. **Symbolae Botanicae Upsalienses**, v. 12, p. 1–590, 1952.

SANTOS, V.M; LÜCKING, R; CÁCERES, M.E.S. Líquens foliícolas (*Ascomycota*) em Brejos de Altitude: novos registros para o Nordeste e para o Brasil. **Iheringia**, Série Botânica, Porto Alegre, v. 71(3), p. 368-376, 2016.

SCHILLING, F. Entwicklungsgeschichtliche und systematische Untersuchung epiphyller Flechten. **Hedwigia**, v. 67, p. 269-300, 1927.

SCHWENDENER, S. Ueber die wahre Natur der Flechten. **Verh. Schweiz. Naturf. Ges.**, v. 1867, p. 88-90, 1867.

SILVA, J.R. Influência de fatores ambientais na riqueza e composição da micota liquenizada em área de Brejo de altitude e Caatinga. **Dissertação**. 73 paginas. 2015.

SIPMAN, H.J.M; APTROOT, A. Where are the missing lichens? – **Mycological Research**, v. 105, p. 1433-1439, 2001.

SIPMAN, H.J.M; HARRIS, R.C. **Lichens**. In: Lieth, H. & Werger, M. J. A. (eds.): *Tropical Rainforest Ecosystems*. Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam. 303-309, 1989.

SPRIBILLE,T; TUOVINEN,V; RESL, P; VANDERPOOL, D; WOLINSKI,H; AIME, M.C; SCHNEIDER, K; STABENTHEINER, E; TOOME-HELLER, M; THOR, G; MAYRHOFER, H; JOHANNESON, H; MCCUTCHEON, J.P. Basidiomycete yeasts in the cortex of ascomycete macrolichens. **Science**, v. 353, p. 488-492, 2016.

STAIGER, B. Die Flechten familie Graphidaceae. Studien in Richtung einer natürlicheren Gliederung. **Bibliotheca Lichenologica**, v. 85, p. 1–526, 2002.

STAMATAKIS, A. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* v. 30, p.1312–1313, 2014.

TAUTZ, D; ARCTANDER, P; MINELLI, A; THOMAS, R.H; VOGLER, A. A plea for DNA taxonomy. **Trends Ecol. Evol**, v. 18, p. 70-74, 2003.

THOMAS, W.W; BARBOSA, M.R.V. Natural Vegetation Types in the Brazilian Atlantic Coastal Forest North of the Rio Doce. **Memoirs of the New York Botanical Garden**, v. 100, p. 6-20, 2008.

TSCHERMAK-WOESS, E. The algal partner. In **CRC Handbook of Lichenology I**. (M. Galun, ed.), p. 39–92, 1988.

VAINIO, E.A. Monographia Cladoniarum universalis. Pars prima. Partie systématique et descriptive. **Acta Soc. Fauna Fl. Fenn**, v.4, p. 1-510, 1887.

VAINIO, E.A. Etude sur la classification et la morphologie des lichens du Brésil, I. **Acta Soc. Fauna Fl. Fenn**, v. 7(1), p. 1-247, 1890a.

VAINIO, E.A. Etude sur la classification et la morphologie des lichens du Brésil, II. **Acta Soc. Fauna Fl. Fenn**, v. 7(2), p. 1-256, 1890b.

VAINIO, E.A. Monographia Cladoniarum Universalis II. **Acta Soc. Fauna Fl. Fenn**, v. 10, 1-498, 1894.

VAINIO, E.A. Lichenes insularum Philippinarum III. **Ann. Acad. Sci. Fenn**, v. 15, 1921.

VAINIO, E.A. Lichenes insularum Philippinarum IV. *Ann. Acad. Sci. Fenn. ser. A*, vol. 19:1-84, 1923.

VAINIO, E.A. Lichenes Mozambici. **Boletim da Sociedade Broteriana**, ser. 2, v. 6, p. 144 – 179, 1929.

VEZDA, A; VIVANT, A. *Racodium rupestre* Pers. et *Clathroporina caudata* (nov. sp.), lichens récoltés en Pays Basque français. **Bulletin de la Société botanique de France**, v. 118, p. 287–292, 1971.

VIJAYAKUMAR, C.S; VISWANATHAN, S; REDDY KANNAPPA, M; PARVATHAVARTHIWI, S; KUNDU, A.B; SUKUMAR, E. Anti-inflammatory activity of (+) – usnic acid. **Fitoterapia**, v. 71, p564-566, 2000.

VITOUSEK, P.M. Potential Nitrogen Fixation during Primary Succession in Hawaii Volcanoes National Park. **Biotropica**, v. 26(3), p. 234-240, 1994.

SANTOS, V.M; LÜCKING, R; CÁCERES, M.E.S. Líquens foliícolas (Ascomycota) em Brejos de Altitude: novos registros para o Nordeste e para o Brasil. *Iheringia*, **Série Botânica**, v. 71(3), p368-376, 2016.

WATSON, W. The classification of lichens. II. **New Phytologist**, v. 28, p. 85-116, 1929.

WEBSTER, J; WEBER, R.W.S. **Introduction to Fungi**. 3rd. Edition. Cambridge University Press, Cambridge, 867p., 2007.

WILLIS, K.J. **State of the World's Fungi 2018**. Report. Royal Botanic Gardens, Kew, 2018.

XAVIER FILHO, L. *Phragmopelteceae* uma nova família de microascolíquens. Docente Livre Thesis, Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, Brasil, 1974.

XAVIER FILHO, L. *Phragmopelteceae* uma nova família de microascolíquens. Docente Livre Thesis, Centro de Ciências Exatas e da Natureza da Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, Brasil, 1976.

XAVIER LEITE, A.B. Influência de fatores ambientais na riqueza e composição de espécies de líquens corticícolos em área de Brejo de Altitude e Caatinga. **Dissertação**. 89 páginas, 2013.

ZAHLEBRUCKNER, A. Schedae ad “Kryptogamas exccicatas” VII. **Ann. Naturhist. Hofmus**. Wien. 16. Wien, 1901.

ZAHLEBRUCKNER, A. B. Specieller Teil. Pages 49–249. In: Engler, A. & K. Prantl. *Natürliche Pflanzenfamilien*. Teil 1, Abteilung 1*. **Lichenes (Flechten)**. Engelmann, Leipzig, 1907.

ZAHLEBRUCKNER, A. **Lichenes (Flechten)**. In: Engler, A. & K. Prantl. *Die Natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen*, Zweite Ausgabe. 8B. Engelmann, Leipzig, 1926.

ZOLLER, S; SCHEIDEGGER, C; SPERISEN, C. PCR primers for the amplification of mitochondrial small subunit ribosomal DNA of lichen-forming ascomycetes. **Lichenologist**, v. 31, p. 511–516, 1999.

ZOTZ, G; SCHULTZ, S; ROTTENBERGER, S. Are tropical lowlands a marginal habitat for macrolichens? Evidence from a field study with *Parmotrema endosulphureum*. **Flora**, v. 198, p. 71-77, 2003.

APÊNDICE A - ARTIGO PUBLICADO NA REVISTA PHYTOTAXA



Article



<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.358.1.4>

***Flabelloporina*, a new genus in the Porinaceae (Ascomycota, Ostropales), with the first record of *F. squamulifera* from Brazil**

PRISCYLLA NAYARA BEZERRA SOBREIRA¹, MARCELA EUGENIA DA SILVA CACERES², LEONOR COSTA MAIA¹ & ROBERT LÜCKING³

¹Departamento de Micologia, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Nelson Chaves s/n, Recife, PE 50670-420, Brazil; email: priscylla.ufpe@gmail.com

²Departamento de Biociências, Universidade Federal de Sergipe, Itabatana, SE 49500-000, Brazil; email: mscaceres@hotmail.com

³Departamento de Micologia, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Nelson Chaves s/n, Recife, PE 50670-420 Brazil; email: leonormai@gmail.com

⁴Botanischer Garten und Botanisches Museum, Freie Universität Berlin, Königs-Lutze-Straße 6–8, 14195 Berlin, Germany; email: rluecking@feldmuseum.org

Abstract

A new genus of lichenized fungi of the family Porinaceae is described, known from Costa Rica and Brazil. *Flabelloporina* Sobreira, M. Cáceres & Lücking is a firm for monospecific genus with an isolated position of its only species in the family, morphologically different from all other genera in Porinaceae. The genus is characterized by the production of numerous, flabelliform squamules on the surface of the thallus, together with black perithecia and transversally septate ascospores (with three septa in the only species). The new combination *Flabelloporina squamulifera* (Brevus, Lücking & Navarro) Sobreira, M. Cáceres & Lücking is proposed, based on *Porina squamulifera* Brevus, Lücking & Navarro, and the species is for the first time reported from Brazil.

Keywords: lichens, molecular phylogeny, *Flabelloporina*, taxonomy

Introduction

Porinaceae Reichenbach (1828: 20) [syn.: Trichotheliaceae (Müll. Arg.) Bitter & F. Schill. in Schilling (1927: 273)] is one of the main elements of crustose, epiphytic lichen communities in tropical forests, with about 360 species currently accepted (Lücking *et al.* 2017). Under its various synonymy, the family has been traditionally included in Sphaeriales Dumortier (1829: 73) and more recently in Trichotheliales Hafellner & Kalb (1995: 168; McCarthy 2001a, 2001b, 2003). However, molecular studies positioned the family in Ostropomycetidae, in the order Ostropales Nannfeldt (1932: 68), of which Trichotheliales is a synonym (Grube *et al.* 2004; Baloch *et al.* 2010).

Over the past decade, molecular data have been accumulated in order to elucidate the genetic classification of Porinaceae (Grube *et al.* 2004; Lücking 2004; Baloch & Grube 2006; Nelsen *et al.* 2014). Traditionally, the family included three main genera separated based on few, schematic characters: *Porina* Acharius (1809: 158; McCarthy 1996; perithecia lacking setae, ascospores transversally septate), *Trichothelium* Müller (1885: 418; Santesson 1952; perithecia with setae), and *Clathroporina* Müller (1882: 517; McCarthy 1995; lacking setae, ascospores muriform). Subsequently, other characters such as the pigmentation of the involucrellum and excipulum, anatomy (thallus cover) and color of the perithecia, and ascospores septation were used to separate further genera (Hafellner & Kalb 1995; Harris 1995; McCarthy 1995; Lücking 1998; McCarthy and Elix 1996), including *Segestria* Fries (1825: 263; with red perithecia red) and *Pseudosegestria* (Müll. Arg.) Choisy (1949: 107; with black perithecia). In addition, *Clathroporina* was redefined to include species with both muriform and transversely septate species (Hafellner & Kalb 1995; Harris 1995), and some other genera, such as *Phylloporina* (Müll. Arg.) Müller (1890a: 20), *Polycornum* Malcolm & Vêzda in Farkas & Sipman (1997: 189) and *Zamenhofia* Clauzade & Roux (1985: 824), were variously proposed and synonymized, both historically and recently (Zahlbruckner 1907; Harris 1995; McCarthy and Malcolm 1997; McCarthy 2003; Lücking 2008). Most agree that Porinaceae needs to be divided into more than three genera, but since there has been no consensus, several authors have chosen to maintain a more conservative classification, mostly

Accepted by Christian Printsen: 12 Jun. 2018; published: 2 Jul. 2018

67