



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE MICOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA DE FUNGOS**

CLÉVERTON DE OLIVEIRA MENDONÇA

**A FAMÍLIA PYRENULACEAE (PYRENULALES: ASCOMYCOTA
LIQUENIZADOS): TAXONOMIA E SISTEMÁTICA**

**Recife
2019**

CLÉVERTON DE OLIVEIRA MENDONÇA

**A FAMÍLIA PYRENULACEAE (PYRENULALES: ASCOMYCOTA
LIQUENIZADOS): TAXONOMIA E SISTEMÁTICA**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia de Fungos do Departamento de Micologia do Centro de Biociências da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Biologia de Fungos.

Área de Concentração Taxonomia e Ecologia de Fungos.

Orientador Dra. Marcela Eugenia da Silva Cáceres

Coorientadores Dr. André Aptroot;
Dr. Robert Lücking

Recife

2019

Catálogo na fonte
Elaine C Barroso (CRB4/1728)

Mendonça, Cléverton de Oliveira

A família *Pyrenulaceae* (Pyrenulales: ascomycota liquenizados):
taxonomia e sistemática / Cléverton de Oliveira Mendonça- 2019.

92 folhas: il., fig., tab.

Orientadora: Marcela Eugênia da Silva Cáceres

Coorientadores: André Aprot e Robert Lücking

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

Inclui referências e anexo

1. *Pyrenulaceae* 2. Filogenia 3. Brasil I. Cáceres, Marcela Eugênia da
Silva (orient.) II. Aprot, André (coorient.) III. Lücking, Robert (coorient.)
IV. Título

579.567

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2019-317

CLÉVERTON DE OLIVEIRA MENDONÇA

**A FAMÍLIA PYRENULACEAE (PYRENULALES: ASCOMYCOTA
LIQUENIZADOS): TAXONOMIA E SISTEMÁTICA**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia de Fungos do Departamento de Micologia do Centro de Biociências da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Biologia de Fungos.

Aprovada em 21 de fevereiro de 2019

COMISSÃO EXAMINADORA

MEMBROS TITULARES

Dra. Marcela Eugenia da Silva Caceres / Universidade Federal de Sergipe

Dr. José Luiz Bezerra / Universidade Federal do Recôncavo Baiano

Dra. Leonor Costa Maia / Universidade Federal de Pernambuco

Dra. Mônica Cristina Barroso Martins / Universidade Federal de Pernambuco

Dr. Renan do Nascimento Barbosa / Universidade Federal de Pernambuco

MEMBROS SUPLENTES

Dr. Roger Fagner Ribeiro Melo / Universidade Federal de Pernambuco

Dra. Laise de Holanda Cavalcanti Andrade / Universidade Federal de Pernambuco

À minha família!
Dedico!

AGRADECIMENTOS

À minha orientadora professora Dra. Marcela Eugenia da Silva Cáceres por todo suporte, discussões, amizade, oportunidades e incentivo para continuar, agradeço pela parceria de dez anos com os liquens, dos quais aprendi a gostar e dedico grande parte da minha vida a estudá-los. Obrigado por tudo!

Ao Dr. André Aptroot por todo apoio, ensinamentos, ajuda na confirmação das amostras, pela visita em Berlim durante o período de Bolsa sanduíche que trouxe muitas discussões e novas perspectivas ao trabalho e pela parceria de quase oito anos.

Ao Dr. Robert Lücking pela enorme contribuição na minha vida acadêmica (quase nove anos de colaboração), pelo período em Berlim onde pude crescer cientificamente com as diversas discussões, ensinamentos e oportunidades de aprender novas técnicas moleculares, como também pela enorme paciência e por sempre estar disposto a ensinar.

À minha família por todo suporte, incentivo, amor e compreensão durante as minhas escolhas, a todo o apoio moral e carinho em especial aos meus pais Luiz Marques Mendonça e Maria Izabel de Oliveira Mendonça, meus irmãos Hélio de Oliveira Mendonça, Wagner de Oliveira Mendonça, cunhada Bruna Luiza Soares da Silva e sobrinha Lavínia Vitória da Silva Mendonça.

Ao Dr. Nelson Lima Junior por todo apoio e ensinamentos da biologia molecular, assim como amizade no Lab II, sem sua ajuda estaria perdido junto com Priscylla.

À professora Dra. Leonor Costa Maia por todas as contribuições a este trabalho e ensinamentos valiosos durante os quatro anos do doutorado.

Aos amigos que o doutorado me deu de presente Angelina de Meiras Ottoni, Renata do Santos Chikowsk, Priscylla Nayara Bezerra Sobreira, José Ribamar C. O. Filho, Renato Lúcio Mendes Alvarenga e Elton Marlon de Araujo Lima. A vocês eu devo todas as minhas alegrias, conquistas, risadas, diversas comemorações, coragem para continuar, força nos momentos difíceis, compreensão, discussões, suporte e paciência que tornou essa caminhada um pouco mais fácil, vocês são minha família pernambucana. Em especial, agradeço a Angelina, Renata e Priscylla que me acompanham desde o início de tudo em 2014/15 e que me suportam até hoje, embora nunca esqueça de ter sido ignorado por Chikowsk no aeroporto de Brasília, #Amovocês!

A Carlos Diêgo Jácome de Lima pela amizade, apoio, ensinamentos, cuidados e paciência nesses quase quatro anos de convívio.

A todos(as) que de certa forma estiveram envolvidos e contribuíram para a realização deste trabalho.

Ao ICMBio pela concessão das licenças de coleta.

À CAPES pela concessão da bolsa de doutorado e a bolsa PDSE de doutorado sanduíche.

RESUMO

Pyrenulaceae é uma das famílias de microliques corticícolas crostosos com maior diversidade nos trópicos. Seus representantes estão bastante dispersos, ocupando muitos nichos e biomas no Brasil e no mundo. Poucos são os trabalhos filogenéticos, até então, que determinam as relações entre as espécies da família ao longo da evolução. Assim, o objetivo deste trabalho foi determinar a filogenia de Pyrenulaceae (Pyrenulales: Ascomycota liquenizados) com base em características morfológicas e moleculares. Como resultado, foram identificadas 66 espécies, distribuídas em cinco gêneros (*Anthracothecium*, *Distopyrenis*, *Lithothelium*, *Pyrenula* e *Pyrgillus*), das quais 11 espécies são novas para a ciência. Filogeneticamente, novas linhagens foram definidas com a inserção de novas espécies tropicais, porém ainda permanecem alguns problemas para melhor delimitação de grupos, principalmente alguns complexos de espécies, viz. *Pyrenula mamillana*. Por outro lado, para *Pyrenula quassiicola*, que também se mostrava problemática em sua delimitação, foi possível classificar os espécimes em sete linhagens, sugerindo a possibilidade de, na verdade, serem diferentes espécies que morfológicamente não possuem distinção considerando o atual conceito de espécie. A monofilia de *Anthracothecium* e *Pyrgillus* foi confirmada, enquanto *Lithothelium* pode ser considerado parafilético. Com a modelagem de predição de espécies foi demonstrado que possivelmente existem cerca de 441 espécies em Pyrenulaceae, das quais 307 já foram descritas; um número subestimado que necessita de uma revisão tão logo haja modificações na conformação do conceito filogenético de espécie na família.

Palavras-chave: Região tropical. Brasil. Filogenia. Predição de espécies. *Anthracothecium*. *Lithothelium*. *Pyrenula*. *Pyrgillus*.

ABSTRACT

Pyrenulaceae is one of the most diverse tropical corticolous crustose microlichens families. Its representatives are widely dispersed, occupying many niches and biomes in Brazil and around the world. There are few phylogenetic proposals to determine the evolutionary relationships among family species. Thus, the objective of this work was to determine the phylogeny of Pyrenulaceae (Pyrenulales: Ascomycota lichenized) based on morphological and molecular data. As a result, 66 species are reported, distributed in five genera (*Anthracothecium*, *Distopyrenis*, *Lithothelium*, *Pyrenula* and *Pyrgillus*), among which 11 species are new. Phylogenetically, new lineages have emerged with the insertion of new tropical species, but there are still some problems for a better delimitation of groups, especially some complexes of species, viz. *Pyrenula mamillana*. On the other hand, for *Pyrenula quassiicola*, which was also problematic in its delimitation, was possible to classify the specimens into seven different lineages, suggesting the possibility of actually being different species that morphologically have no distinction in their current species concept. The monophyly of *Anthracothecium* and *Pyrgillus* has been confirmed, and *Lithothelium* can be considered paraphyletic. With relation to species prediction modeling, the analysis shows that there may be about 441 species, of which 307 have already been formally described, an underestimated number that needs to be revised as soon as there are modifications in the conformation of the phylogenetic concept of species in the family.

Key-words: Tropical region. Brazil. Phylogeny. Species prediction. *Anthracothecium*. *Lithothelium*. *Pyrenula*. *Pyrgillus*.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – A. *Anthracotheceium australiense*, B. *A. prasinum*, C. *Distopyrenis composita*, D. *Distopyrenis* sp. E. *Lithothelium illotum*, F. *L. immersum*, G. *Pyrenula acutispora*, H. *P. aggregata* 33
- Figura 2 – A. *Pyrenula aggregataspistea*, B. *P. anomala*, C. *P. arthoniotheca*, D. *P. aspistea*, E. *P. astroidea*, F. *P. atropurpurea*, G. *P. auranthiacorubra*, H. *P. aurantiothallina* 34
- Figura 3 – *Pyrenula bahiana*, B. *P. balia*, C. *P. caracasana*, D. *P. castanea*, E. *P. cayennensis*, F. *P. cerina*, G. *P. circumfiniens*, H. *P. coccínea* 35
- Figura 4 – A. *Pyrenula complanata*, B. *P. cruenta*, C. *P. cubana*, D. *P. diamantinensis*, E. *P. duplicans*, F. *P. globifera*, G. *P. immissa*, H. *P. infraleucotrypa* 36
- Figura 5 – A. *Pyrenula inframamillana*, B. *P. laetior*, C. *P. leucostoma*, D. *P. lilacina*, E. *P. lineatostroma*, F. *P. mamillana*, G. *P. mastophora*, H. *P. melanophthalma* 37
- Figura 6 – A. *Pyrenula micromma*, B. *P. microtheca*, C. *P. minor*, D. *P. minutispora*, E. *P. neosandwicensis*, F. *P. nitida*, G. *P. novemseptata*, H. *P. ochraceoflava* 38
- Figura 7 – A. *Pyrenula papilifera*, B. *P. paraminarum*, C. *P. pyrenastrospora*, D. *P. pyrenuloides*, E. *P. quassiicola*, F. *P. rubromamillana*, G. *P. rubronitidula*, H. *P. rubrostigma* 39
- Figura 8 – A. *Pyrenula septicollaris*, B. *P. subducta*, C. *P. subgragantula*, D. *P. supraelucida*, E. *P. supralaetior*, F. *P. tristissima*, G. *P. violaceoastroidea*, H. *P. xanthispersa* 40
- Figura 9 – A. *Pyrgillus aurantiacus*, B. *P. rufus* 41
- Figura 10 – A – B. *Pyrenula aurantiothallina*, A) Hábito, B) asco maduro; C–D. *P. coccinea*, C) Hábito, D) ascósporos, E–G. *P. diamantinensis*, E) Hábito, F) asco maduro, G) ascósporos. Escala: A = 0,5 mm, B = 50 µm, C = 0,5 mm, D = 25 µm, E = 5 mm, F = 50 µm, G = 50 µm 58
- Figura 11 – A – B. *Pyrenula lilacina*, A) Hábito, B) ascosporo; C–D. *P. supralaetior*, C) Hábito, D) ascósporos, E–F. *P. violaceoastroidea*, E) Hábito, F) ascósporos. Escala: A = 1 mm, B = 10 µm, C = 1 mm, D = 50

	μm , E = 1 μm , F = 50 mm	59
Figura 12 –	A–B. <i>Pyrenula aspistea</i> , A) Hábito, B) ascosporo. C–D. <i>P. minor</i> , C) Hábito, D) ascósporo	60
Figura 13 –	Relações filogenéticas em Pyrenulaceae com marcadores LSU e mtSSU combinados	66
Figura 14 –	– Relações filogenéticas entre espécimes de <i>P. quassiicola</i> utilizando o marcador LSU	68
Figura 15 –	Relações filogenéticas entre espécimes de <i>P. quassiicola</i> utilizando o marcador mtSSU	69
Figura 16 –	Regressão linear do número de espécies observadas por gride de acordo com o escore total de predição. ($r^2 = 0,92$, $P < 0,000$)	71
Figura 17 –	Regressão linear do número de espécies observadas transformadas por log no número de grades transformadas em log em que as espécies foram observadas. ($r^2 = 0,85$, $p < 0,000$)	73

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 –	Novas espécies descritas após Aptroot (2012)	22
Tabela 2 –	Locais de coletas e respectivos biomas	26
Tabela 3 –	Novas ocorrências de Pyrenulaceae no Brasil	41
Tabela 4 –	Táxons obtidos a partir da base de dados Genbank	61
Tabela 5 –	Dados amostrais de Pyrenulaceae distribuídos pelas Grades Globais de 15 ° × 15 °. SIG = escore GIS (presença e extensão dos tipos de vegetação global em cada grade, combinada com um valor correspondente às preferências conhecidas de Pyrenulaceae para cada tipo de vegetação); Remoto = Pontuação remota (presença em ilhas remotas = 0,7); Sampl. = Escore de amostragem (esforço de amostragem por grade, varia de 0 = não amostrado a 5 = esforço amostral máximo); Comb. = Pontuação combinada; Obs. = espécies observadas por grade; Pred. = espécies previstas por grade; Dif. = diferença; Magn. = magnitude da diferença (+++ => 80; ++ = 50-80; + = 25-49)	70
Tabela 6 –	Espécies de Pyrenulaceae que também podem ser encontradas em regiões fora da faixa delimitada pela grade global e espécies que possuem exclusividade extratropical	71

LISTA DE ABREVIATURAS

PCR	Polymerase Chain Reaction
GBIF	Global Biodiversity Information Facility
TLC	Thin layer chromatography
LSU	Large subunit
mtSSU	Mitochondrial small subunit
BLASTn	Basic Local Alignment Search Tool
AFTOL	Assembling the Fungal Tree Of Life
RPB2	RNA polymerase II 2nd largest subunit
s.s.	Stricto sensu
s.lat.	Sensu lato

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	14
2	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	17
2.1	HISTÓRIA, CARACTERIZAÇÃO MORFOLÓGICA E CLASSIFICAÇÕES DE PYRENULACEAE	17
2.2	ESTUDOS MOLECULARES E PERSPECTIVAS FUTURAS	23
3	MATERIAIS E MÉTODOS	26
3.1	ÁREAS DE COLETA	26
3.2	COLETA E PROCESSAMENTO DO MATERIAL	26
3.3	IDENTIFICAÇÃO DAS ESPÉCIES	27
3.4	EXTRAÇÃO, PURIFICAÇÃO E SEQUENCIAMENTO DE DNA	27
3.5	ALINHAMENTO DAS SEQUÊNCIAS E ANÁLISES FILOGENÉTICAS	28
3.6	ANÁLISE ESTATÍSTICA PARA A PREDIÇÃO DE ESPÉCIES	28
4	RESULTADOS	32
4.1	BIODIVERSIDADE E TAXONOMIA	32
4.1.1	Novos registros	41
4.1.2	Checklist de Pyrenulaceae do Brasil	42
4.1.3	Espécies novas para a ciência já publicadas	53
4.1.4	Nova sinonimização	60
4.2	FILOGENIA	61
4.2.1	Filogenia geral da família Pyrenulaceae	64
4.2.2	<i>Pyrenula quasiicola</i>	68
4.3	MODELAGEM PARA PREDIÇÃO DE ESPÉCIES	69
5	DISCUSSÃO	74
5.1	DIVERSIDADE	74
5.1.1	Novos Registros	74
5.2	FILOGENIA	76
5.3	MODELAGEM DE PREDIÇÃO DE ESPÉCIES	79
6	CONCLUSÕES	81
	REFERENCIAS	82
	ANEXO A - ARTIGO PUBLICADO NA REVISTA PHYTOTAXA	92

1 INTRODUÇÃO

Os líquens pirenocárpicos, caracterizados pela formação de peritécios como estruturas reprodutivas, são membros elementares na composição da liquenobiota tropical e estão representados, majoritariamente, pelas famílias Monoblastiaceae, Porinaceae, Pyrenulaceae, Strigulaceae, Trypetheliaceae e Verrucariaceae (Aptroot et al. 2008; Aptroot 2009b). São encontrados, basicamente, em hábito corticícola, crescendo sobre o córtex de plantas vasculares; entretanto, outras poucas espécies podem ser saxícolas, foliícolas e terrícolas (Aptroot & Cáceres 2013, 2014). Neste grupo, a família Pyrenulaceae é o componente dominante nas comunidades corticícolas, sempre associada com algas verdes do gênero *Trentepohlia* Mart., principal fotobionte para espécies com distribuição tropical (Weerakoon et al. 2012).

A região neotropical é o centro de diversidade de Pyrenulaceae, particularmente do gênero *Pyrenula*, que possui cerca de 200 espécies descritas (Aptroot 2012, Aptroot et al. 2012b, Cáceres et al. 2013; Lücking et al. 2017), sendo o mais diverso da família. Pyrenulaceae é caracterizada por possuir um talo discreto e geralmente imerso ou ausente, ascomas do tipo peritécio, às vezes agregados, globosos a achatados, com papilas, ostíolo por vezes laterais ou cercados por estruturas do tipo clipeo. Os elementos interasciais são, inicialmente, pseudoparáfises estreitas, com as verdadeiras paráfises posteriormente formadas nas camadas basais. Os ascos são cilíndricos, fissitunicados, com câmara ocular pequena ou grande, às vezes de coloração diferenciada, não reage em iodo, sem anel apical, raramente de paredes finas e evanescente, e nesse caso os ascósporos se acumulam em uma massa mazedial. Os ascósporos são hialinos ou geralmente marrons, raramente ornamentados com entalhes, transversalmente septados ou muriformes, com septo muitas vezes grosso (distoseptado). Os conidiomas são do tipo picnídios, negros, com conídios filiformes, muitas vezes curvos (Cannon & Kirk 2007).

As espécies de Pyrenulaceae, em sua maioria, constituem o componente natural de florestas primárias conservadas que não sofreram grandes distúrbios por um longo período, principalmente em altitudes variando entre 200 a 1000 metros; ou seja, típico de florestas submontana e baixa montana (Rivas-Platas et al. 2008). Na dinâmica da sucessão ecológica na Caatinga, o gênero *Pyrenula* é característico do estágio avançado (Mendonça 2014) e, analogamente, representantes desta família normalmente apresentam preferências por florestas tropicais com nítida estação seca, em trocos de árvores velhas e maduras (Rivas-Plata et al. 2008).

Assim como outras espécies liquênicas tropicais, são poucos os estudos com técnicas de biologia molecular para Pyrenulaceae, principalmente devido às dificuldades na obtenção do DNA genômico de boa qualidade a partir de espécimes de herbários, ou mesmo quando recém coletados (Weerakoon et al. 2012, Gueidan et al. 2016). A família recebeu, até agora, pouca atenção em estudos filogenéticos e, na maioria dos gêneros, nenhuma espécie teve regiões do DNA sequenciadas (Aptroot 2012). Recentemente, um estudo filogenético de algumas espécies de Pyrenulaceae do Sri-Lanka mostrou uma forte separação da família em dois grupos, diferenciados morfológicamente pela presença ou ausência de pseudocifelas no talo (Weerakoon et al. 2012).

Filogeneticamente, Pyrenulaceae está posicionada em Eurotiomycetes, subclasse Chaetothyriomycetidae, um grupo de fungos distinto das principais linhagens de líquens, que são os Lecanoromycetes e Arthoniomycetes (Lumbsch & Huhndorf 2007). A origem da liquenização em Pyrenulaceae tem sido muito debatida, pois poderia ter evoluído de forma independente na família, ou ter evoluído em um ancestral comum em Verrucariaceae (Lücking & Nelsen et al. 2018). Assim, até o presente momento, a família possui um grande gênero, *Pyrenula*, um clado superior caracterizado pela presença de pseudocifelas no talo e ascomas geralmente globosos, e outros gêneros pequenos com poucas espécies que não são monofiléticas como, por exemplo, *Lithothelium*, ou pertencem ao grupo *Pyrenula sensu lato* como *Anthracotheceium* e *Pyrgillus* (Gueidan et al. 2016). Desta forma, uma nova análise filogenética auxiliará, utilizando ferramentas de biologia molecular, um melhor entendimento da posição filogenética da família, reforçando a necessidade potencial de separar as espécies em gêneros menores e ainda propor novas combinações de acordo com o resultado das novas classificações geradas.

Este estudo justifica-se pelo fato de Pyrenulaceae ser um dos principais grupos de líquens crostosos em regiões tropicais, com espécies endêmicas e características de ambientes preservados, podendo ser utilizadas como parâmetros em análises ambientais de florestas em estado avançado de sucessão, trazendo assim uma importante contribuição para a liquenologia. Neste sentido, o objetivo geral da tese é determinar as relações filogenéticas das espécies da família Pyrenulaceae (Pyrenulales: Ascomycota liquenizados) ao longo da evolução com base em características morfológicas e moleculares. Para tanto, as seguintes hipóteses foram levantadas:

H1 A família Pyrenulaceae é monofilética;

H2 Há diferentes clados adaptados a condições específicas entre a Mata Atlântica e Amazônia;

H3 *Lithothelium* é um gênero monofilético em sua definição atual;

H4 *Anthracothecium* é um gênero monofilético em sua definição atual;

H5 A adição de espécies neotropicais confirmam a divisão do gênero *Pyrenula* s.s. em dois grupos, sendo um clado grande caracterizado pela presença de pseudocifelas e de cristais no talo;

H6 A estrutura dos ascósporos é um caráter importante para dividir clados dentro de *Pyrenula* s.lat.

H7 A inspensão do himênio é um bom caráter para delimitar espécies.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 HISTÓRIA, CARACTERIZAÇÃO MORFOLÓGICA E CLASSIFICAÇÕES DE PYRENULACEAE

Pyrenulaceae foi descrita por Rabenhorst, em 1870 [Pyrenulaceae Rabenh., Kryptogamen-Flora von Sachsen, Abth. 2 (Breslau): 42 (1870)], com base na espécie tipo *Pyrenula nitida* (Weigel) Ach. que tem como basionimo *Sphaeria nitida* Weigel. Entretanto, durante o século XX, várias classificações e modificações foram surgindo, à medida em que novos estudos e caracteres morfológicos com maior valor taxonômico foram utilizados para definir a identidade da família.

Os gêneros que atualmente compõem a família Pyrenulaceae estavam distribuídos em diferentes seções, basicamente diferenciados por terem um talo crostoso, ascoma redondo, globoso ou plano aberto tipo apotécio (Eschweiler 1824). O gênero *Pyrenula* Ach., igualmente a outros líquens pirenocárpicos, estava posicionado na seção Verrucariae, atualmente possui uma definição mais restrita dentro da ordem Verrucariales, com apenas duas famílias (Adelococcaceae e Verrucariaceae), com os demais representantes redistribuídos em outras ordens e famílias (Eschweiler 1824; Lumbsch & Huhndorf 2010).

Wainio (1890), em estudos sobre a classificação natural dos líquens do Brasil, considerou o gênero *Pyrenula* em Pyrenocarpeae (Pyrenolichens) junto aos gêneros *Dermatocarpon* W. Mann, *Normandina* Nyl., *Aspidothelium* Vain., *Aspidopyrenium* Vain., *Heufleria* Auersw., *Astrothelium* Eschw., *Campylothelium* Müll. Arg., *Bottaria* A. Massal., *Pseudopyrenula* Müll. Arg., *Thelenella* Nyl. (*Polyblastia* A. Massal.), *Porina* Müll. Arg. (*Verrucaria* Schrad.), *Strigula* Fr., *Leptorhaphis* Körb., *Microthelia* Körb., *Arthopyrenia* A. Massal., *Haplopyrenula* Müll. Arg., *Mycoporum* Flot. ex Nyl. Entretanto, o gênero *Pyrgillus* Nyl. foi alocado na família Coniocarpeae, que fazia parte dos Discolichens, ou seja, líquens com apotécios (Wainio 1890).

Em 1896, P. J. Hellbom, ao estudar os líquens da Nova Zelândia, classificou os “Pyrenocarpi” em duas famílias (Endocarpei e Verrucariei), onde, dentro de Verrucariei, os gêneros *Pyrenula* e *Anthracotheceium*, que atualmente fazem parte de Pyrenulaceae, estavam distribuídos juntamente com: *Segestria* Fr., *Phylloporina* Müll. Arg., *Clathroporina* Müll. Arg., *Staurothele* Norm., *Polyblastia* A. Massal., *Thelidium* A. Massal., *Acrocordia* A. Massal., *Verrucaria* (Pers.) A. Massal., *Arthopyrenia* A. Massal., *Leptorhaphis* Körb., *Microthelia* (Körb.) A. Massal., *Trypethelium* Trev. e *Parmentaria* Fée (Hellbom 1896).

Segundo Herre (1910), Pyrenulaceae era caracterizada por possuir um talo crostoso uniforme, sem córtex ou rizoides, crescendo em cima ou dentro do substrato, alga *Trentepohlia*, apotécio simples ou confluyente, ereto com um poro terminal, espermácio exobasidial. Apenas dois gêneros eram considerados: *Arthopyrenia* e *Porina*. Todavia, Sandstede (1912) em estudo sobre os líquens das terras baixas do Noroeste alemão e das ilhas alemãs no Mar do Norte, descreveu a família como apresentando talo crostoso, uniforme, sem margem, com gonídios de *Chroolepus*, contendo os gêneros: *Microthelia* (Koerb.) A. Massal., *Arthopyrenia*, *Leptorhaphis* Körb., *Polybastiopsis* Zahlbr. e *Porina* (Ach.). Müll. Arg. Ainda no mesmo estudo, *Pyrenula*, juntamente com *Coriscium*, estavam alocados em Pyrenidiaceae, caracterizada por talo membranoso, esquamuloso ou folioso, homômero ou em camadas, com gonídios de *Nostoc*, *Scytonema* ou *Sirosiphon*.

Além de algumas características mencionadas por Herre (1910), como talo crostoso, uniforme, ecorticado, e espermácio exobasidila, Hasse (1913) destacou, em Pyrenulaceae; a presença de alga simbionte *Chroolepus* (Trentepohliaceae), peritécio solitário, ereto com uma abertura vertical. Diferente de Herre, além de *Arthopyrenia* e *Porina* adicionou o gênero *Thelopsis*.

Com o passar dos anos, novas classificações e descrições foram feitas, mostrando as relações entre as espécies. Segundo a classificação de Zahlbruckener, a classe Lichenes era dividida em duas subclasses: Ascolichens e Hymenolichens, sendo a primeira subdividida em duas séries: Pyrenocarpeae (Líquens com peritécios) e Gymnocarpeae (Líquens com apotécio) (Smith 1921, Zahlbruckener 1922). Nesta classificação, a família Pyrenulaceae estava incluída na série Pyrenocarpeae, basicamente distinguida por talo crostoso e peritécio solitário com os seguintes gêneros: *Asteroporum* Müll. Arg., *Asterotrema* Müll. Arg., *Microthelia* Körb., *Arthopyrenia* (seções *Euarthopyrenia* Müll. Arg., *Mesopyrenia* Müll. Arg., *Anisomeridium* Müll. Arg., *Acrocordia* Müll. Arg. e *Pseudosagedia* Müll. Arg.), *Arthopyreniella* J. Steiner, *Leptorhaphis* Körb., *Polyblastiopsis* Zahlbr., *Pseudopyrenula* Müll. Arg., *Coccotrema* Müll. Arg., *Porina* Müll. Arg., (seções *Segestria* Vain., *Sagedia* Müll. Arg., *Raphidopyxis* Müll. Arg.), *Belonia* Kobe., *Thelopsis* Nyl., *Blastodesmia* A. Massal., *Clathroporina* Müll. Arg., *Pyrenula* (seções *Eupyrenula* Müll. Arg., *Pyrenula* seção. *Fusidiospora* Müll. Arg. e *Pyrenula* seção. *Pseudacrocordia* Müll. Arg.), *Anthracotheceum* Hampe ex A. Massal. e *Stereochlamys* Müll. Arg. (Zahlbruckener 1922).

Smith (1921) definia Pyrenulaceae como uma família de líquens crostosos que difere de Verrucariaceae, principalmente, no gonídio que é uma alga do gênero *Trentepohlia*. Em sua maioria, os representantes eram corticados, com talo destacado, muitas vezes imersos no

substrato, e peritécios dispersos por todo o talo, exceto em *Anthracothecium*, onde eram muitas vezes coalescentes. De acordo com essa classificação, os gêneros de Pyrenulaceae seriam: *Asteroporum*, *Arthopyrenia*, *Leptorhaphis*, *Polyblastopsis*, *Microthelia*, *Pseudopyrenula*, *Stereochlamys*, *Belonia*, *Coccotrema*, *Porina*, *Blastodesmia*, *Clathroporina*, *Thelopsis*, *Pyrenula* e *Antracothecium*.

Jeanjean (1925), em trabalho sobre os líquens de Lot-et-Garonne, na França, alocou *Pyrenula* na subfamília Pyrénodés, tribo Pyrénocarpés, junto a *Endocarpon*, *Catapyrenium*, *Verrucaria*, *Amphoridium*, *Agrocardia*, *Arthopyrenia*, *Porina*, *Thelopsis* e *Staurothele*. Na década de 1950, Luttrell (1951, 1955) incluiu a família Pyrenulaceae, juntamente com algumas espécies de Verrucariaceae, na ordem Xylariales, baseado no tipo de asco e centrum, sendo assim, identificadas como “Xylaria-type”.

Foi então que, nos anos 1980, Owe Eriksson criou a ordem Pyrenulales para realocar algumas famílias cujas características morfológicas eram semelhantes, porém divergiam de outros grupos peritecióides e não condiziam com as posições às quais pertenciam, basicamente diferenciando-as das demais ordens (Verrucariales e Chaetothyriales) pelo tipo de asco (Eriksson 1982). É importante destacar que a diferença entre as ordens Pyrenulales e Verrucariales é, basicamente, associada ao tipo de alga e substrato. Enquanto Pyrenulales é encontrada em cascas de árvores em regiões tropicais, e associada à alga verde *Trentepohlia*, em Verrucariales predomina o substrato rochoso de regiões temperadas, e uma vasta gama de simbiontes, com exceção de *Trentepohlia* (Gueidan et al. 2014).

Barr (1987) caracteriza Pyrenulaceae por possuir ascomas imersos em talo endofloeodal, simples, agregado ou na configuração valsóide, esferóide, de médio a grande porte, na posição vertical ou horizontal; ápice papilar, central, excêntrico ou lateral, poros arredondados; superfície lisa; peridium estreito para a base, composto de células pseudoparenquimatosas pequenas, com tecidos clipeais. O hamatécio é composto de pseudoparáfises não ramificadas ou pouco ramificadas em matriz de gel, levemente verde azulado, tornando-se laranja rosado em IKI, muitas vezes insperso com grânulos. Ascós bitunicados, unisseriados ou bisseriados, basais, cilíndricos ou clavados, com câmara ocular estreita. Ascósporos marrons ou, ocasionalmente, hialinos, elipsoides ou oblongos, simétricos, em linha reta ou inequilateral, um ou vários septos ou, às vezes, muriformes, geralmente distoseptados, parede espessa, suave, células principalmente lenticulares. Gêneros: *Eopyrenula*, *Pyrenula*, *Anthracothecium*, *Plagiocarpa*, *Melanotheca* e *Parmentaria* (Barr 1987).

As famílias Paratheliaceae, Gleophragmiaceae e Gloenodictyaceae foram a base para a descrição de Pyrenulaceae por Harris (1975), que considerou: as pseudoparáfises não ramificadas e hamatécio muitas vezes insperso, o que diferencia Pyrenulaceae de Massariaceae. Pyrenulaceae possui distribuição tropical, entretanto, algumas espécies e diversos gêneros ocorrem em regiões temperadas (Barr 1987).

A maior parte dos líquens periteciais pertence à subclasse Chaetothyriomycetidae, a qual inclui as famílias ricas em espécies Pyrenulaceae, Verrucariaceae e Strigulaceae. Estes táxons, normalmente, possuem um asco funcionalmente bitunicado e desenvolvimento ascohimial (Parguey-Leduc & Janex-Farvre 1981, Schmitt et al. 2005). Entretanto, outros autores afirmam que representantes da família possuem desenvolvimento ascolocular (Barr 1987, Harris 1984, 1994, 1995).

Harris (1989) alocou Pyrenulaceae em Melanommatales pois, segundo o autor, há uma grande conexão entre Pyrenulaceae e outras famílias de Melanommatales. Os seguintes gêneros foram aceitos: *Anthracothecium*, *Eopyrenula*, *Lithothelium*, *Plagiocarpa*, *Pyrenula*, *Pyrgillocarpon*, *Pyrgillus* e outros três prováveis gêneros baseados nas espécies *Porina ferruginosa* Müll. Arg., *Microthelia microsperma* Müll. Arg., e um líquen mazedioide. *Bottaria* e *Thelenella* foram excluídos.

Aptroot (1991), em sua monografia sobre as famílias Pyrenulaceae e Requiellaceae excluindo *Anthracothecium* e *Pyrenula*, descreveu alguns novos gêneros, como: *Clypeopyrenis*, *Distopyrenis*, *Mazaediothecium* e *Pyrenowilmsia*. Entretanto, outros gêneros que atualmente estão posicionados em Pyrenulaceae (*Granulopyrenis*, *Parapyrenis* e *Pyrenographa*) foram descritos, inicialmente, por este autor, em Requiellaceae, e o gênero *Eopyrenula* colocado em Pleomassariaceae. Neste estudo, Aptroot caracteriza Pyrenulaceae por possuir, geralmente, ascoma preiteciais ou mazediais, na maioria simples, às vezes com ostíolos fusionados ou ostíolos e paredes fusionadas; parede hifal do ascoma carbonizada ou não; hamatécio incolor, e hifas intersticiais com paráfises verdadeiras; asco bitunicado, cilíndrico, IKI negativo, com ou sem estruturas apicais de vários tipos; ascósporos distoseptados, com ou sem septos verdadeiros, marrons a negros, raramente hialinos, e a formação do endosporo não angular; picnídio com microconídios incolores, filiformes, frequentemente não curvados; conidiogênese acrógena; química secundária composta por liquexantona e antraquinonas raramente presente (Aptroot 1991).

Harris (1994) diverge das afirmações de Aptroot, o qual colocou *Eopyrenula* em Pleomassariaceae, e retorna o gênero para Pyrenulaceae. Harris afirma ainda que *Pyrenula* é um gênero a ser dividido com base na posição e fusão dos ostíolos e da septação dos

ascósporos, e reconhece os gêneros *Lithothelium*, *Distopyrenis*, *Pyrenula* e *Eopyrenula*; *Anthracothecium* permanece na família com base na falta de desenvolvimento do endosporo.

Em ano depois, Harris (1995) retira *Eopyrenula* de Pyrenulaceae e o realoca em Dacampiaceae baseado nos ascósporos com as células finais mais claras que as células do meio, asco mais ou menos cilíndricos com câmara ocular semelhante e pseudoparáfises delgadas. No mesmo trabalho, Harris considerou apenas o gênero *Requienella* em Requienellaceae e transferiu todos os outros gêneros propostos por Aptoot (1991) para Pyrenulaceae. Em termos de comparação, essas duas famílias diferem uma da outra pelo fato de representantes de Requienellaceae possuírem um hamatécio que consiste de pseudoparáfises celulares e não de paráfises verdadeiras como em Pyrenulaceae (Aptroot 1991).

Tehler & Wedin (2008) classificam Pyrenulaceae em Eurotiomycetes, subclasse Chaetothyriomycetidae, ordem Pyrenulales com os seguintes gêneros *Anthracothecium*, *Lithothelium*, *Pyrenula*, *Pyrgillus* e *Sulcopyrenula*. O gênero *Sulcopyrenula* foi descrito para a família Pyrenulaceae com base nos esporos, que diferem dos demais gêneros pelo fato de possuir esporos sulcados longitudinalmente (Harada 1999). É importante ressaltar que, a partir do século XXI, as classificações também passaram a analisar dados moleculares, os quais serão discutidos no próximo tópico.

Atualmente, Pyrenulaceae é caracterizada por possuir um talo destacado e geralmente imerso ou ausente, ascomas do tipo peritécio, com desenvolvimento ascohimial, às vezes agregados, globosos a achatados, com papilas, ostíolo por vezes lateral ou cercados por estruturas do tipo clípeo; os elementos interasciais apresentam, inicialmente, pseudoparáfises estreitas, com as verdadeiras paráfises posteriormente formadas nas camadas basais; ascos cilíndricos, fissitunicados, com câmara ocular pequena ou grande, às vezes de coloração diferenciada, não reagindo em iodo, sem anel apical, raramente de paredes finas e evanescente, e nesse caso os ascósporos se acumulam em uma massa mazedial; ascósporos hialinos ou marrons, transversalmente septados ou muriformes, septo muitas vezes grosso (distoseptado), raramente ornamentados com entalhes; conídios do tipo picnídios, negros, e conídios filiformes, muitas vezes curvos (Aptroot 1991, 2012, Cannon & Kirk 2007, Gueidan et al. 2016).

Após a publicação da chave mundial para identificação de espécies de *Pyrenula* e *Anthracothecium* (Aptroot 2012), muitas espécies novas foram descritas para a região tropical em diferentes biomas, principalmente no Brasil (Tabela 1).

Tabela 1. Novas espécies descritas após Aptroot (2012a).

Autores/Ano	Novas espécies descritas	País
Aptroot et al. (2012b)	<i>Pyrenula borneensis</i>	Borneu
	<i>P. endocrocea</i>	Filipinas
	<i>P. hawaiiensis</i>	Havai
	<i>P. rinodinospora</i>	Papua Nova Guiné
	<i>P. rubrojavanica</i>	Indonésia
	<i>P. thailandica</i>	Tailândia
Wijeyaratne et al. (2012)	<i>P. ocellulata</i>	Sri Lanka
Aptroot et al. (2013b)	<i>P. aggregataspistea</i>	Brasil
	<i>P. aurantioinpersa</i>	Venezuela
	<i>P. cornutispora</i>	Brasil
	<i>P. flavoinpersa</i>	Equador
	<i>P. guyanensis</i>	Venezuela
	<i>P. infraleucotrypa</i>	Brasil
	<i>P. inframamillana</i>	Brasil
	<i>P. infrastrordea</i>	Guaiana
	<i>P. maritima</i>	Chile
	<i>P. mattickiana</i>	Brasil
	<i>P. minoides</i>	Guiana
	<i>P. monospora</i>	Guiana
	<i>P. paraminarum</i>	Brasil
	<i>P. perfecta</i>	Guiana
	<i>P. plicata</i>	Chile
	<i>P. rubroinpersa</i>	Venezuela
	<i>P. rubronitidula</i>	Brasil
	<i>P. rubrostigma</i>	Brasil
	<i>P. tetraspora</i>	Venezuela
	<i>P. triangularis</i>	Guiana
<i>P. viridipyrgilla</i>	Brasil	
<i>P. seminuda</i>	Ilhas Vitória	
Aptroot & Cáceres (2013)	<i>P. bispora</i>	Brasil
	<i>P. leptaleoides</i>	Brasil
	<i>P. rhomboidea</i>	Brasil
Cáceres et al. 2013	<i>P. sanguinea</i>	Brasil
Lima et al. (2013)	<i>P. reginae</i>	Brasil
	<i>P. rubromamillana</i>	Brasil
Aptroot et al. (2014)	<i>P. inspersoleucotrypa</i>	Argentina
	<i>P. punctoleucotrypa</i>	Argentina
Aptroot et al. (2015)	<i>P. abditicarpa</i>	Brasil
	<i>P. albonigra</i>	Brasil
	<i>P. aurantiacorubra</i>	Brasil
	<i>P. celaticarpa</i>	Brasil
	<i>P. cinnabarina</i>	Brasil
	<i>P. inspersicollaris</i>	Brasil
	<i>P. musaespora</i>	Brasil
	<i>P. rubrolateralis</i>	Brasil
Berger et al. (2016)	<i>Lithothelium bermudense</i>	Bermuda

Gueidan et al. (2016)	<i>Lithothelium immersum</i>	Brasil
	<i>P. minutispora</i>	Brasil
Mendonça et al. (2016)	<i>P. aurantiothallina</i>	Brasil
	<i>P. cocinea</i>	Brasil
	<i>P. diamantinensis</i>	Brasil
	<i>P. lilacina</i>	Brasil
	<i>P. supralaetior</i>	Brasil
	<i>P. violaceastroidea</i>	Brasil
Aptroot & Commom (2017)	<i>P. clavatispora</i>	EUA
Aptroot et al. (2018)	<i>P. biseptata</i>	Brasil
	<i>P. sanguineomeandrata</i>	Brasil
	<i>P. sanguineostiolata</i>	Brasil
	<i>P. subvariabilis</i>	Brasil
	<i>P. xanthinpersa</i>	Brasil
	<i>Pyrgillus aurantiacus</i>	Brasil
	<i>P. rufus</i>	Brasil
	<i>Sulcopyrenula biseriata</i>	Brasil

De acordo com as duas classificações publicadas em “*Outline of Ascomycota*” em 2007 e 2010, Pyrenulaceae possui 15 gêneros e está posicionada na ordem Pyrenulales, subclasse Chaetothyriomycetidae, e classe Eurotiomycetes (Lumbsch & Huhndorf 2007, 2010). Entretanto, Aptroot (2012) relata apenas 11 gêneros, Gueidan et al. (2016) consideram 13 gêneros, e, Lücking et al. (2017), consideram também 11 gêneros: *Anthracotheceum*, *Blastodesmia*, *Clypeopyrenis*, *Distopyrenis*, *Granulopyrenis*, *Lithothelium*, *Mazaediotheceum*, *Pyrenowilmsia*, *Pyrenula*, *Pyrgillus* e *Sulcopyrenula*. Mais recente, o último “*Outline of Ascomycota*” volta a propor 13 gêneros com a inserção de *Acrocordiella* e *Pyrenographa* (Wijayawardene et al. 2018).

2.2 ESTUDOS MOLECULARES E PERSPECTIVAS FUTURAS

Durante muitos anos, os estudos moleculares para a família Pyrenulaceae foram escassos e muitas vezes pontuais com sequências de poucas espécies, apenas para estabelecer as relações entre as principais ordens e classes em Ascomycota (Del Prado et al. 2006; Geiser et al. 2006; Grube et al. 2004; Gueidan et al. 2008; James et al. 2006; Lumbsch et al. 2004; Lumbsch & Huhndorf 2007; Lutzoni et al. 2004; Nelsen et al. 2009; Schmitt et al. 2005 e Schoch et al. 2009). Os dois maiores estudos a respeito da família foram realizados recentemente por Weerakoon et al. (2012) e Gueidan et al. (2016), o que somou uma nova

perspectiva, confirmando a necessidade de uma revisão maior para delimitação mais completa do grupo.

Um dos primeiros estudos a respeito da filogenia e sistemática de Pyrenulaceae foi sobre o gênero *Pyrgillus*, que pertence ao grupo dos líquens calicioides e caracterizado pela presença de mazéδιο (esporos maduros numerosos e restos das paredes dos ascos que formam massa pulverulenta) (Lumbsch et al. 2004; Singh & Singh 2012a). *Pyrgillus* foi incluído na família por Harris (1989) com base na semelhança morfológica entre os esporos e com o possível asco fissitunicado, o que foi aceito por Aptroot (1991) e Tibell (1996). Assim, com a reconstrução filogenética, *Pyrgillus javanicus* (Mont. & Bosch) Nyl. Agrupa-se próximo ao gênero *Pyrenula* e, juntos, formam um grupo irmão aos Chaetothyriales não liquenizados (Lumbsch et al. 2004).

Grube et al. (2004), em estudos moleculares, afirmam que Verrucariales, Chaetothyriales e Pyrenulales são grupos irmãos, caracterizados por possuírem peritécio e asco bitunicado com deiscência variando de fissitunicada a evanescente (Geiser 2006). Ericksson et al. (2004) consideravam a ordem Pyrenulales como *incertae sedis*; entretanto, os estudos de Lutzoni et al. (2004) com base em espécies de *Pyrenula*, mostraram a formação de grupos monofiléticos em Chaetothyriomycetidae com altos valores de suporte.

Em Chaetothyriomycetidae, o grupo mais basal é formado por líquens da ordem Pyrenulales, onde a liquenização mostrou ter evoluído independente uma ou duas vezes em diferentes linhagens de *Antracothecium*, *Pyrenula* e *Pyrgillus* (Del Prado et al. 2006; Gueidan et al. 2008; Schmitt 2005). Todavia, a questão da origem da liquenização em Pyrenulaceae tem sido muito debatida, pois poderia ter evoluído de forma independente na família, ou ter evoluído mais cedo nos Eurotiomycetes, e perdeu-se em ordens não liquenizadas dentro desta classe (Gueidan et al. 2008; Schoch et al. 2009).

Del Prado et al. (2006) e Nelsen et al. (2011) confirmaram que *Trypetheliaceae* pertence a Dothideomycetes e não é um grupo irmão de Pyrenulaceae como pensavam alguns pesquisadores. Estudos recentes mostraram a presença de dois grupos monofiléticos em Pyrenulaceae, com altos valores de suporte, e que podem ser divididos morfológicamente pela presença de pseudocifela em espécies de *Pyrenula* (Weerakoon et al. 2012). Resultados similares foram encontrados por Gueidan et al. (2016), entretanto com dados mais robustos. A monofilia de *Pyrenula* não foi confirmada, visto que o gênero necessita de uma revisão que inclua um número maior de sequências devido à presença de vários espécimes supostamente da mesma espécie em clados diferentes (Gueidan et al. 2016).

Apesar dos estudos com técnicas de biologia molecular, a divisão de grupos em Pyrenulaceae ainda não é muito clara e necessita de maior amostragem, principalmente de gêneros ainda não sequenciados, para melhor delimitação.

3 MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 ÁREAS DE COLETA

A família Pyrenulaceae possui ampla distribuição no Brasil e ocorre em todos os biomas do país. Com a impossibilidade de investigar todos, a logística das coletas foi estabelecida de modo a contemplar muitas áreas de dois biomas: Floresta Amazônica e Floresta Atlântica. Assim, foi possível realizar coletas em locais com vegetações típicas da: Amazônia e da Mata Atlântica e ecossistemas associados: Manguezal, Restinga e Brejo de Altitude (Tabela 2).

Tabela 2. Locais de coletas e respectivos biomas.

Área	Estado	Bioma
Base Silva Guararapes	Rondônia	Amazônia
Parque Natural Ecológico	Rondônia	Amazônia
Sítio Seu Careca	Rondônia	Amazônia
Sítio Primavera	Rondônia	Amazônia
Floresta Nacional Jamari	Rondônia	Amazônia
Reserva Floresta Adolfo Ducke	Amazonas	Amazônia
Serra da Jiboia	Bahia	Brejo de Altitude
Serra da Guia	Sergipe	Brejo de Altitude
APA da Serra do Barbado – Chapada Diamantina	Bahia	Brejo de Altitude
Povoado Ouro Verde – Chapada Diamantina	Bahia	Brejo de Altitude
Mata dos Coqueiros – Chapada Diamantina	Bahia	Brejo de Altitude
Piatã	Bahia	Brejo de Altitude
Reserva Biológica Guaribas	Paraíba	Restinga
RPPN Mata estrela	Rio Grande do Norte	Restinga
FloNa da Restinga de Cabedelo	Paraíba	Restinga
Jardim Botânico de Recife	Pernambuco	Mata Atlântica
RPPN Fazenda São Pedro	Alagoas	Mata Atlântica
Parque Nacional Serra de Itabaiana	Sergipe	Mata Atlântica
São Francisco do Sul	Santa Catarina	Manguezal
Rebio Saltinho	Pernambuco	Mata Atlântica
Parque Estadual Mata do Pau Ferro	Paraíba	Brejo de Altitude

3.2 COLETA E PROCESSAMENTO DO MATERIAL

As coletas foram realizadas utilizando o método oportunista aleatório (Cáceres et al. 2008a, Sipman et al. 1996). Foram visitadas cerca de 100 árvores em cada área, seguindo trilhas e em alguns momentos dentro da mata, sempre que observados talos liquênicos. Nas árvores estudadas, as amostras foram retiradas com o auxílio de faca e martelo a partir da

seleção visual dos talos liquênicos por cerca de 3 a 5 minutos, com auxílio de lupa de mão de 20× de aumento. Em campo, as amostras foram acondicionadas em sacos de papel onde foram anotados dados de georreferenciamento, número do coletor, data e local da coleta. Em seguida, o material foi acondicionado em prensas botânicas, entre jornal e papelão, em temperatura ambiente, por uma semana. Depois de seco, foram confeccionadas exsicatas em papel cartão (15×9 cm) onde as amostras foram coladas. As amostras foram submetidas a congelamento em freezer a -22°C para minimizar a contaminação por outros fungos e artrópodes. Coleções de referência do material foram depositadas nos Herbários URM (Universidade Federal de Pernambuco) e ISE (Universidade Federal de Sergipe, Campus Professor Alberto Carvalho).

3.3 IDENTIFICAÇÃO DAS ESPÉCIES

Para identificação das espécies de Pyrenulaceae, foram feitas secções transversais no talo e ascoma com auxílio de lâmina de aço (tipo gilette) em microscópio estereoscópico binocular. Posteriormente, foi feita a análise dos cortes ao microscópio óptico, em preparação com água destilada, onde foram observadas características morfológicas como: tamanho, coloração e septação dos ascósporos, inspersão do himênio, entre outros caracteres de importância taxonômica, a depender do grupo.

Testes histoquímicos foram realizados utilizando solução aquosa de hidróxido de potássio (KOH 10%) para observação de reações com compostos secundários e a formação de cristais, e solução lugol (I 2%), para reações amilóide e dextrinóide, comumente empregados em taxonomia de fungos liquenizados. Da mesma forma, também foram feitos testes com hipoclorito de sódio (C) (água sanitária comercial, NaClO), parafenilenodiamina (P) e luz Ultravioleta (UV). Para a identificação das espécies foi utilizada bibliografia especializada para cada grupo taxonômico, exemplo de: Aptroot (1991, 2012), Aptroot et al. (2008, 2013b) e Cáceres (2007).

3.4 EXTRAÇÃO, PURIFICAÇÃO E SEQUENCIAMENTO DE DNA

Em laboratório, após o processamento do material, foram retirados fragmentos dos ascomas e talo previamente congelados a -22°C com o auxílio de bisturi e pinça previamente limpos com álcool 70%, e recolhidos em tubos tipo Eppendorf de 1,5 ml. O DNA foi extraído utilizando o kit de extração de DNA e PCR para tecidos vegetais da marca Sigma (Sigma-

Aldrich REDEExtract-N-Amp Plant PCR Kit – (St. Louis, Missouri, U.S.A.), com adaptações às instruções do fabricante. O sucesso da extração foi verificado através de eletroforese em gel de agarose.

Foram amplificados por meio da reação em cadeia da polimerase (PCR), as regiões mtSSU e nuLSU utilizando os primers; mtSSU: mr-SSU1 e mr-SSU3R (Zoller et al. 1999); para nuLSU: LR3 (Vilgalys & Hester 1990) e LR0R (Vilgalys Website? ou Cubeta et al. 1991). Os parâmetros de ciclagem da reação foram 95 °C por 5 min, 35 ciclos de 94 °C por 45s, 50 °C 60 s, 72° 90 s por fim 72 °C por 10 min para desnaturação do mtSSU. Para nuLSU foram 95 °C à 3 min, 35 ciclos de 94 °C por 45s, 54 °C por 45s e 72 °C por 60 s por fim 72 °C por 10min. Os resultados das amplificações foram verificados por eletroforese em gel de agarose 2% e os produtos amplificadores foram purificados com a enzima Exosap e enviados para sequenciamento.

3.5. ALINHAMENTO DAS SEQUÊNCIAS E ANÁLISES FILOGENÉTICAS

As sequências obtidas foram alinhadas com outras recuperadas do GenBank com o auxílio do programa MAFFT 7 (Katoh et al. 2009, Katoh 2013) e editadas usando o programa BioEdit 7.2.0 (Hall 1999). A caracterização molecular final foi feita com a avaliação filogenética e construção de árvores usando Máxima Verossimilhança (MV), com o programa RAxML 7.2.6 (Stamatakis 2006), usando o modelo geral reversível GTR com 1000 repetições de bootstrap para MV.

3.6 ANÁLISE ESTATÍSTICA PARA A PREVISÃO DE ESPÉCIES

A metodologia utilizada para inferir os dados foi adaptada de Lücking et al. (2014a, b) e Aptroot et al. (2016b), que recentemente forneceram previsões globais para as famílias Graphidaceae e Trypetheliaceae e uma previsão regional para o gênero basidiolíqueno *Cora*. Este método fornece uma estimativa linear, que é calculada a partir de uma combinação de dados conhecidos, incluindo tipos de vegetação e sua extensão por gride, riqueza relativa da família por tipo de vegetação, observações conhecidas de todas as espécies da família por gride e esforço amostral.

Registros de ocorrências conhecidas para Pyrenulaceae foram retirados de estudos publicados, repositórios on-line e trabalhos em preparação pelos autores, incluindo várias novas espécies a serem descritas. O conceito de espécie para os dois maiores gêneros seguiu

Aptroot (2012), que forneceu uma chave mundial de *Anthracothecium* e *Pyrenula*. Foram incluídos ainda os gêneros *Clypeopyrenis*, *Distopyrenis*, *Granulopyrenis*, *Lacrymospora*, *Lithothelium*, *Mazaediothecium*, *Parapyrenis*, *Pyrenographa*, *Pyrenowilmsia*, *Pyrgillus* e *Sulcopyrenula* (Aptroot 1991, 1995, 2006, 2009a, 2009b, 2012; Harada 1999, 2000, Harada & Yamamoto 2007, Harris 1989, Shi et al. 2015; Singh e Singh 2012a, 2012b). Numerosos trabalhos foram analisados para documentar as ocorrências de espécies por gride, a quantidade de espécimes registrados (para co-estimar o esforço amostral), autores dos estudos (para co-estimar esforço amostral) e data de publicação (Alstrup & Aptroot 2005; Aptroot 1991, 1995, 2002a, b, 2003, 2006, 2009b, 2012, 2014, 2016, Aptroot et al. 1997, 2007, 2008, 2012a, b, 2013a, b, 2014, 2015, 2016b, Aptroot & Sipman 2001, Aptroot & Sparrius 2006; Aptroot & Seaward 2009; Aptroot & Cáceres 2013, 2016; Aptroot & John 2015; Bungartz et al. 2012, Cáceres 2007; Cáceres et al. 2008a, b, 2013, 2014; Dodge 1953; Elix & McCarthy 1998; Etayo & Aptroot 2003, 2006; Flakus et al. 2013; Gueidan et al. 2016; Harada 1999, 2000; Harada & Yamamoto 2007; Harris 1989, 1995; Hekking & Sipman 1998; Imshaug 1957a, 1957b, Käffer et al. 2010, 2011, 2015; Kashiwadani et al., 2009; Koch 2016; Lima et al. 2013; Lumbsch et al. 2011; McCarthy 1996, 2015; Mendonça et al. 2016; Menezes et al. 2011, 2013; Moon & Aptroot 2009; Ram & Sinha 2010; Seaward & Aptroot 2009; Shi et al. 2015; Singh e Singh 2012a, b; Singh et al. 2015; Spielmann 2006; Sipman et al. 2008, 2013; Sipman e Aptroot 1992; Smith et al. 2009; Upreti 1998; Van den Boom & Sipman 2014; Van den Boom et al. 2011; Wang et al. 2004; Weerakoon & Aptroot 2016, Weerakoon et al. 2012; Wijeyaratne et al. 2012; Wirth et al. 2013; Xavier-Leite et al. 2015). Isso resultou em uma matriz de ocorrência conhecida para 46 grades e 307 táxons, incluindo uma coluna para ocorrências extratropicais e estimativas de esforço de amostragem para as 46 grades com pontuação variando de 0 a 4, de um máximo de 5 (Tabela Suplementar S1). Assim, foi assumido que apenas um gride (5: América Central) tinha um esforço máximo de amostragem.

Como as espécies de Pyrenulaceae são em grande parte tropicais, utilizaram-se os mesmos 46 grades que os de Graphidaceae e Trypetheliaceae e calcularam-se as estimativas extratropicais separadamente (Lücking et al., 2014a; Aptroot et al., 2016b). A autoecologia de Pyrenulaceae é semelhante à de Graphidaceae, com a maioria dos táxons encontrada em biomas de floresta tropical; portanto, usaram-se os dados de linha de base do tipo de vegetação da mesma maneira que para Graphidaceae para calcular um score de GIS baseado em gride (Lücking et al., 2014a; Tabela Suplementar S2). A partir dos dados da linha de base, computou-se uma pontuação combinada da grade $GS_{\text{Combinada}}$ da mesma forma que para

Graphidaceae, multiplicando a pontuação da amostragem por $GS_{\text{Amostragem}}$ pela pontuação GIS e uma pontuação "remota", levando em conta a menor riqueza em arquipélagos oceânicos remotos como o Haváí (Tabela 1). O número observado de espécies por grade foi então plotado em relação à pontuação da grade combinada para calcular a regressão linear de melhor ajuste usando o coeficiente de regressão de Pearson. O m_{Grides} de inclinação resultante desta regressão foi usado para calcular o número previsto de espécies $S_{\text{Pre (Grilde)}}$ por gride (Tabela 1), definindo o esforço de amostragem para 5 para cada gride, empregando a fórmula:

$$(1) S_{\text{Pre (Grilde)}} = m_{\text{Grides}} \times GS_{\text{Combinada}} \times (5 / GS_{\text{Amostragem}}).$$

O total de $S_{\text{Pre (Grilde)}}$ em todas os grides serviu então para estimar a riqueza global $S_{\text{Pre (Global-Grilde)}}$ usando a faixa de gride média predita D_{Pre} da seguinte forma:

$$(2) S_{\text{Pre (Global-Grilde)}} = \Sigma S_{\text{Pre (Grilde)}} / D_{\text{Pre}}.$$

Para estimar a média da faixa de grade predita D_{Pre} por espécie da faixa de grade observados, traçou-se um histograma baseado no número observado de espécies (N_{Obs}) com um determinado número de ocorrências de grides, com as espécies mais frequentemente observadas (*Pyrenula mamillana*) sendo encontradas em 25 espécies fora de 46 grides. O histograma foi então "maximizado" assumindo que as espécies mais frequentemente observadas poderiam, teoricamente, ocorrer em até 46 grides, de modo que o eixo x do histograma foi multiplicado pelo fator 46/25 para reter a forma exponencial do histograma. O histograma "maximizado" foi então transformado em log para permitir a regressão linear, excluindo frequências de grade com taxa zero. O gradiente resultante $m_{\text{Histograma}}$ e intercepto $b_{\text{Histograma}}$ desta regressão linear permite estimar o número de espécies $N_{\text{Pre (Grilde)}}$ com uma determinada faixa de gride e, portanto, a média prevista de intervalo de gride por espécie D_{Pre} , usando as possíveis faixas de gride F_{Grilde} entre 1 e 46 como segue:

$$(3) N_{\text{Pre (Grilde)}} = 10^{[b_{\text{Histograma}} + m_{\text{Histograma}} \times \text{Log}_{10}(F_{\text{Grilde}})]}.$$

$$(4) D_{\text{Pre}} = \Sigma (N_{\text{Pre (Grilde)}} \times F_{\text{Grilde}}) / \Sigma N_{\text{Pre (Grilde)}}.$$

A abordagem do histograma permite estimar separadamente o total de espécies $S_{\text{Pre (Global-Histograma)}}$, somando-se a todas as frequências de gride preditas F_{Grid} :

$$(5) S_{\text{Pre (Histograma Global)}} = \Sigma N_{\text{Pre (Grilde)}}.$$

$$(5a) S_{\text{Pre (Histograma Global)}} = \Sigma (N_{\text{Pre (Grilde)}} \times F_{\text{Grilde}}) / D_{\text{Pre}}.$$

$$(5b) S_{\text{Pre (Histograma Global)}} = \Sigma (10^{[b_{\text{Histograma}} + m_{\text{Histograma}} \times \text{Log}_{10}(F_{\text{Grilde}})]} \times F_{\text{Grilde}}) /$$

D_{Pre} .

Teoricamente, ambas as abordagens devem resultar na mesma estimativa, a saber:

$$(6) S_{\text{Pre (Global-Grilde)}} = S_{\text{Pre (Histograma Global)}}.$$

Inicialmente, este não será o caso, mas pode ser realizado ajustando iterativamente o intercepto $b_{\text{Histograma}}$ da regressão do histograma mantendo a inclinação $m_{\text{Histograma}}$ constante, o que resulta em ajuste simultâneo de D_{Pre} e convergência de $S_{\text{Pre (Global-Gride)}}$ e $S_{\text{Pre (Global-Histograma)}}$:

$$(2) S_{\text{Pre(Grilde)}} = \sum S_{\text{Pre(Grilde)}} / D_{\text{Pre}}$$

$$(5) S_{\text{Pre(Histograma Global)}} = \sum N_{\text{Pre(Grilde)}}$$

$$(4,5) S_{\text{Pre(Histograma Global)}} = \sum 10^{[b_{\text{Histograma}} + m_{\text{Histograma}} \times \text{Log}_{10}(F_{\text{Grilde}})]}$$

$$(2,4,5) \sum S_{\text{Pre(Grilde)}} / D_{\text{Pre}} = \sum 10^{[b_{\text{Histograma}} + m_{\text{Histograma}} \times \text{Log}_{10}(F_{\text{Grilde}})]}$$

$$(2,4,5) D_{\text{Pre}} = \sum S_{\text{Pre(Grilde)}} / \sum 10^{[b_{\text{Histograma}} + m_{\text{Histograma}} \times \text{Log}_{10}(F_{\text{Grilde}})]}$$

O ajuste iterativo de $b_{\text{Histograma}}$ é obtido começando com o valor original e aumentando ou diminuindo aleatoriamente por um determinado valor, por ex. 10% do valor original. O resultado resultante $b_{\text{Histograma}}$ e D_{Pre} são então usados nas equações (2) e (5b) e a diferença entre (2) e (5b) é calculada, comparada com a diferença original. Dependendo se a diferença diminui ou aumenta, a direção e o valor do ajuste de $b_{\text{Histograma}}$ é refinado iterativamente até que a diferença converge contra zero, ou seja, $S_{\text{Pre (Global-Grilde)}} \approx S_{\text{Pre (Histograma Global)}}$.

As análises estatísticas foram realizadas no Statsoft STATISTICA 6.0 e no Windows EXCEL 2010.

4 RESULTADOS

4.1 BIODIVERSIDADE E TAXONOMIA

Com a realização de 24 coletas, onde aproximadamente 1000 amostras foram obtidas, e 66 espécies de Pyrenulaceae foram identificadas (Figuras 1 a 9). Dentre estas, 11 espécies são novas para a ciência das quais; as descrições de seis dessas já foram publicadas (*Pyrenula aurantiiothallina* C. O. Mendonça, Aptroot & M. Cáceres, *P. coccinea* C. O. Mendonça, Aptroot & M. Cáceres, *P. diamantinensis* C. O. Mendonça, Aptroot & M. Cáceres, *P. lilacina* C. O. Mendonça, Aptroot & M. Cáceres, *P. supralaetior* C.O. Mendonça, Aptroot & M. Cáceres, *P. violaceastroidea* C. O. Mendonça, Aptroot & M. Cáceres). Cinco estão em processo de descrição e algumas são novos registros para o Brasil e para a região onde foi coletada. Em suma, 86% do material coletado correspondem a representantes de *Pyrenula* e 14% estão distribuídos entre espécies de: *Anthracothecium*, *Distopyrenis*, *Lithothelium* e *Pyrgillus*. Os demais gêneros pertencentes à família (*Clypeopyrenis*, *Granulopyrenis*, *Mazaediothecium*, *Parapyrenis*, *Polypyrenula*, *Pyrenographa*, *Pyrenowilmsia*, *Sulcopyrenula*) não são de fácil reconhecimento em campo e/ou possuem distribuição geográfica específica, portanto não ocorrendo no Brasil.

Neste estudo, também foram revisados alguns espécimes de Pyrenulaceae coletados em Cuba e depositados no herbário B de Berlim. Assim, das cerca de 60 amostras identificadas provenientes de Cuba, 25 são espécies de *Pyrenula* (duas destas consideradas novas para a ciência): *Pyrenula* aff. *cubana*, *P. astroidea*, *P. immissa*, *P. adacta*, *P. quassiicola* 2, *P. thelemopha* 1, *P. quassiicola* 4, *P. wrightii*, *P. bahiana*, *P. thelemopha* 2, *P. quassiicola* 7, *P. cayanensis*, *P. aff. anomala*, *P. confinis*, *P. ochraceoflavens*, *P. ochraceoflava*, *P. anomala*, *P. cruenta*, *P. septicollaris*, *P. acutispora*, *P. microtheca*, *P. mamillana*, *Pyrenula spec. nov. 1* e *Pyrenula spec. nov. 2*.

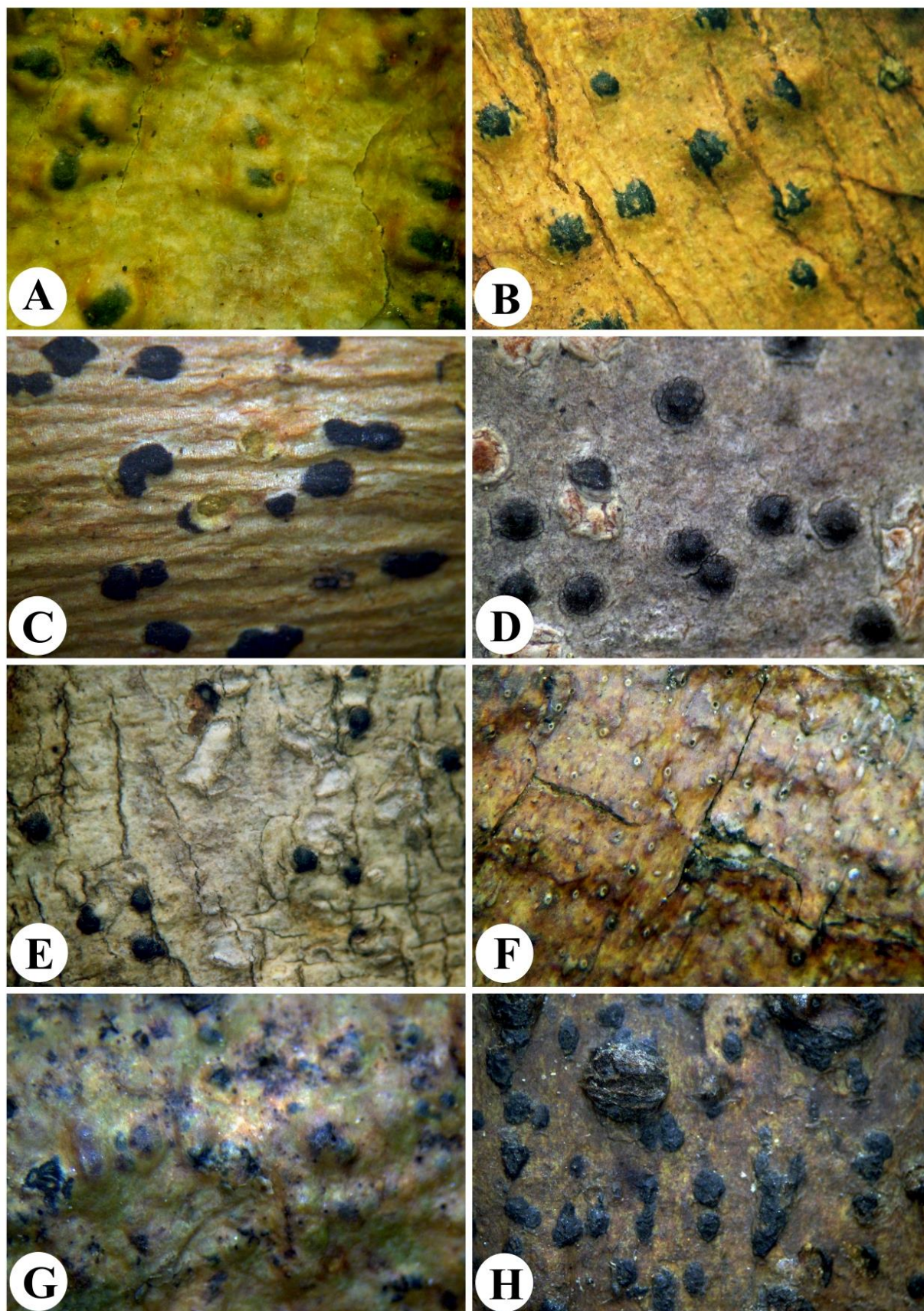


Figura 1. A. *Anthracothecium australiense*, B. *A. prasinum*, C. *Distopyrenis composita*, D. *Distopyrenis* sp. E. *Lithothelium illotum*, F. *L. immersum*, G. *Pyrenula acutispora*, H. *P. aggregata*.

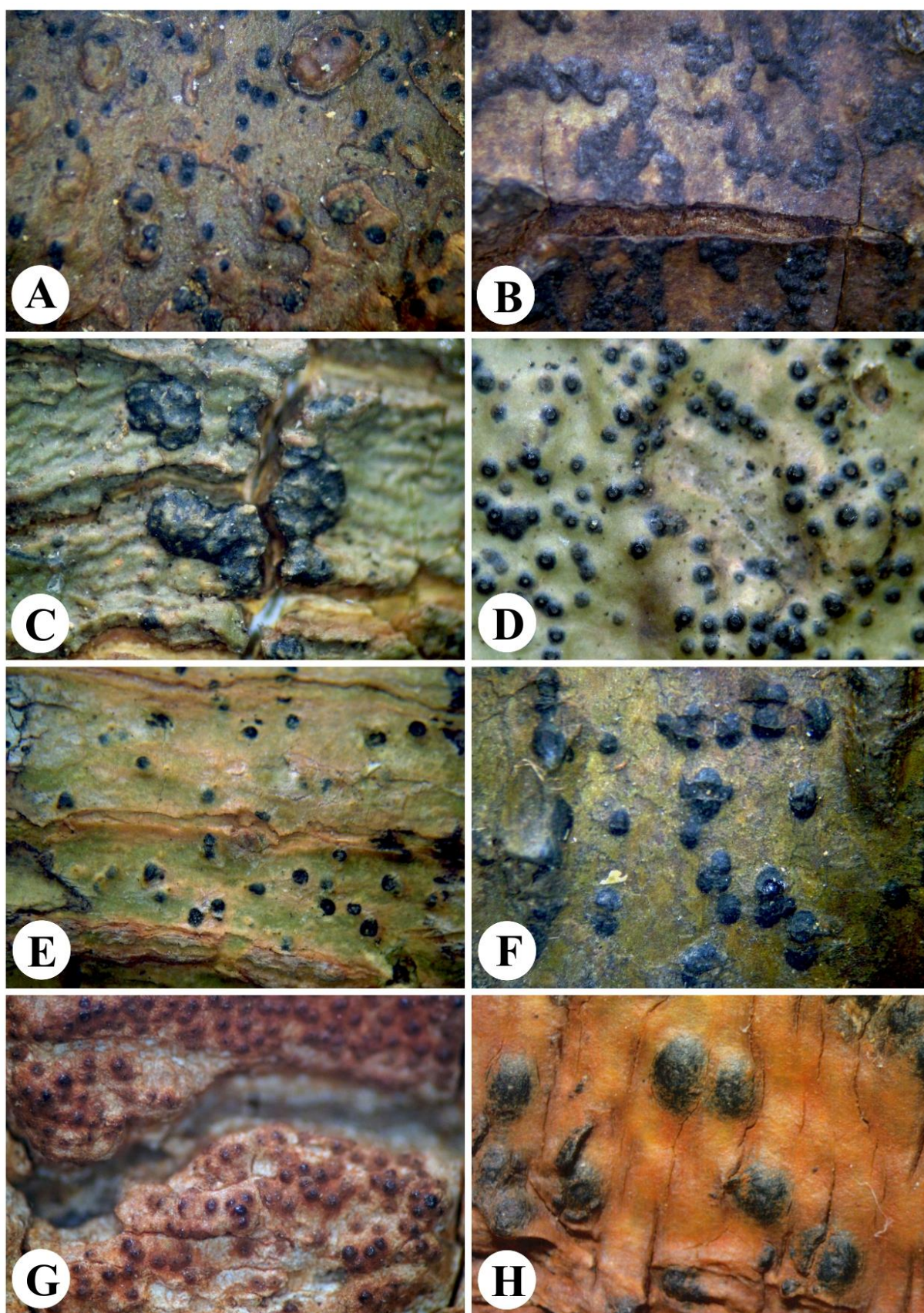


Figura 2. A. *Pyrenula aggregataspisteae*, B. *P. anomala*, C. *P. arthoniotheca*, D. *P. aspisteae*, E. *P. astroidea*, F. *P. atropurpurea*, G. *P. auranthiacorubra*, H. *P. aurantiothallina*.

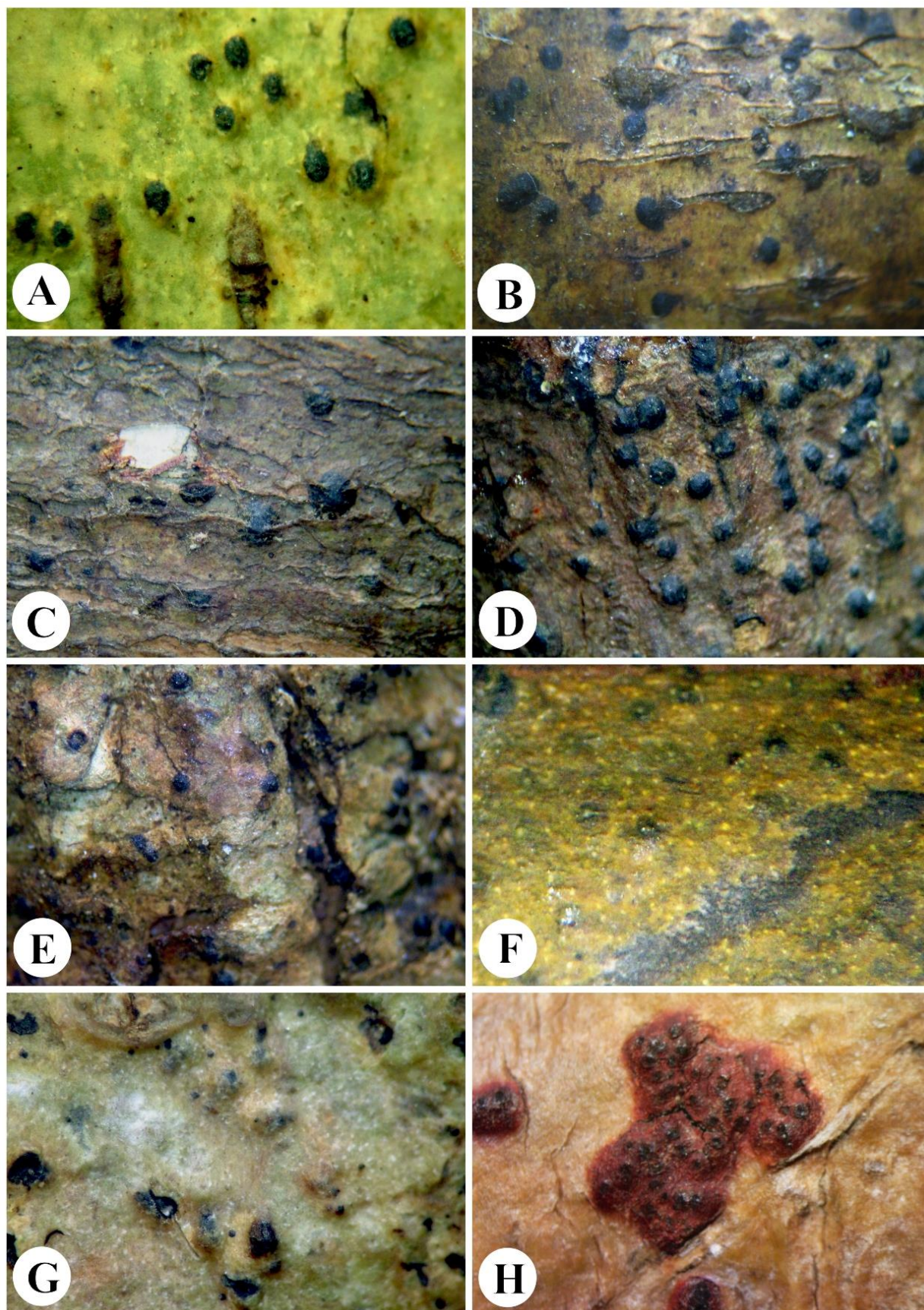


Figura 3. A. *Pyrenula bahiana*, B. *P. balia*, C. *P. caracasana*, D. *P. castanea*, E. *P. cayennensis*, F. *P. cerina*, G. *P. circumfiniens*, H. *P. coccinea*.

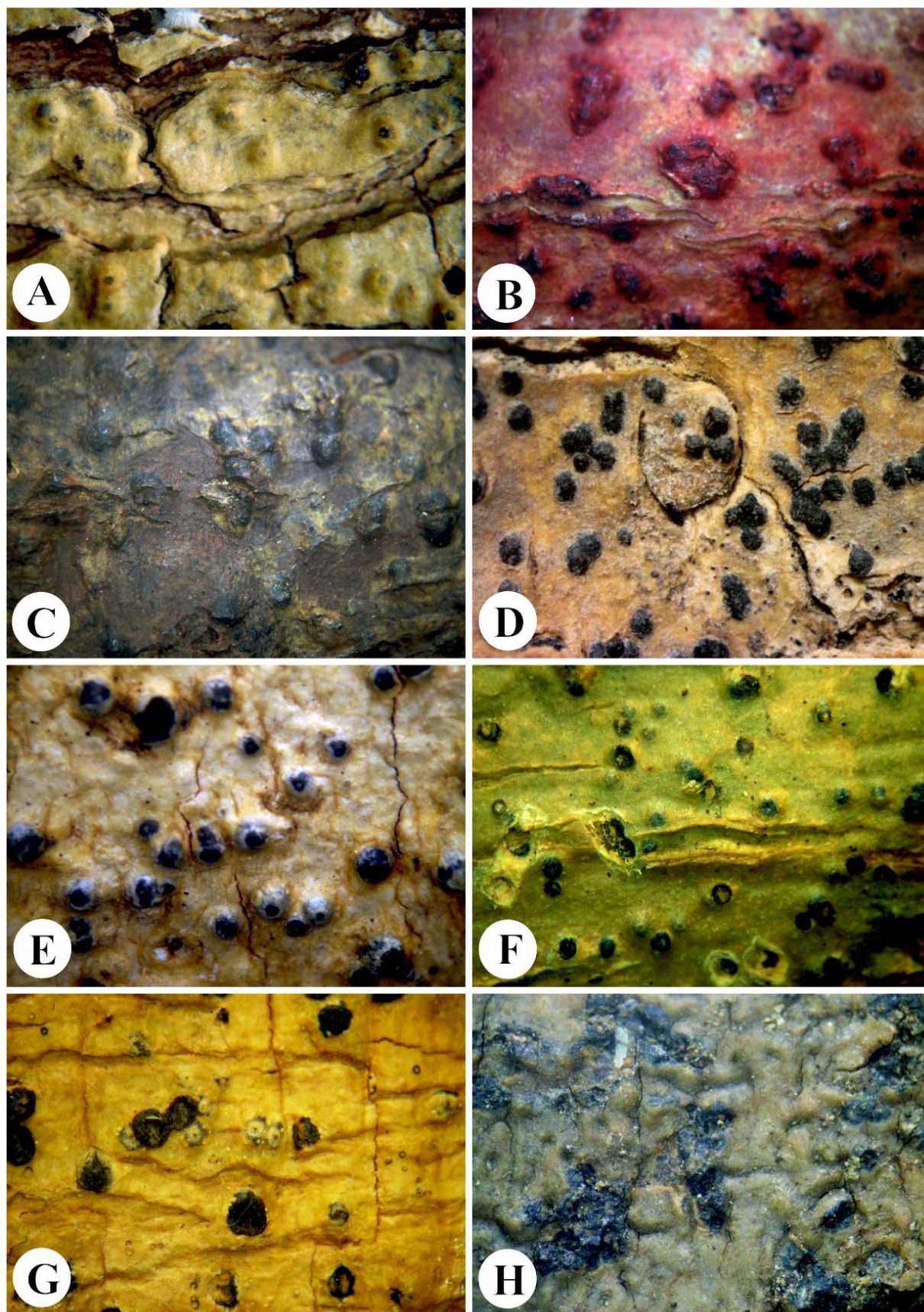


Figura 4. A. *Pyrenula complanata*, B. *P. cruenta*, C. *P. cubana*, D. *P. diamantinensis*, E. *P. duplicans*, F. *P. globifera*, G. *P. immissa*, H. *P. infraleucotrypa*.

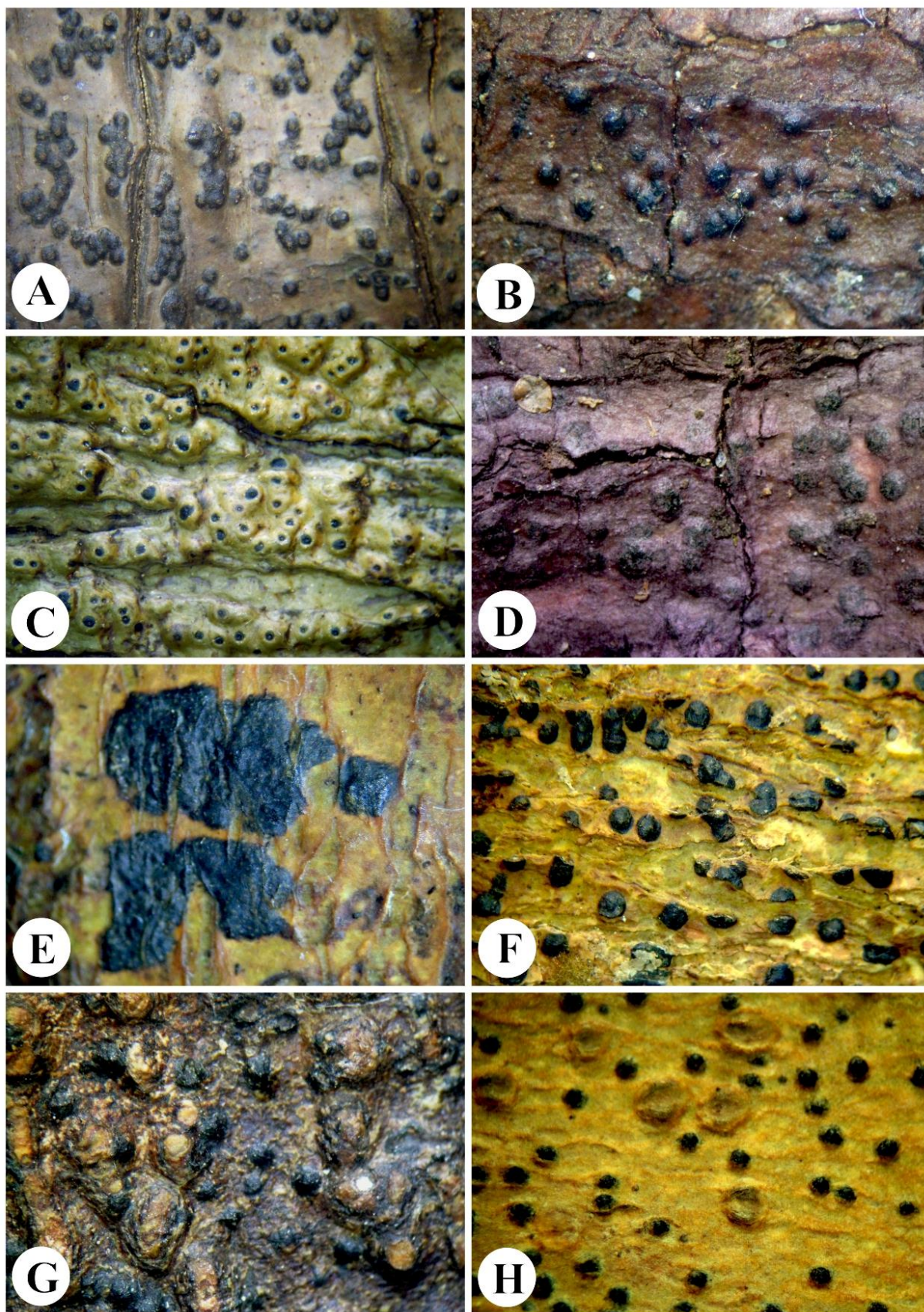


Figura 5. A. *Pyrenula inframamillana*, B. *P. laetior*, C. *P. leucostoma*, D. *P. lilacina*, E. *P. lineatostroma*, F. *P. mamillana*, G. *P. mastophora*, H. *P. melanophthalma*.

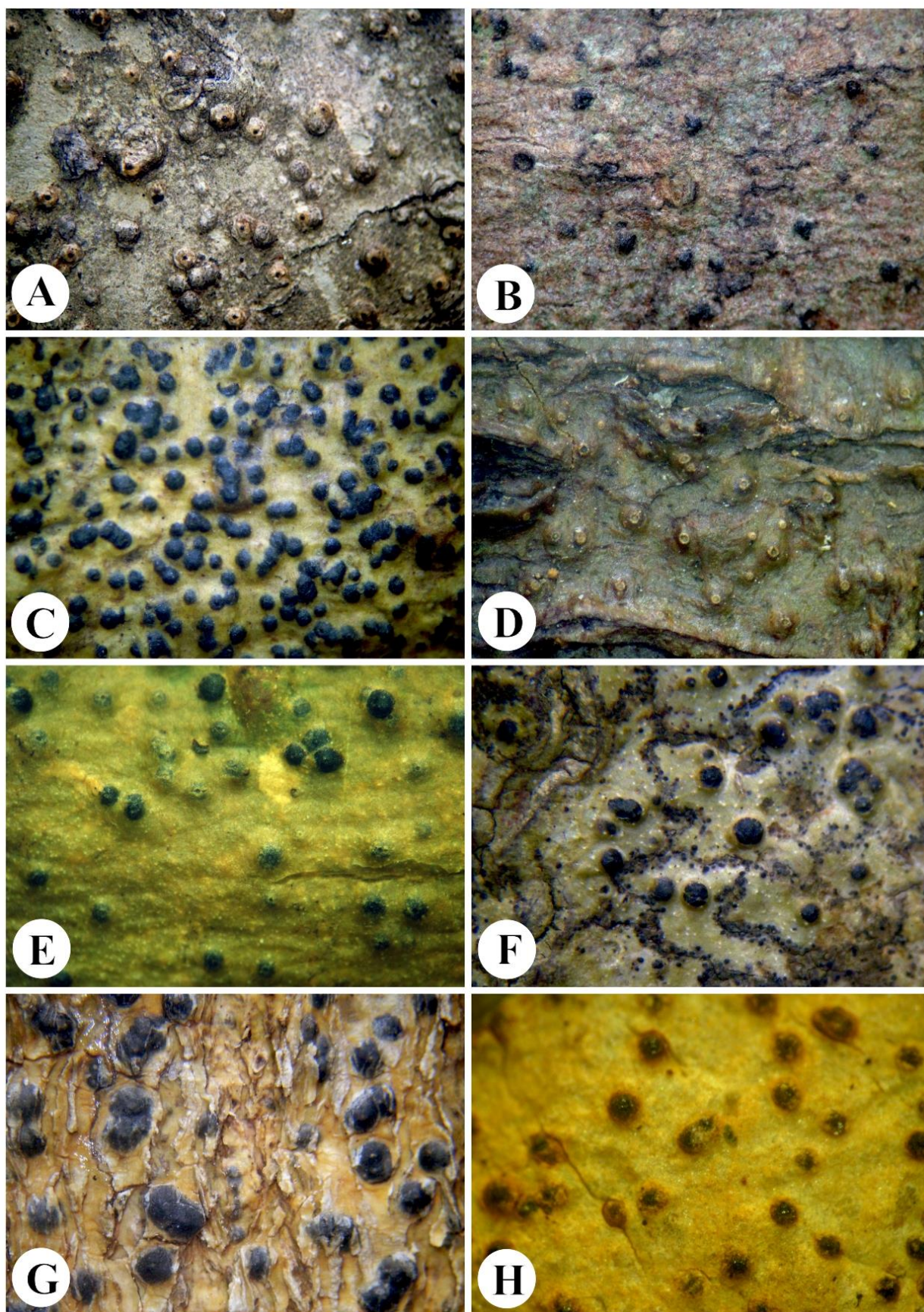


Figura 6. A. *Pyrenula micromma*, B. *P. microtheca*, C. *P. minor*, D. *P. minutispora*, E. *P. neosandwicensis*, F. *P. nitida*, G. *P. novemseptata*, H. *P. ochraceoflava*.

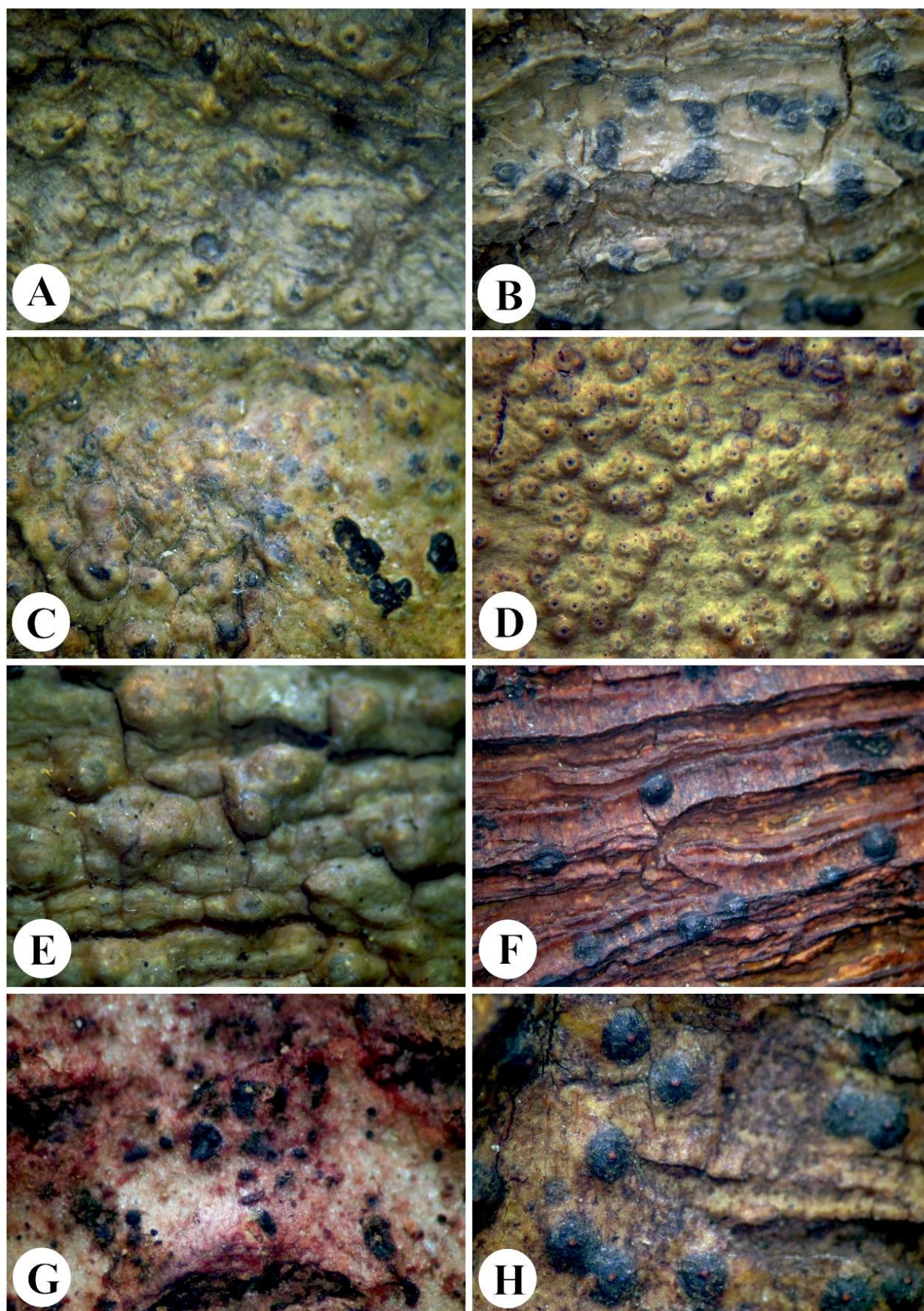


Figura 7. A. *Pyrenula papillifera*, B. *P. paraminarum*, C. *P. pyrenastrospora*, D. *P. pyrenuloides*, E. *P. quassiaecolla*, F. *P. rubromamillana*, G. *P. rubronitidula*, H. *P. rubrostigma*.

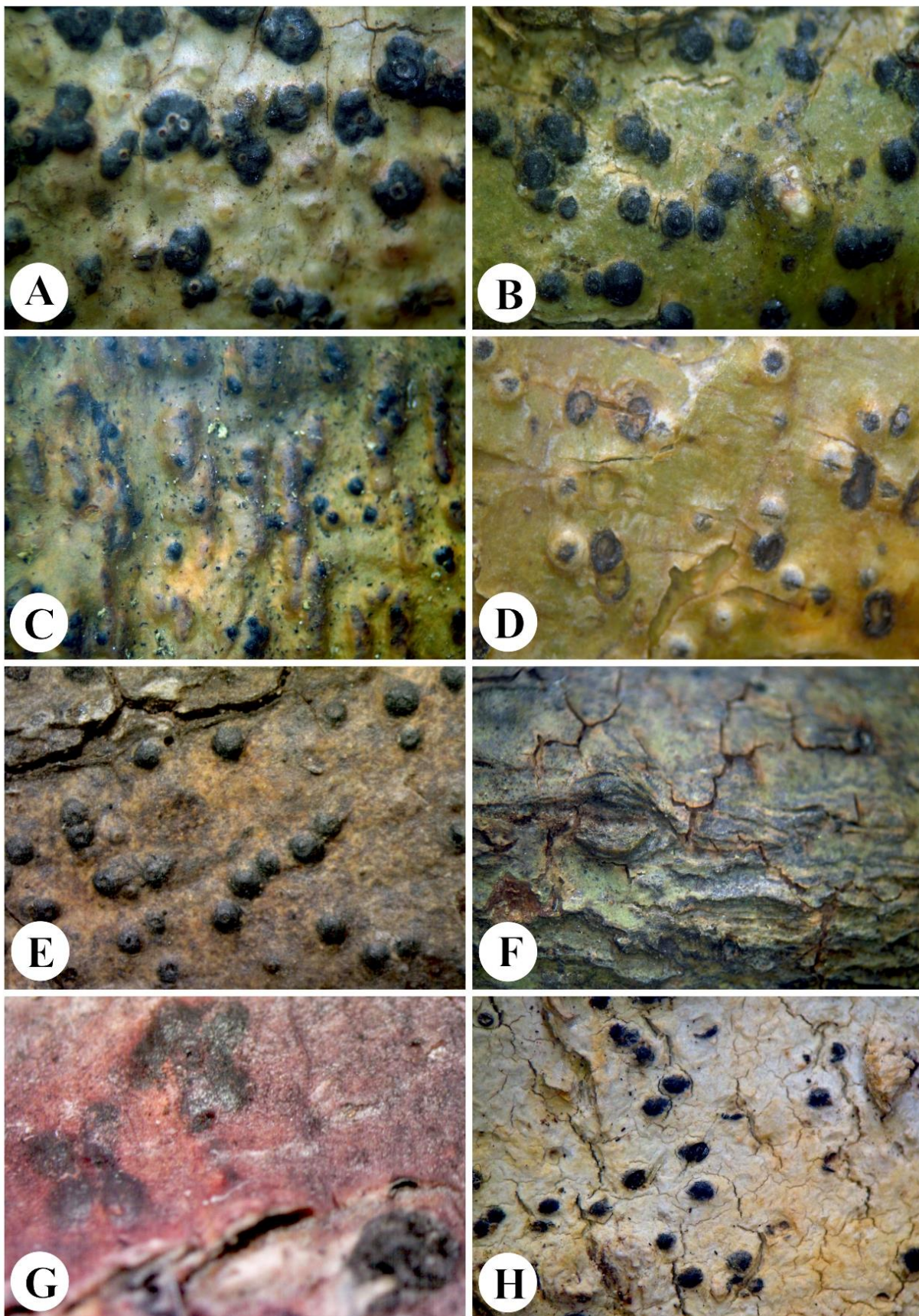


Figura 8. A. *Pyrenula septicollaris*, B. *P. subducta*, C. *P. subgragantula*, D. *P. supraelucida*, E. *P. supralaetior*, F. *P. tristissima*, G. *P. violaceoastroidea*, H. *P. xanthispersa*.

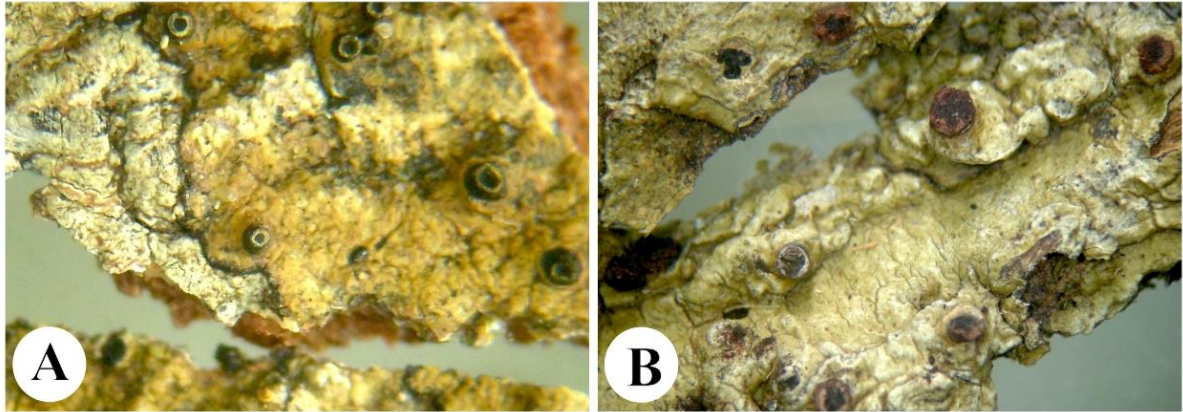


Figura 9. A. *Pyrgillus aurantiacus*, B. *P. rufus*.

4.1.1 Novos registros

O Brasil, maior país da América Latina e da região tropical, concentra uma das maiores diversidade e riqueza de espécies de Pyrenulaceae. Vários estudos publicados recentemente mostram que, principalmente, a região Nordeste do país possui uma grande concentração de espécies e gêneros da família. Os novos registros aqui citados (Tabela 3); foram baseados na checklist elaborada para a família e que está em processo de publicação, e na base de dados do Global Biodiversity Information Facility (GBIF).

Cinco espécies foram identificadas pela primeira vez para o Brasil, 11 para a região Norte e três para a região Nordeste. Para o Rio Grande do Norte, nove espécies foram identificadas como novos registros, 19 são novas para a Paraíba, seis para o Amazonas, duas para Alagoas, três para Rondônia, três para a Bahia, três para Pernambuco e uma para Sergipe.

Tabela 3. Novas ocorrências de Pyrenulaceae encontradas no Brasil.

Espécies	País		Região					Estados				
	BR	N	NE	RN	PB	AM	AL	RO	BA	PE	SE	
<i>Anthracothecium australiense</i>	X											
<i>Lithothelium illotum</i>	X											
<i>Pyrenula acutispora</i>					X							
<i>Pyrenula aggregata</i>		X			X							
<i>Pyrenula aggregataspistea</i>						X	X					
<i>Pyrenula aspistea</i>		X		X			X					
<i>Pyrenula astroidea</i>					X							
<i>Pyrenula atropurpurea</i>			X									
<i>Pyrenula aurantiacorubra</i>					X							
<i>Pyrenula aurantiotalina</i>					X							
<i>Pyrenula bahiana</i>					X							
<i>Pyrenula balia</i>		X			X							

<i>Pyrenula castanea</i>			X					
<i>Pyrenula cayennensis</i>		X						
<i>Pyrenula circumfiniens</i>				X				
<i>Pyrenula complanata</i>							X	
<i>Pyrenula cruenta</i>		X			X			
<i>Pyrenula cubana</i>			X					
<i>Pyrenula duplicans</i>				X				
<i>Pyrenula immissa</i>	X							
<i>Pyrenula inframamillana</i>				X				X
<i>Pyrenula leucostoma</i>				X				
<i>Pyrenula lineatostroma</i>					X		X	X
<i>Pyrenula mamillana</i>			X	X	X		X	
<i>Pyrenula mastophora</i>			X					
<i>Pyrenula melanophthalma</i>	X							
<i>Pyrenula micromma</i>				X				
<i>Pyrenula microtheca</i>				X				
<i>Pyrenula minor</i>			X	X				
<i>Pyrenula minutispora</i>					X			
<i>Pyrenula ochraceoflava</i>				X				
<i>Pyrenula papillifera</i>				X				
<i>Pyrenula paraminarum</i>								X
<i>Pyrenula pyrenuloides</i>			X	X				
<i>Pyrenula rubromamillana</i>		X						
<i>Pyrenula rubronitidula</i>					X			
<i>Pyrenula rubrostigma</i>				X	X		X	X
<i>Pyrenula septicollaris</i>		X				X		
<i>Pyrenula subgregantula</i>	X							
<i>Pyrenula tristissima</i>				X				

4.1.2 Checklist de Pyrenulaceae do Brasil

Pyrenulaceae Rabenh.

Anthracothecium Hampe ex A. Massal.

Anthracothecium macrosporum (Hepp.) Müll. Arg. *Linnaea* 43: 44 (1880)

Estado: Santa Catarina, Aptroot & van den Boom (1995)

Sinônimos: *Anthracothecium columellatum* (Vain.) Zahlbr.;

Julella dactylospora Rehm

Anthracothecium prasinum (Eschw.) R.C. Harris, Egan, *Bryologist* 90(2): 163 (1987)

Estado: Pará, Rio Grande do Norte, Aptroot (1991), Minas Gerais, Aptroot (2002), São Paulo, Malme (1929) Sergipe, Cáceres et al. (2014)

Sinônimos: *Anthracothecium praelustre* (Kremp.) Müll. Arg.;

A. eschweileri Müll. Arg.

Anthracothecium australiense (Müll. Arg.) Aptroot 1997, *Bibliotheca Lichenol.* 64: 17 (1997)

Estado: Rio Grande do Norte, reportado neste estudo.

Distopyrenis Aptroot

Distopyrenis composita R.C. Harris *More Florida Lichens, Incl. 10 Cent Tour Pyrenol.* (New York): 95 (1995)

Estado: Sergipe, Cáceres et al. (2014), Rio Grande do Sul, Kaffer et al. (2014)

Granulopyrenis Aptroot

Granulopyrenis hymnothora (Ach.) Aptroot *Bibliotheca Lichenol.* 44: 93 (1991)

Estado: (Não informado) Aptroot (1991)

Sinônimos: *Tomasellia nigrescens* Müll. Arg.

Lithothelium Müll. Arg.

Lithothelium burchellii Müll. Arg.

Estado: (Não informado) Aptroot (2005)

Sinônimos: *Pleurotrema burchellii* Müll. Arg.

Lithothelium paraguayense Müll. Arg., *Revue mycol.*, Toulouse 10(no. 40): 180 (1888)

Estado: Santa Catarina Aptroot (1991)

Lithothelium illotum (Vain.) Aptroot, *Bibliotheca Lichenol.* 44: 60 (1991)

Estado: Ceará reportado neste estudo

Lithothelium immersum Aptroot & M. Cáceres, *Mycol. Progr.* 15(1/7): 18 (2015)

Estado: Rondônia Gueidan et al. (2016)

Lithothelium obtectum (Müll. Arg.) Aptroot, *Bibliotheca Lichenol.* 44: 62 (1991)

Estado: Não informado

Pyrenula Ach.

Pyrenula abditicarpa Aptroot & M. Cáceres, *Phytotaxa* 197 (3): 197–206

Estado: Sergipe, Aptroot et al. (2015)

Pyrenula acutispora Kalb & Hafellner *Herzogia* 9(1-2): 84 (1992)

Estado: Pernambuco, Lima (2013)

Pyrenula adacta Fée *Essai Crypt. Exot.* (Paris): 74 (1825) [1824]

Estado: Mato Grosso, Malme (1924b)

Sinônimos: *Parathelium dilutum* Malme

Pyrenula aggregata (Fée) Fée *Essai Crypt. Exot.*, *Suppl. Révis.* (Paris): 80 (1837)

Estado: Ceará, Menezes (2013)

Pyrenula aggregataspistea Aptroot & M. Cáceres *The Lichenologist* 45(2): 169–198

Estado: Rondônia, Aptroot et al. (2013a), Sergipe, Cáceres et al. 2014

Pyrenula albonigra Aptroot, D.S. Andrade & M. Cáceres, *Phytotaxa* 197 (3): 197–206

Estado: Sergipe, Aptroot et al. (2015)

Pyrenula anomala (Ach.) A. Massal. *Ann. Acad. Sci. fenn.*, Ser. A 6(no. 7): 189 (1915)

Estado: Pernambuco, Lima (2013), Pará, Zahlbruckner (1909a), Ceará, Menezes (2013), Alagoas, Menezes et al. (2011), Sergipe, Rodrigues (2012), Mato Grosso, Malme (1924b), Minas Gerais, Aptroot (2002), Xavier-Leite (2015)

Sinônimos: *Melanotheca fusca* (Kremp.) Müll. Arg.;

M. arthonioides (Eschw.) Müll. Arg. var. *machaerii* Malme;
M. eschweileri var. *lueheae* (Malme) Zahlbr.;
M. anomala (Ach.) Malme.

Pyrenula approximans (Kremp.) Müll. Arg. Flora, Regensburg 68: 335 (1885)
Estado: Mato Grosso, Malme (1929). Rio de Janeiro, Krempelhuber (1876)

Pyrenula arthoniotheca Upreti Nova Hedwigia 66(3-4): 566 (1998)
Estado: Ceará, Menezes (2013), Bahia, Müller (1884b), Sergipe, Cáceres et al. (2014)
Sinônimos: *Verrucaria arthonioides* (Eschw.) Eschw.

Pyrenula aspistea (Afzel. ex Ach.) Ach. Mag. Gesell. naturf. Freunde, Berlin 6: 17 (1814)
Estado: Ceará, Menezes (2013), Paraíba, Xavier-Leite (2013), Pernambuco, Lima (2013),
Sergipe, Cáceres (2007), Mato Grosso, Malme (1929), Aptroot (2002); Goiás, Müller (1884b)
Sinônimos: *Pyrenula peltophora* Müll. Arg.

Pyrenula astroidea (Fée) R.C. Harris Mem. N. Y. bot. Gdn 49: 87 (1989)
Estado: Bahia, Malme (1924b), Pernambuco e Sergipe, Cáceres (2007)
Sinônimos: *Parmentaria astroidea* Fée

Pyrenula atropurpurea (Eschw.) Müll. Arg. Flora, Regensburg 67(35): 665 (1884)
Estado: Pará, Müller (1884b)

Pyrenula aurantiacorubra Aptroot & M. Cáceres Phytotaxa 197 (3): 197–206
Estado: Sergipe, Aptroot et al. (2015)

Pyrenula aurantiothallina C. O. Mendonça, Aptroot & M. Cáceres Phytotaxa 286 (3): 169–
176
Estado: Bahia, Mendonça et al. (2016)

Pyrenula bahiana Malme Ark. Bot. 22A(no. 11): 26 (1929)
Estado: São Paulo, Marcelli (1992), Bahia, Malme (1929), Pernambuco, Cáceres (2007)

Pyrenula balia (Kremp.) R.C. Harris Lichenogr. Thomsoniana, América do Norte
Lichenology in Honor of John W. Thomson (Ithaca): 141 (1998)
Estado: Pernambuco, Cáceres (2007), Rio de Janeiro, Krempelhuber (1876), Sergipe, Cáceres
et al. 2014
Sinônimos: *Pyrenula santensis* (Nyl.) Müll. Arg.

Pyrenula biseptata Aptroot & M. Cáceres The Lichenologist 50 (1): 77–87 (2018)
Estado: Pará, Aptroot et al. (2018)

Pyrenula bispora Aptroot & M. Cáceres, The Lichenologist 45(6): 763–785 (2013)
Estado: Rondônia, Aptroot & M. Cáceres (2013)

Pyrenula brachysperma Müll. Arg. Flora, Regensburg 67(35): 670 (1884)
Estado: Bahia, Müller (1884b); não aceito por Aptroot (2012); classificado anteriormente
como *Dipyrenis*

Pyrenula breutelii (Müll. Arg.) Aptroot, Lichenologist 44(1): 35 (2011) [2012]

Estado: Pernambuco, Cáceres (2007)

Sinônimos: *Pyrenula macularis* (Zahlbr.) R.C. Harris

Pyrenula brunnea Fée Essai Crypt. Exot., Suppl. Révis. (Paris): 81 (1837)

Estado: Paraíba, Xavier-Leite (2013), Rio Grande do Sul, Spielmann (2006)

Pyrenula caracasana Müll. Arg. Flora, Regensburg 68: 337 (1885)

Estado: Rio Grande do Sul, Spielmann (2006)

Sinônimos: *Pyrenula megapotamica* Malme

Pyrenula castanea (Eschw.) Müll. Arg. Flora, Regensburg 67(35): 664 (1884)

Estado: São Paulo (não informado), Pará, Müller (1884b), Mato Grosso, Malme (1929), Rio Grande do Sul, Spielmann (2006)

Pyrenula cayennensis Müll. Arg. Flora, Regensburg 67(35): 662 (1884)

Estado: Mato Grosso, Malme (1929)

Pyrenula celaticarpa Aptroot & M. Cáceres Phytotaxa 197 (3): 197–206

Estado: Sergipe, Aptroot et al. (2015)

Pyrenula cerina (Eschw.) Müll. Arg. Syst. Lich: 25 (1824)

Estado: Bahia, Rio de Janeiro, São Paulo, Santa Catarina, Marcelli (1992), Sergipe, Cáceres et al. 2014

Pyrenula cinnabarina Aptroot, E.L. Lima & M. Cáceres Phytotaxa 197 (3): 197–206

Estado: Sergipe, Aptroot et al. (2015)

Pyrenula circumfiniens Vain. Ann. Acad. Sci. fenn., Ser. A 6(no. 7): 195 (1915)

Estado: Bahia, São Paulo, Santa Catarina, Marcelli (1992), Mato Grosso, Malme (1924b)

Sinônimos: *Pyrenula subferruginea* (Malme) R.C. Harris,;

Parathelium subferrugineum Malme f. *expallens* Malme;

P. subferrugineum Malme

Pyrenula coccinea C.O. Mendonça, Aptroot & M. Cáceres Phytotaxa 286 (3): 169–176

Estado: Bahia, Mendonça et al. (2016)

Pyrenula complanata (Mont.) Trevis. Spighe Paglie: 17 (1853)

Estado: Alagoas, Cáceres (2007)

Sinônimos: *Pyrenula macrocarpa* A. Massal.

Pyrenula confinis (Nyl.) R.C. Harris More Florida Lichens, Incl. 10 Cent Tour Pyrenol. (New York): 109 (1995)

Estado: Ceará, Menezes (2013), Pernambuco, Lima (2013)

Pyrenula cornutispora Aptroot & M. Cáceres The Lichenologist 45(2): 169–198

Estado: Amazonas, Aptroot et al. (2013a)

Pyrenula coryli A. Massal. Ric. auton. lich. crost. (Verona): 164 (1852)

Estado: Registro incorreto

Sinônimos: *Verrucaria coryli* Nyl.

Pyrenula crassiuscula (Malme) Aptroot Fungal Diversity 9: 30 (2002)

Estado: Mato Grosso, Malme (1924b), Minas Gerais, Aptroot (2002)

Sinônimos: *Parathelium crassiusculum* Malme incl. f. *chlorophorea* Malme

Pyrenula cruenta (Mont.) Vain. Acta Soc. Fauna Flora fenn. 7(no. 2): 197 (1890)

Estado: Mato Grosso, Rio de Janeiro, Malme (1924b), Sergipe, Cáceres (2007), Minas Gerais, Vainio (1890), Rio Grande do Sul, Spielmann (2006)

Sinônimos: *Trypethelium ornatum* Müll. Arg.;

Melanotheca cruenta (Mont.) Müll. Arg.

Pyrenula cruentata (Müll. Arg.) R.C. Harris Bryologist 90(2): 164 (1987)

Estado: Alagoas, Cáceres (2007)

Pyrenula cryptostoma (Nyl.) Müll. Arg. Regensburg 67: 667 (1884)

Estado: Mato Grosso, Malme (1929)

Sinônimos: *Pyrenula camptospora* Malme

Pyrenula cryptothelia (Müll. Arg.) Aptroot & Etayo Lichenologist 35(3): 235 (2003)

Estado: Mato Grosso, Malme (1924b)

Sinônimos: *Pyrenastrum depauperatum* Malme

Pyrenula cubana (Müll. Arg.) R.C. Harris Mem. N. Y. bot. Gdn 49: 91 (1989)

Estado: Mato Grosso, Malme (1924b)

Sinônimos: *Pyrenastrum cubanum* var. *obtectum* Malme,

P. cubanum (Hue) Müll. Arg. var. *intermedium* Malme

Pyrenula cuyabensis (Malme) R.C. Harris Mem. N. Y. bot. Gdn 49: 91 (1989)

Estado: Rio Grande do Sul, Spielmann (2006), Mato Grosso, Malme (1924b)

Sinônimos: *Parathelium cuyabense* Malme

Pyrenula dermatodes (Borrer) Schaer. Enum. critic. lich. europ. (Bern): 213 (1850)

Estado: Santa Catarina, Müller (1895)

Sinônimos: *Pyrenula diffracta* Müll. Arg.

Pyrenula diamantinensis C.O. Mendonça, Aptroot & M. Cáceres *Phytotaxa* 286 (3): 169–176

Estado: Bahia, Mendonça et al. (2016)

Pyrenula dissimulans (Müll. Arg.) R.C. Harris More Florida Lichens, Incl. 10 Cent Tour

Pyrenol. (New York): 110 (1995)

Estado: Rio Grande do Sul, Kaffer et al. (2014)

Pyrenula duplicans (Nyl.) Aptroot Bibliothca Lichenol. 97: 102 (2008)

Estado: Minas Gerais, Aptroot (2002) Pernambuco, Cáceres (2007) Mato Grosso, Malme (1929)

Sinônimos: *Anthracotheceium duplicans* (Nyl.) Müll. Arg.

Pyrenula fetivica (Kremp.) Müll. Arg. Flora, Regensburg 72: 68 (1889)

Estado: Mato Grosso, Rio Grande do Sul, Malme (1929)

Sinônimos: *Pyrenula subcremea* Malme,

P. commixta Malme

Pyrenula fusispora (Malme) Aptroot Lichenologist 44(1): 35 (2011) [2012]

Estado: Mato Grosso, Malme (1924b)

Sinônimos: *Parathelium fusisporum* Malme

Pyrenula fusoluminata Aptroot Fungal Diversity 9: 22 (2002)

Estado: Minas Gerais, Aptroot (2002)

Pyrenula gahavisukana Aptroot Bibliotheca Lichenol. 64: 156 (1997)

Estado: Minas Gerais, Aptroot (2002), Sergipe, Cáceres et al. 2014

Pyrenula globifera (Eschw.) Aptroot Bibliotheca Lichenol. 97: 103 (2008)

Estado: Mato Grosso, Malme (1929) Pará, Müller (1884b), Minas Gerais, Vainio (1890), Santa Catarina, Müller (1895)

Sinônimos: *Anthracotheceum variolosum* (Pers.) Müll. Arg.;

A. paraguayense Malme;

A. globiferum Müll. Arg.

Pyrenula hoehneliana Zahlbr. Sber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Kl., Abt. 1 111: 365 (1902)

Estado: Rio de Janeiro, Zahlbruckner (1902)

Pyrenula immissa (Stirt.) Zahlbr., Cat. Lich. Univers. 1: 433 (1922)

Estado: Reportado neste estudo

Pyrenula infraleucotrypa Aptroot & M. Cáceres The Lichenologist 45(2): 169–198

Estado: Rondônia, Aptroot et al. (2013a), Ceará, Menezes (2013), Paraíba, Xavier-Leite (2013), Sergipe, Cáceres et al. (2014)

Pyrenula inframamillana Aptroot & M. Cáceres The Lichenologist 45(2): 169–198

Estado: Amazonas, Rondônia, Aptroot et al. (2013a), Paraíba, Xavier-Leite (2013)

Pyrenula inspersaspistea Aptroot & M. Cáceres

Estado: Rondônia, Aptroot et al. (2013)

Pyrenula inspersicollaris Aptroot & M. Cáceres Phytotaxa 197 (3): 197–206

Estado: Sergipe, Aptroot et al. (2015)

Pyrenula laetior Müll. Arg. Bot. Jb. 6: 413 (1885)

Estado: Ceará, Menezes (2013), Pernambuco, Lima (2013)

Pyrenula laevigata (Pers.) Arnold Flora, Regensburg 68: 158 (1885)

Estado: Registro incorreto (espécies faz parte da micota do hemisfério temperado)

Pyrenula leptaleoides Aptroot & M. Cáceres The Lichenologist 45(6): 763–785

Estado: Rondônia, Aptroot & M. Cáceres (2013)

Pyrenula leucostoma Ach. Syn. meth. lich. (Lund): 124 (1814)

Estado: (não informado) Malme (1929) Rio de Janeiro, Zahlbruckner (1902), Rio Grande do Sul, Spielmann (2006), Sergipe, Cáceres et al. 2014

Sinônimos: *Anthracotheceium leucostomum* Malme;
A. libricola (Fée) Müll. Arg.

Pyrenula lilacina C. O. Mendonça, Aptroot & M. Cáceres *Phytotaxa* 286 (3): 169–176
Estado: Bahia, Mendonça et al. (2016)

Pyrenula lineatostroma Aptroot *Bibliotheca Lichenol.* 64: 160 (1997)
Estado: Alagoas, Cáceres (2007)

Pyrenula mamillana (Ach.) Trevis. *Conspect. Verruc.*: 13 (1860)
Estado: Bahia, São Paulo, Rio de Janeiro, Santa Catarina, Marcelli (1992), Pará, Müller (1884b), Ceará, Menezes (2013), Pernambuco, Lima (2013), Alagoas, Sergipe, Cáceres (2007), Mato Grosso, Malme (1929), Minas Gerais, Kalb (1986), Rio Grande do Sul, Spielmann (2006)

Sinônimos: *P. warmingii* (Kremp.) Müll. Arg.;

P. lagoensis Müll. Arg.;

P. velata Müll. Arg.;

P. affinis Malme;

P. kunthii Fée;

P. mamillana var. *subconfluens* Vain.;

P. marginata (Hooker) Trev.;

P. xyloides (Eschw.) Müll. Arg.

Verrucaria phaea Eschw.;

Pyrenula mastophora (Nyl.) Müll. Arg. *Flora, Regensburg* 66: 426 (1883)

Estado: Bahia, Rio de Janeiro, São Paulo, Santa Catarina, Marcelli (1992), Rio Grande do Sul, Spielmann (2006)

Sinônimos: *Pyrenula mastophora* var. *australis* Malme

Pyrenula mattickiana Sipman & Aptroot, *Lichenologist* 45(2): 180 (2013)

Estado: Rio de Janeiro, Aptroot et al. (2013)

Pyrenula melanophthalma (Mont.) Trevis., *Spighe Paglie*: 17 (1853)

Estado: Reportado neste estudo

Pyrenula micheneri R.C. Harris, *Mem. N. Y. bot. Gdn* 49: 96 (1989)

Estado: Não informado.

Pyrenula micromma (Mont.) revis. *Lich. Fl. Queensland* 4: 180 (1890)

Estado: Pernambuco, Cáceres (2007)

Pyrenula microtheca R.C. Harris *Mem. N. Y. bot. Gdn* 49: 96 (1989)

Estado: Alagoas, Cáceres (2007), Sergipe, Cáceres et al. (2014)

Pyrenula minarum Vain. *Acta Soc. Fauna Flora fenn.* 7(no. 2): 203 (1890)

Estado: Minas Gerais, Aptroot (2002), Rio Grande do Sul, Spielmann (2006)

Sinônimos: *Pyrenula minarum* Vain. var. *colorans* Malme

Pyrenula minor Fée *Essai Crypt. Exot. (Paris)*: 79 (1825) [1824]

Estado: Ceará, Menezes (2013), Mato Grosso, Malme (1929), São Paulo, Marcelli (1992), Sergipe, Cáceres et al. (2014)

Pyrenula minutispora Aptroot & M. Cáceres, Mycol. Progr. 15(1/7): 19 (2015)
Estado: Rondônia, Gueidan et al. (2016)

Pyrenula montagnei Müll. Arg. Flora, Regensburg 68: 337 (1885)
Estado: São Paulo, Malme (1929)

Pyrenula mucosa (Vain.) R.C. Harris More Florida Lichens, Incl. 10 Cent Tour Pyrenol. (New York): 110 (1995)
Estado: Rio Grande do Sul, Käffer et al. (2011)

Pyrenula musaespora Aptroot & M. Cáceres Phytotaxa 197 (3): 197–206
Estado: Sergipe, Aptroot et al. (2015)

Pyrenula nitida Ach. Syn. meth. lich. (Lund): 125 (1814)
Estado: Rio de Janeiro, Krempelhuber (1876); Registro incorreto (Europa e Asia)

Pyrenula nitidella Müll. Arg. Bot. Jb. 6: 414 (1885)
Estado: Minas Gerais, Vainio (1890); Registro incorreto (Europa e Asia)

Pyrenula nitidula (Bres.) R.C. Harris Bibliotheca Lichenol. 64: 164 (1997)
Estado: Ceará, Menezes (2013), Pará, Malme (1929), Pernambuco, Alagoas e Sergipe, Cáceres (2007), Rio de Janeiro, Vainio (1890)
Sinônimos: *Anthracotheceum dimorphum* (Vain.) Zahlbr.,
Bottaria dimorpha Vain.,
Pyrenula platysporella Zahlbr.,
P. paraensis Müll. Arg.,

Pyrenula ocellata Zahlbr. Cat. Lich. Univers. 1: 448 (1922)
Estado: Identificação desconhecida acc. Aptroot (2012)

Pyrenula ochraceoflava (Nyl.) R.C. Harris Mem. N. Y. Bot. Gdn 49: 96 (1989)
Estado: Pernambuco, Alagoas, Cáceres (2007), Rio de Janeiro, Vainio (1890), Sergipe, Cáceres et al. (2014)
Sinônimos: *Anthracotheceum ochrotropum* (Nyl.) Zahlbr.,
A. ochraceoflavum (Nyl.) Müll. Arg.

Pyrenula papillifera (Nyl.) Aptroot Lichenologist 44(1): 36 (2011) [2012]
Estado: Mato Grosso, Rio Grande do Sul, Malme (1929), Rio de Janeiro, Krempelhuber (1876), Sergipe, Cáceres et al. (2014)
Sinônimos: *Anthracotheceum papilliferum* (Nyl.) Müll. Arg.,
Verrucaria thwaitesii Leight.

Pyrenula papilligera (Leight.) Müll. Arg. Flora, Regensburg 68: 335 (1885)
Estado: Mato Grosso, São Paulo, Malme (1929)
Sinônimos: *Anthracotheceum fulvum* Müll. Arg.

Pyrenula paraminarum Aptroot & M. Cáceres The Lichenologist 45(2): 169–198
Estado: Rondônia, Aptroot et al. (2013a)

Pyrenula parvinuclea (Meyen & Flot.) Aptroot Bibliotheca Lichenologica 64: 165 (1997)
Estado: Bahia, Müller (1884b)
Sinônimos: *Parmentaria denudata* (Nyl.) Zahlbr.

Pyrenula platystoma (Müll. Arg.) Aptroot Lichenologist 44(1): 36 (2011) [2012]
Estado: Rio Grande do Sul, Malme (1929)
Sinônimos: *Anthracotheceum platystomum* Müll. Arg.

Pyrenula pleiomera (Nyl.) Zahlbr. Cat. Lich. Univers. 1: 450 (1922)
Estado: Ceará, Menezes (2013)

Pyrenula porrecta (Kremp.) Müll. Arg.
Estado: Identificação desconhecida Aptroot (2012)

Pyrenula praelucida (Mont.) Trevis. Spighe Paglie: 17 (1853)
Estado: Pernambuco, Cáceres (2007)

Pyrenula psoriformis Zahlbr. Mycologia 22(2): 70 (1930)
Estado: Rondônia, Cáceres et al. (2014)

Pyrenula punctella (Nyl.) Trevis. Conspect. Verruc.: 13 (1860)
Estado: Minas Gerais, Aptroot (2002) Rio de Janeiro, Krempelhuber (1876)
Synonyms: *Pyrenula impressa* (Vain.) Müll. Arg.

Pyrenula pyrenuloides (Mont.) R.C. Harris Mem. N. Y. bot. Gdn 49: 99 (1989)
Estado: Rio Grande do Sul, Malme (1929), Käffer 2010, Pernambuco, Alagoas e Sergipe,
Cáceres (2007)
Sinônimos: *Anthracotheceum amphitropum* Müll. Arg.,
A. goniostrum Müll. Arg.

Pyrenula quarzítica Aptroot Fungal Diversity 9: 23 (2002)
Estado: Minas Gerais, Aptroot (2002)

Pyrenula quassiicola (Fée) Fée Essai Crypt. Exot., Suppl. Révis. (Paris): 79 (1837)
Estado: Minas Gerais, Aptroot (2002), Rio Grande do Norte, Pernambuco, Cáceres (2007),
Paraíba, Xavier-Leite (2013), Bahia, Rio de Janeiro, Müller (1884b), Mato Grosso, Malme
(1929), Sergipe, Cáceres et al. 2014
Sinônimos: *Pyrenula vitrea* (Eschw.) Müll. Arg.,
P. plumbea Malme,
P. oligocarpa Malme,
P. marmorata Müll. Arg.,
P. fulvescens Malme,
P. emersa Malme

Pyrenula ravenelii (Tuck.) R.C. Harris Mem. N. Y. bot. Gdn 49: 99 (1989)
Estado: Mato Grosso, Malme (1924b)
Sinônimos: *Pleurotheliopsis inclinatum* (Müll. Arg.) Zahlbr.

Pyrenula reginae E.L. Lima, Aptroot & M. Cáceres *The Lichenologist* 45(2): 199–202
Estado: Pernambuco, Lima et al. (2013)

Pyrenula rhomboidea Aptroot & M. Cáceres *The Lichenologist* 45(6): 763–785
Estado: Rondônia, Aptroot & M. Cáceres (2013)

Pyrenula rubrolateralis Aptroot & M. Cáceres *Phytotaxa* 197 (3): 197–206
Estado: Sergipe, Aptroot et al. (2015)

Pyrenula rubromamillana E.L. Lima, Aptroot & M. Cáceres *The Lichenologist* 45(2): 199–202
Estado: Pernambuco, Lima et al. (2013)

Pyrenula rubronitidula Aptroot & M. Cáceres *The Lichenologist* 45(2): 169–198
Estado: Rondônia, Aptroot et al. (2013)

Pyrenula rubrostigma Aptroot & M. Cáceres *The Lichenologist* 45(2): 169–198
Estado: Rondônia, Aptroot et al. (2013a), Sergipe, Cáceres et al. 2014

Pyrenula sanguinea Aptroot, M. Cáceres & Lüicking *The Bryologist* 116(4), 350–357
Estado: Rondônia, Cáceres et al. 2013

Pyrenula schiffneri (Zahlbr.) Aptroot *Lichenologist* 44(1): 36 (2011) [2012]
Estado: Mato Grosso, Malme (1924b) *Parmentaria schiffneri* Zahlbr.

Pyrenula septicollaris (Eschw.) R.C. Harris *Mem. N. Y. bot. Gdn* 49: 101 (1989)
Estado: Paraíba, Xavier-Leite (2013) Pernambuco, Cáceres (2007), Sergipe, Cáceres et al. 2014
Sinônimos: *Pyrenastrum septicollare* (Eschw.) Mont.

Pyrenula spissitunicata Aptroot, *Bryologist* 117: 288 (2014)
Estado: Sergipe, Cáceres et al. (2014)

Pyrenula subducta (Nyl.) Müll. *Arg. Flora, Regensburg* 67: 666 (1884)
Estado: Pernambuco, Lima (2013), Mato Grosso, Malme (1929), Minas Gerais, Vainio (1890)

Pyrenula subglabrata (Nyl.) Müll. *Arg. Bot. Jb.* 6: 410 (1885)
Estado: Paraíba, Xavier-Leite (2013)

Pyrenula sublaevigata (Patw. & Makhija) Upreti *Nova Hedwigia* 66(3-4): 574 (1998)
Estado: Pernambuco, Lima (2013)

Pyrenula subgregantula Müll. *Arg., Bull. Soc. R. Bot. Belg.* 30(no. 1): 94 (1891)
Estado: Reportado neste estudo

Pyrenula subpraelucida Müll. *Arg., Bot. Jb.* 6: 411 (1885)
Estado: Não informado

Pyrenula supralaetior C.O. Mendonça, Aptroot & M. Cáceres *Phytotaxa* 286 (3): 169–176

Estado: Bahia, Mendonça et al. (2016)

Pyrenula tristissima Vain., Ann. Acad. Sci. fenn., Ser. A 15(no. 6): 345 (1921)

Estado: Sergipe, Cáceres et al. (2014)

Pyrenula vernicosa (Kremp.) Müll. Arg. Flora, Regensburg 72: 68 (1889)

Estado: (não informado) Müller (1883)

Sinônimos: *Pyrenula tricolor* Müll. Arg.

Pyrenula violaceastroidea C.O. Mendonça, Aptroot & M. Cáceres *Phytotaxa* 286 (3): 169–176

Estado: Paraíba, Mendonça et al. (2016)

Pyrenula viridipyrgilla Aptroot & M. Cáceres *The Lichenologist* 45(2): 169–198

Estado: Rondônia, Aptroot et al. (2013a)

Pyrenula wheeleri R.C. Harris *Some Florida Lichens* (New York): 69 (1990)

Estado: Pernambuco, Lima (2013)

Pyrenula xanthinspersa Aptroot & M. Cáceres *The Lichenologist* 50 (1): 77-87 (2018)

Estado: Amazonas, Aptroot et al. 2018

Pyrenula xanthoglobulifera Aptroot, Lücking & M. Cáceres *Bryologist* 116(3): 303 (2013)

Estado: Ceará, Menezes et al. (2013c)

***Pyrgillus* Nyl.**

Pyrgillus aurantiacus Aptroot & M. Cáceres *The Lichenologist* 50 (1): 77-87 (2018)

Estado: Tocantins, Aptroot et al. 2018

Pyrgillus javanicus (Mont. & Bosch) Nyl. *Mém. Soc. Imp. Sci. Nat. Cherbourg* 5: 334 (1858)

Estado: Bahia, Mato Grosso, Minas Gerais, São Paulo, Tibell (1996), Alagoas, Sergipe, Cáceres (2007)

Synonyms: *Pyrgillus substipitatus* Vain.

Pyrgillus rufus Aptroot & M. Cáceres *The Lichenologist* 50 (1): 77-87 (2018)

Estado: Pará, Aptroot et al. 2018

***Sulcopyrenula* H. Harada**

Sulcopyrenula canellaealbae H. Harada *Lichenologist* 31(6): 569 (1999)

Estado: Pará, Müller (1884b)

Sulcopyrenula cruciata Aptroot *Fungal Diversity* 9: 23 (2002)

Estado: Minas Gerais, Aptroot (2002)

4.1.3 Espécies novas para a ciência (com descrições já publicadas)

Pyrenula aurantiothallina Mendonça, Aptroot & M. Cáceres, *sp. nov.* FIG.10

MycoBank No.: MB818266

Pyrenula com talo laranja com antraquinona KOH + roxa, Ascomas cônico simples, hamatecium insperso e ascósporos 3-septados, 19,5–22,5 × 7–8,5 µm, geralmente um pouco constricto nos septos.

TIPO: BRASIL. BAHIA: POVOADO OURO VERDE - CATOLÉ, CHAPADA DIAMANTINA, (S13 ° 17'49'; W41 ° 54'02'), ALT. 1636 M, EM PRIMÁRIO BREJO DE ALTITUDE, 10 DE JANEIRO DE 2015, C. MENDONÇA ISE 23953 (HOLÓTIPO: ISE !; ISOTIPO: ABL!).

Descrição. Talo bastante espesso, com superfície uniformemente alaranjada, lisa, fosca, corticada, sem pseudocifelas, sem protalo. Algas trentepolioide. Ascomas erodido, cônica baixo, simples, 0,7–1 mm de diâmetro, não coberto por talo. Ostiolo apical, marrom. Hamatecium insperso com gotículas de óleo hialinas. Asco com 8 ascósporos unisseriados. Ascósporos não curvos, marrons, 3 septos, 19,5–22,5 × 7–8,5 µm, geralmente um pouco constricto nos septos, lúmina em forma de diamante, mais larga que longa, parede externa da lumina não está ligada diretamente na parede externa do esporo, sem grânulos na parede, sem camada de gelatina, pontos nas extremidades superior e inferior, sem ornamentação. Picnídios não observados.

Química. talo KOH + roxo, UV–; TLC: antraquinona.

Ecologia e distribuição. Na casca lisa de árvores e galhos na floresta primária.

Discussão. Esta espécie se assemelha a *P. mamillana* (Ach) Trevis. em ascomas e ascósporos, mas difere pelo talo uniformemente laranja. As outras duas espécies de *Pyrenula* com talo laranja, viz. *P. cerina* Eschw. (Aptroot 2012) e *P. maritima* Sipman e Aptroot (Aptroot et al. 2013) têm formato diferente de ascósporos.

Espécimes adicionais examinados. BRASIL. BAHIA: mesma localidade que o tipo, 23867 e 23839 (ISE); Mata dos Coqueiros, 23839 (ISE).

Pyrenula coccinea Mendonça, Aptroot & M. Cáceres, *sp. nov.* FIG.10

MycoBank No.: MB818272

Pyrenula com talo castanho amarelado e Ascomas com 6 a 25 câmaras imersas juntas em um pseudo-estroma com paredes externas parcialmente fundidas, mas separados, ostíolos apicais, cobertos com pruina vermelha, ascósporos 3-septados, 15–18 (–20) × 5–6 µm.

TIPO: BRASIL. BAHIA: Povoado Ouro Verde - Catolé, Chapada Diamantina, (S13 ° 17'49 " ; W41 ° 54'02"), alt. 1636 m, em Brejo de Altitude primário, 10 de janeiro de 2015, C. Mendonça ISE 23938 (holótipo: ISE !; isotipo: ABL!).

Descrição. Talo crostoso, fino, marrom-amarelado, corticato, um pouco brilhante, sem pseudocifelas, sem protalo, pruina vermelha ausente. Algas trentepolioide. Ascomas erumpente a proeminente, piriforme, 0,4 a 0,5 mm de diâmetro, com 6 a 25 imersos juntos em um pseudoestroma que geralmente é um pouco constricto, arredondados para lobar com paredes externas parcialmente fundidas, mas ostíolos apicais separados cobertos com pruina vermelha. Hamatecium não insperso. Asco com 8 ascósporos unisseriados. Ascósporos com 8 por asco, marrom, não curvado, 3 septos, 15–18 (–20) × 5–6 µm, distoseptado, lumina externa não diretamente ligada à parede externa, arredondado para o formato de diamante (pelo menos durante parte do desenvolvimento), extremidade superior e inferior arredondada, sem ornamentação. Picnídio não observado.

Química. Pseudoestroma superfície KOH + roxo, UV–; TLC: antraquinona.

Ecologia e distribuição. Na casca lisa de árvores e galhos na floresta primária.

Discussão. Esta espécie é similar a *P. rubroanomala* Aptroot & Lücking (Aptroot et al. 2008), mas difere pelo talo não-pruinoso e pela ausência de um protalo; os ascósporos também são diferentes, pelo menos mostrando muito mais variação individual.

Pyrenula diamantinensis Mendonça, Aptroot & M. Cáceres, *sp. nov.* FIG.10

Mycobank No.: MB818269

Pyrenula com talo marrom amarelado, corticado, em parte com uma camada de pruina esbranquiçada, com pseudocifelas (freqüentemente erodidas), achatadas a subglobosa, numerosas, parcialmente cobertas por camada de pruina esbranquiçada, 0,3–0,5 mm diam., principalmente com 2-10 lateralmente tocando, mas não totalmente fusionadas, o clipeo na metade superior é muito mais espesso do que abaixo, os ascósporos 3-septados, 26-33 × 11-16 µm, lumina na maior parte obliquamente quadrangular.

TIPO: BRASIL. BAHIA: Povoado Ouro Verde - Catolé, Chapada Diamantina, (S13 ° 17'49 " ; W41 ° 54'02"), alt. 1636 m, em Brejo de Altitude primário, 10 de janeiro de 2015, C. Mendonça ISE 23963 (holótipo: ISE !; isotipo: ABL!).

Descrição. Talo crostoso, fino, marrom-amarelado, corticado, um pouco brilhante, parcialmente com uma camada de pruina esbranquiçada, com pseudocifelas (muitas vezes erodidas), sem um protalo. Algas trentepolioide. Ascomas erodidos, achatados a subglobosos, numerosos, parcialmente cobertos por uma camada de pruina esbranquiçada, 0,3 a 0,5 mm de

diâmetro, maioria com 2-10 tocando lateralmente, mas não totalmente fusionados, clipeo na metade superior muito mais espessa do que abaixo. Ostiolo apical, preto. Hamatecium não inspeso. Asco com 8 ascósporos bisseriados. Ascósporos marrom, não curvado, 3 septos, $26-33 \times 11-16 \mu\text{m}$, distoseptato, lumina principal obliquamente quadrangular, lumina externa não ligada diretamente à parede externa, sem camada gelatinosa, extremidade superior e inferior arredondada, sem ornamentação. Picnídios não observados.

Química. KOH–, UV–; TLC: nulo

Ecologia e distribuição. Na casca lisa de árvores e galhos na floresta primária. Crescendo junto com *P. lilacina*.

Discussão. Esta espécie é intermediária entre *P. quassiicola* (Fée) Fée e *P. wrightii* (Müll. Arg.) R.C. Harris (Aptroot 2012). Resta saber se é de fato especificamente diferente. A pruina pode ou não ser o resultado de uma inércia com a casca do hospedeiro.

Espécimes adicionais vistos. BRASIL. BAHIA: mesma localidade, 23961 e 23964 (ISE).

Pyrenula lilacina Mendonça, Aptroot & M. Cáceres, *sp. nov.*

FIG.11

MycoBank No.: MB818268

Pyrenula com talo lilás, Ascomas simples e ascósporos 3 septados, $31-37 \times 11-14 \mu\text{m}$.

TIPO: BRASIL. BAHIA: Povoado Ouro Verde - Catolé, Chapada Diamantina, (S13 ° 17'49 ' ; W41 ° 54'02'), alt. 1636 m, em Brejo de Altitude primário, 10 de janeiro de 2015, C. Mendonça ISE 31000 (holótipo: ISE !; isotipo: ABL!).

Descrição. Talos crostoso, fino, lilás, corticado, um pouco brilhante, sem pseudocifelas, sem um protalo. Algas trentepolioide. Ascomas erupente, subgloboso a globoso, 0,3 a 0,5 mm de diâmetro, simples. Ostiolo apical, marrom claro. Hamatécio não insperso. Asco com 8 ascósporos bisseriados. Ascósporos marrom, não curvados, 3 septado, $31-37 \times 11-14 \mu\text{m}$, distoseptato, lumina em forma de losango, lumina externa não ligada diretamente à parede externa, sem camada gelatinosa, extremidade superior e inferior arredondada, sem ornamentação. Picnídios não observados.

Química. KOH + avermelhado, UV–; TLC: uma antraquinona com baixo valor de Rf.

Ecologia e distribuição. Na casca lisa de árvores e galhos na floresta primária. Crescendo junto com *P. diamantinensis*.

Discussão. A cor lilás é muito incomum, e não é conhecida em nenhum outro líquen. O espécimen foi, portanto, ainda no campo pontado como representante de uma nova espécie. A cor é semelhante ao pigmento que freqüentemente está presente no talo de *Lithothelium cubanum* Müll. Arg., no espécime tipo de seu sinônimo *L. violescens* Malma (Aptroot 1991).

Portanto, uma amostra do espécimen foi co-cromatografada, mas o pigmento no *Lithothelium* não aparece na placa de TLC, enquanto o pigmento de *Pyrenula lilacina* aparece como uma baixa antraquinona. O pigmento é, portanto, único e certamente também não é descrito.

Pyrenula supralaetior C.O. Mendonça, Aptroot e M. Cáceres sp. nov. Fig. 11

MycoBank No.: MB818271

Pyrenula semelhante a *Pyrenula laetior* Müll. Arg., mas com ascósporos 25–31 × 11–13 µm.

TIPO: - BRASIL. BAHIA: Mata dos Coqueiros - Abaíra, Chapada Diamantina, (S13 ° 14'42.1 "; W41 ° 43'14.2'), alt. 916 m, em Brejo de Altitude primário, 10 de janeiro de 2015, C. Mendonça ISE 23836 (holótipo ISE, isótipo ABL).

Descrição. Talo fino, marrom-amarelado, um pouco mosqueado, sem pruína vermelha, corticada, brilhante, com pseudocifelas, sem protalo. Algas trentepolioide. Ascomas erumentes a proeminentes, subglobosos a cônicos com ponta arredondada, 0,4 a 0,6 mm diam, simples, não coberto por talo, sem pruína vermelha. Ostíolos apical, plano a ligeiramente deprimido, preto, sem pruína no canal ostiolar. Hamatécio insperso com gotículas de óleo. Asco com 8 ascósporos unisseriados. Ascósporos castanhos, não curvados, 3 septados, 25–31 × 11–13 µm, lumina arredondada em forma de losango, distoséptica, lumina terminal não diretamente contra a parede externa, sem bainha gelatinosa, extremidade superior e inferior arredondada, sem ornamentação. Picnídio não observado.

Química: - KOH–, UV–; TLC: nulo

Ecologia e distribuição: Na casca lisa de árvores e ramos na floresta primária.

Discussão: —Esta espécie está perto de *P. laetior* Müll. Arg., que difere principalmente pelos ascósporos muito menores (Aptroot 2012).

Pyrenula violaceastroidea Mendonça, Aptroot & M. Cáceres, sp. nov. FIG.11

MycoBank No.: MB818270

Pyrenula com ascoma piriforme, agregado por 3-6 peritécios com um ostíolo compartilhado, mas sem paredes articulares (parmentarioide), Ostíolo, ascoma e talo parcialmente cobertos por vinho tinto a arroxeado, KOH + roxo, antraquinona.

TIPO: BRASIL. PARAÍBA: Reserva Biológica Guaribas - Mamanguape, (S06 ° 44'32 "; W035 ° 08'26"), alt.207m, na floresta primária de Restinga, 30 de maio de 2015, C. Mendonça 31001 (holótipo: ISE!; Isótipo: ABL !)

Descrição. Talo fino, parcialmente marrom pálido, mas na maior parte vinho tinto a púrpuro, corticado, brilhante, cercado por uma linha negra protalo. Algas trentepolioide. Ascoma

imerso a erumpente, 0,3 a 0,5 mm de diâmetro, piriformes, agregados por 3 a 6 peritécios com um ostíolo compartilhado, mas sem paredes articulares (parmentarioides), cobertos principalmente por uma fina camada de talo. Ostíolo lateral, preto com pruina vermelha que se estende sobre parte do ascoma e partes do talo. Hamatécio não insperso. Asco com 8 ascósporos unisseriados. Ascósporos marrom, não curvado, 3 septado, $16\text{--}21 \times 6\text{--}7 \mu\text{m}$, um pouco clavado, lumina arredondada em forma de losango, distoséptica, lumina externa não ligada diretamente na parede externa, extremidade superior e inferior arredondada, sem ornamentação. Picnídio não observado.

Química. Pigmento KOH + roxo, UV–; TLC: uma antraquinona.

Ecologia e distribuição. Em casca lisa de árvores e ramos em floresta de restinga primária. Crescendo junto com *Dyplolabia afzelii* (Ach.) A. Massal.

Discussão. Este é a primeira *Pyrenula* parmentarioide com pigmento vermelho. Assemelha-se a *P. septicollaris* (Eschw.) R.C. Harris (Aptroot 2012) em caracteres de ascoma, mas difere pelo pigmento vinho tinto claro a arroxeadado.

Espécimes adicionais vistos. BRASIL. PARAÍBA: Mesma localidade que o tipo, 31002 (ISE).



Figura 10 – A – B. *Pyrenula aurantiiohallina*, A) Hábito, B) ascó maduro; C–D. *P. coccinea*, C) Hábito, D) ascósporos, E–G. *P. diamantinensis*, E) Hábito, F) ascó maduro, G) ascósporos. Escala: A = 0,5 mm, B = 50 µm, C = 0,5 mm, D = 25 µm, E = 5 mm, F = 50 µm, G = 50 µm

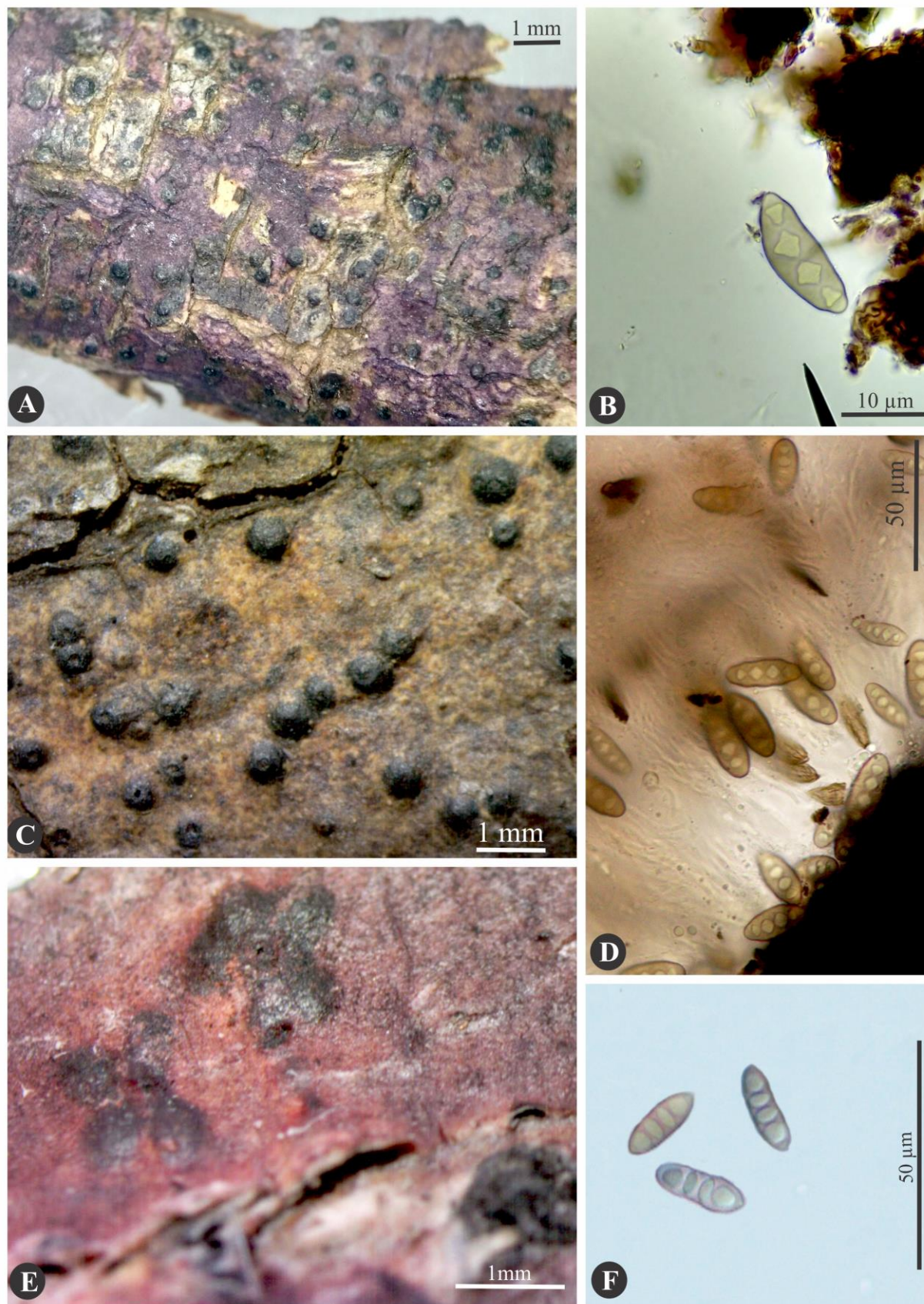


Figura 11 – A – B. *Pyrenula lilacina*, A) Hábito, B) ascosporo; C–D. *P. supralaetior*, C) Hábito, D) ascósporos, E–F. *P. violaceoastroidea*, E) Hábito, F) ascósporos. Escala: A = 1 mm, B = 10 μm , C = 1 mm, D = 50 μm , E = 1 μm , F = 50 mm.

4.1.4 Nova sinonimização

De acordo com os resultados da filogenia, foi possível concluir que, *Pyrenula aspistea* e *Pyrenula minor* não possuem diferenças cladísticas. Morfologicamente as espécies são muito próximas e divergem apenas em poucos micrometros no tamanho do ascosporo. Enquanto *P. aspistea* possui ascósporos de tamanho 12–15 × 4–6 µm, *P. minor* possui ascósporos 15–17 × 4–6 (Figura 12). Na chave de Aptroot (2012), uma pequena diferença no tamanho do ascosporo separa as duas espécies, <15 µm (*P. aspistea*) versus >15 µm (*P. minor*).

A morfologia geral dos espécimes analisados é compartilhada, como: talo corticado, amarelo esverdeado, sem pseudocifela, alga trentepohlia, ostíolo apical, ascoma erumpente a proeminente, variando de 0.2 a 0.5 µm, himênio não insperso, asco unisseriado, ascosporos marrons, com 3 septos, distoseptados, sem ornamentação, sem picnídio. Considerando os espécimes analisados, podemos ver uma distribuição ampla, *P. aspistea* ocorre em áreas de Restinga, Floresta Amazônica e Mata Atlântica (Reserva Adolf Ducke, Parque Natural de Porto Velho, Serra da Jiboia, Guaribas, Sítio seu Careca, Baía Formosa, Serra da Guia, Fazenda São Pedro, Cabedelo, Pau Ferro, Jamari, Sítio Primavera, Jardim Botânico do Recife), enquanto *P. minor* ocorre em áreas de Restinga (Baía Formosa e Cabedelo).

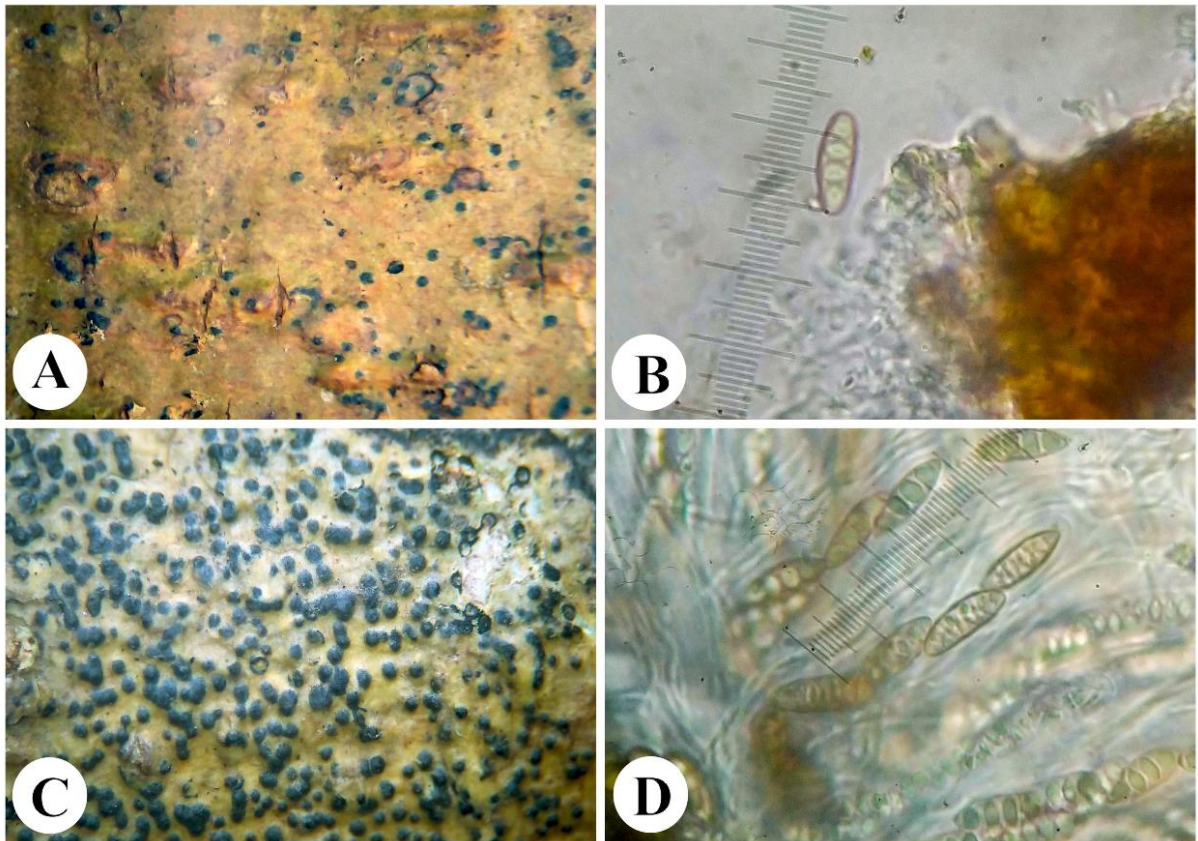


Figura 12. A–B. *Pyrenula aspistea*, A) Hábito, B) ascosporo. C–D. *P. minor*, C) Hábito, D) ascosporo.

Alguns pesquisadores já esboçavam que as diferenças entre as duas espécies eram pequenas e que novas análises deveriam ser feitas para a confirmação da sinonimização (Seavey & Seavey 2014; Gueidan et al. 2016). Ao analisar o ano de descrição das espécies, verifica-se que *P. aspistea*, que tem como basônimo *Verrucaria aspistea* Afzel. ex Ach. (1803), foi publicada por Acharius em 1814 na revista Mag. Gesell. naturf. Freunde, Berlin 6: 17; enquanto que *P. minor* foi publicada por Fée em 1837 na revista Essai Crypt. Exot., Suppl. Révis. (Paris): 79. Sendo assim, *P. aspistea*, publicada primeiro, continua como espécie válida, e *P. minor* como seu sinônimo.

4.2. FILOGENIA

Para a construção da filogenia da família Pyrenulaceae foram utilizadas 409 sequências distribuídas entre os primers LSU e mtSSU. Foi extraído o DNA de, aproximadamente 350 amostras e 224 novas sequências foram obtidas (127 LSU, 97 mtSSU). Aliado a esses dados, 185 sequências (92 LSU e 93 mtSSU) foram encontradas no banco de sequências GenBank através da ferramenta BLASTn (tabela 4).

É importante salientar que a amplificação do DNA de exemplares de Pyrenulaceae é complexa, e várias adaptações a diversos protocolos de PCR foram feitas a fim de se obter uma maior taxa de sucesso. Em alguns casos, a fragmentação do DNA durante o processo de extração foi grande, o que pode atrapalhar a sua amplificação. Da mesma forma que para a PCR, diversos meios de extração de DNA (CTAB, Kit Sigma para vegetais, Kit quiagen e FTAcad) foram testados na tentativa de encontrar uma alternativa mais viável. Neste caso, os produtos das extrações com o kit Sigma demonstraram ser mais efetivos durante as amplificações.

Tabela 4. Táxons obtidos a partir da base de dados Genbank.

Espécie	Localidade	Coletor	Nº Coletor	LSU	mtSSU
<i>Anthracothecium prasinum</i>	Austrália	Lumbsch	19113n	DQ329027	DQ329002
<i>Anthracothecium nanum</i>	EUA	Gueidan	AFTOL1649	FJ358271	FJ225773
<i>Anthracothecium prasinum</i>	Vietnã	Gueidan	CG1546	KT808613	KT808482
<i>Anthracothecium prasinum</i>	Vietnã	Gueidan	CG1655b	KT808485	–
<i>Anthracothecium prasinum</i>	Vietnã	Gueidan	CG1734	KT808552	KT808480
<i>Anthracothecium prasinum</i>	Vietnã	Gueidan	CG3021	KT808553	KT808483
<i>Anthracothecium prasinum</i>	Vietnã	Gueidan	CG3035	KT808554	KT808484
<i>Anthracothecium prasinum</i>	Laos	Hensen	RVH4	KT808555	KT808481
<i>Byssochlamys nivea</i>	Desconhecido	Desconhecido	CBS100-11	FJ358279	FJ225775

<i>Lithothelium septemseptatum</i>	EUA	Lutzoni	AFTOL12	AY584638	AY584620
<i>Pyrenula nitida</i>	Alemanha	Schmitt	2002	AY607737	AY568030
<i>Pyrenula laevigata</i>	Eslovaquia	Palice	5608	AY607736	AY568029
<i>Pyrenula paraminarum</i>	Brasil	Cáceres	11012	KT808570	KT808504
<i>Pyrenula infraleucotrypa</i>	Brasil	Cáceres	11105	KT808558	KT808489
<i>Pyrenula aggregataspistea</i>	Brasil	Cáceres	11216	KT808557	KT808487
<i>Pyrenula inframamillana</i>	Brasil	Cáceres	11220	KT808572	KT808506
<i>Pyrenula anomala</i>	Brasil	Cáceres	11222	KT808607	KT808544
<i>Pyrenula aspistea</i>	Brasil	Cáceres	11263	KT808560	KT808491
<i>Pyrenula inframamillana</i>	Brasil	Cáceres	11272	KT808571	KT808507
<i>Pyrenula rubronitidula</i>	Brasil	Cáceres	11332	KT808597	–
<i>Pyrenula mamillana</i>	Brasil	Cáceres	11342	KT808576	KT808515
<i>Pyrenula corticata</i>	Brasil	Cáceres	11443	KT808568	KT808501
<i>Pyrenula corticata</i>	Brasil	Cáceres	11466	KT808569	KT808502
<i>Pyrenula infraleucotrypa</i>	Brasil	Cáceres	11468	KT808505	–
<i>Pyrenula paraminarum</i>	Brasil	Cáceres	11471	KT808526	–
<i>Pyrenula minor</i>	Brasil	Cáceres	11505	KT808620	KT808524
<i>Pyrenula anomala</i>	Brasil	Cáceres	11607	KT808490	–
<i>Pyrenula mamillana</i>	Brasil	Cáceres	11610	KT808615	KT808516
<i>Pyrenula aff-aggregataspistea</i>	Brasil	Cáceres	11618	KT808561	–
<i>Pyrenula rubrostigma</i>	Brasil	Cáceres	11697	KT808616	KT808539
<i>Pyrenula mamillana</i>	Brasil	Cáceres	11846	KT808617	KT808517
<i>Pyrenula viridipyrgilla</i>	Brasil	Cáceres	11864	KT808548	–
<i>Pyrenula inframamillana</i>	Brasil	Cáceres	11897	KT808573	KT808508
<i>Pyrenula cornutispora</i>	Brasil	Cáceres	11938	KT808618	KT808500
<i>Pyrenula minor</i>	Brasil	Cáceres	13516	KT808587	KT808523
<i>Pyrenula septicollaris</i>	Brasil	Cáceres	13534	KT808610	KT808551
<i>Pyrenula confinis</i>	Brasil	Cáceres	13575	KT808567	KT808550
<i>Pyrenula septicollaris</i>	Brasil	Cáceres	15009	KT808599	KT808541
<i>Pyrenula septicollaris</i>	Brasil	Cáceres	15012	KT808600	–
<i>Pyrenula septicollaris</i>	Brasil	Cáceres	15021	KT808601	KT808542
<i>Pyrenula septicollaris</i>	Brasil	Cáceres	15023	KT808602	–
<i>Pyrenula septicollaris</i>	Brasil	Cáceres	15038	KT808603	–
<i>Pyrenula septicollaris</i>	Brasil	Cáceres	15042	KT808604	–
<i>Pyrenula mamillana</i>	Brasil	Cáceres	15360	KT808577	KT808520
<i>Pyrenula infraleucotrypa</i>	Brasil	Cáceres	15450	KT808575	KT808510
<i>Pyrenula infraleucotrypa</i>	Brasil	Cáceres	15451	KT808559	KT808488
<i>Pyrenula mamillana</i>	Brasil	Cáceres	15464	KT808578	–
<i>Pyrenula mamillana</i>	Brasil	Cáceres	15465	KT808579	KT808519
<i>Pyrenula anomala</i>	Brasil	Cáceres	15591	KT808486	–
<i>Pyrenula sanguinea</i>	Brasil	Cáceres	15707	KF697129	–
<i>Pyrenula subpraelucida</i>	Costa Rica	Luecking	17550f	DQ329015	DQ328986
<i>Pyrenula cf-leucostroma</i>	Austrália	Lumbsch	19082a	DQ329024	DQ328999
<i>Pyrenula sp.</i>	Austrália	Lumbsch	19082r	DQ329025	DQ329000
<i>Pyrenula cf-acutalis</i>	Austrália	Lumbsch	19092b	DQ329026	DQ329001
<i>Pyrenula aspistea</i>	Tailândia	Aptroot	70313-RAMK17271	KT808492	–

<i>Pyrenula parvinuclea</i>	Tailândia	Aptroot	70337-RAMK17295	KT808527	–
<i>Pyrenula cruenta</i>	Porto Rico	Lutzoni	98-06-17-4	AF279407	–
<i>Pyrenula aspistea</i>	Hong Kong	Geiser	AFTOL2012	EF411063	–
<i>Pyrenula reebiae</i>	EUA	Desconhecido	AFTOL387	AY640962	–
<i>Pyrenula cruenta</i>	EUA	Gaya	CBS132370	KC592288	–
<i>Pyrenula ochraceoflava</i>	EUA	Gaya	CBS132741	KC592289	–
<i>Pyrenula macrospora</i>	Inglaterra	Gueidan	CG1520a	JQ927473	JQ927466
<i>Pyrenula chlorospila</i>	Inglaterra	Gueidan	CG1520b	JQ927471	JQ927463
<i>Pyrenula quassiicola</i>	Vietnã	Gueidan	CG1569	KT808532	–
<i>Pyrenula scutata</i>	Vietnã	Gueidan	CG1635	KT808598	KT808540
<i>Pyrenula aff-bahiana</i>	Vietnã	Gueidan	CG1638	KT808536	–
<i>Pyrenula fetivica</i>	Vietnã	Gueidan	CG1963	KT808503	–
<i>Pyrenula quassiicola</i>	Vietnã	Gueidan	CG3001	KT808588	KT808528
<i>Pyrenula quassiicola</i>	Vietnã	Gueidan	CG3008	KT808589	KT808529
<i>Pyrenula sp.</i>	Vietnã	Gueidan	CG3009	KT808611	KT808547
<i>Pyrenula mamillana</i>	Vietnã	Gueidan	CG3014	KT808580	KT808511
<i>Pyrenula quassiicola</i>	Vietnã	Gueidan	CG3015	KT808590	KT808530
<i>Pyrenula quassiicol</i>	Vietnã	Gueidan	CG3019	KT808591	KT808531
<i>Pyrenula mamillana</i>	Vietnã	Gueidan	CG3020	KT808581	KT808512
<i>Pyrenula quassiicola</i>	Vietnã	Gueidan	CG3026a	KT808537	–
<i>Pyrenula nitidula</i>	Vietnã	Gueidan	CG3027	KT808525	–
<i>Pyrenula subglabrata</i>	Vietnã	Gueidan	CG3028	KT808574	KT808509
<i>Pyrenula aspistea</i>	Vietnã	Gueidan	CG3030	KT808562	KT808494
<i>Pyrenula quassiicola</i>	Vietnã	Gueidan	CG3031	KT808538	–
<i>Pyrenula quassiicola</i>	Vietnã	Gueidan	CG3032	KT808592	KT808533
<i>Pyrenula quassiicola</i>	Vietnã	Gueidan	CG3033	KT808593	–
<i>Pyrenula mamillana</i>	Vietnã	Gueidan	CG3034	KT808582	KT808514
<i>Pyrenula thelemorpha</i>	Vietnã	Gueidan	CG3056	KT808609	KT808546
<i>Pyrenula mamillana</i>	Vietnã	Gueidan	CG3058	KT808583	KT808518
<i>Pyrenula mamillana</i>	Vietnã	Gueidan	CG3059	KT808584	KT808513
<i>Pyrenula aspistea</i>	Vietnã	Gueidan	CG3060	KT808564	KT808495
<i>Pyrenula massariospora</i>	Vietnã	Gueidan	CG3061	KT808585	KT808521
<i>Pyrenula massariospora</i>	Vietnã	Gueidan	CG3062	KT808586	KT808522
<i>Pyrenula balia</i>	Vietnã	Gueidan	CG3063	KT808566	KT808499
<i>Pyrenula subglabrata</i>	Vietnã	Gueidan	CG3069	KT808608	KT808545
<i>Pyrenula reginae</i>	Brasil	Lima	ELL0010	KT808596	–
<i>Pyrenula nitida</i>	República Tcheca	Palice	F5929	DQ329023	DQ328998
<i>Pyrenula massariospora</i>	Sri-Lanka	Weerakoon	GW1028	JQ927468	–
<i>Pyrenula aspistea</i>	Sri-Lanka	Weerakoon	GW1042	JQ927469	–
<i>Pyrenula aspistea</i>	Sri-Lanka	Weerakoon	GW1044	JQ927470	JQ927462
<i>Pyrenula fetivica</i>	Sri-Lanka	Weerakoon	GW307A	JQ927472	JQ927464
<i>Pyrenula spec</i>	Sri-Lanka	Weerakoon	GW818a	JQ927474	JQ927467
<i>Pyrenula fetivica</i>	Sri-Lanka	Weerakoon	GW835	JQ927465	–
<i>Pyrenula sexocularis</i>	Tailândia	Desconhecido	RAMK17261	KT808606	KT808543
<i>Pyrenula aspistea</i>	Tailândia	Desconhecido	RAMK17277	KT808563	KT808493
<i>Pyrenula bahiana</i>	Laos	Hensen	RVH1	KT808497	–

<i>Pyrenula bahiana</i>	Laos	Hensen	RVH2	KT808614	–
<i>Pyrenula bahiana</i>	Laos	Hensen	RVH3	KT808605	KT808498
<i>Pyrenula subelliptica</i>	Laos	Hensen	RVH5	KT808594	KT808534
<i>Pyrenula quassiicola</i>	Laos	Hensen	RVH6	KT808595	KT808535
<i>Pyrenula astroidea</i>	Laos	Hensen	RVH7	KT808565	KT808496
<i>Pyrgillus javanicus</i>	Austrália	Lumbsch	19115c7	AY605078	–
<i>Pyrgillus javanicus</i>	Costa Rica	Lutzoni	AFTOL342	NG-027585	DQ823103
<i>Pyrgillus javanicus</i>	Costa Rica	Lutzoni	AFTOL342	FJ225774	–
<i>Pyrgillus javanicus</i>	Vietnã	Gueidan	CG1840	KT808612	KT808549

Dos 11 gêneros aceitos em Pyrenulaceae por Lücking (2017), apenas quatro possuem sequências no Genbank (*Lithothelium*, *Anthracotheicum*, *Pyrenula* e *Pyrgillus*). Neste estudo, apesar das várias e exaustivas coletas por diversos ecossistemas no Brasil, adicionalmente aos gêneros já relatados, apenas um espécimen de *Distopyrenis composita* foi encontrada, porém a amplificação do DNA não obteve sucesso. Os demais gêneros são difíceis de serem encontrados ou possuem distribuição fora do Brasil.

Ainda no Genbank, é possível encontrar três sequências de *Granulopyrenis*, todas da espécie *G. seawardii*; duas são das regiões RPB2 e 18S do projeto AFTOL e outra da região 28S citada no artigo “Eurotiomycetes: Eurotiomycetidae and Chaetothyriomycetidae”. Através da ferramenta BLASTn é perceptível que a sequência da região 18S constitui uma contaminação; uma vez que as sequências mais próximas pertencem às espécies *Celerioriella prunicola*, *Veronaea botryosa*, *Celerioriella dura* e *Scolecobasidium cateniphorum*. Com relação à sequência da região 28S, após análise filogenética *G. seawardii* forma um clado com espécimens de *Pyrenula massariospora*. Não foi possível confirmar a autenticidade para a região RPB2, visto que não existem novas sequências para esta região neste trabalho ou no Genbank. Desta forma, essas sequências foram retiradas das análises por não representarem a espécie em questão.

4.2.1. Filogenia geral da família Pyrenulaceae

O primeiro conjunto de dados está relacionado à Pyrenulaceae de forma geral (Figura 13), onde o maior número de sequências foi alinhado para delimitação dos grupos. O grupo externo utilizado foi escolhido com base em estudos anteriores um fungo da ordem *Eurotiales*, identificado e depositado no Genbank como *Byssochlamys nivea* (CBS 100.11). Apesar da inserção de muitas sequências tropicais, a monofilia da família não foi confirmada. Entretanto, a divisão filogenética em dois grandes grupos encontrada por Weerakoon et al.

(2012) e Gueidan et al. (2016) permanece, e há apenas a observação de novos clados e alterações em alguns já existentes. Morfologicamente, esses dois grupos podem ser separados apenas pela presença e ausência de pseudocifelas no talo.





Figura 13. Relações filogenéticas em Pyrenulaceae utilizando os marcadores LSU e mtSSU combinados

O primeiro grupo é composto, em sua maioria, por espécies que possuem pseudocifelas no talo, distribuídas em clados de 33 espécies do gênero *Pyrenula*, três espécies de *Anthracothecium* (*A. australiensis*, *A. nanum* e *A. prasinum*) e uma espécie de *Lithothelium* (*L. septemseptatum*). Neste grupo, há o clado de *Pyrenula nitida*, uma espécie da região temperada que é o basionimo da família, porém, embora não sejam as sequências do espécime tipo, considerou-se este grupo como *Pyrenula sensu stricto*. Da mesma forma que em Gueidan et al. (2012), *L. septemseptatum* continua como um dos primeiros ramos de divergência em Pyrenulaceae e forma um grupo irmão aos clados dos gêneros *Anthracothecium* e *Pyrenula* s.s. A partir de novas sequências de espécimes brasileiros e cubanos adicionados a este grupo, houve um aumento de espécies ao grupo irmão de *Anthracothecium*; anteriormente, apenas *P. astroidea*, *P. chlorospila* e *P. macrospora* faziam parte e agora *P. circumfiniens*, *P. aff. cubana* e *P. spec. nov. 1* foram somadas.

Do manguezal brasileiro, se obteve sucesso na amplificação da região mtSSU apenas de uma espécie, *P. cerina*, que forma um clado único dentro do grupo 1, assim como: *P. subducta*, *P. immissa*, *P. globifera*, *P. adacta*, *P. quassiicola* 1, *P. thelemorpha* 1, *P. cf. leucostoma*, *P. pyrenuloides*, *P. wrightii*, *P. mastophora*, *P. bahiana*, *P. spec. COM949* e as espécies novas já publicadas, *P. supralaetior*, *P. lilacina* e *P. diamantinensis*. A espécie *P. quassiicola* está representada em sete diferentes linhagens, inclusive junto a espécies que possuem esporos muriformes como é o caso de *P. thelemorpha*. Para um melhor entendimento, esse complexo de espécies será apresentado de forma separada em um tópico único adiante.

O segundo grupo, caracterizado morfológicamente pela ausência de pseudocifelas no talo, está distribuído em clados de 46 espécies de *Pyrenula*, três espécies de *Pyrgillus* e uma espécie de *Lithothelium*. Com a adição de novas sequências de diferentes espécies de *Pyrgillus* a monofilia do gênero foi definida, assim como outras 20 espécies com mais de um espécime sequenciado (*P. suglabrata*, *P. apiculata* spec nov, *P. fetivica*, *P. massariospora*, *L. immersum*, *P. subpraelucida*, *P. spec nov. 9*, *P. novemseptata*, *P. confinis*, *P. ochraceoflava*, *P. aspistea*, *P. xanthinpersa*, *P. minutispora*, *P. aggregataspistea*, *P. paraminarum*, *P. cruenta*, *P. septicollaris*, *P. acutispora*, *P. microtheca*, *P. inframamillana*). As espécies novas *P. aurantiothallina* e *P. coccinea* também formam novas linhagens.

Com relação aos espécimes identificados como *P. anomala*, quatro linhagens divergem na árvore filogenética formando novos clados; *P. infraleucotrypa* possui duas linhagens distintas, embora formem um grupo irmão entre si e *P. mamillana* abrange um complexo de espécies junto aos representantes de *P. inframamillana* e *P. rubrostigma*.

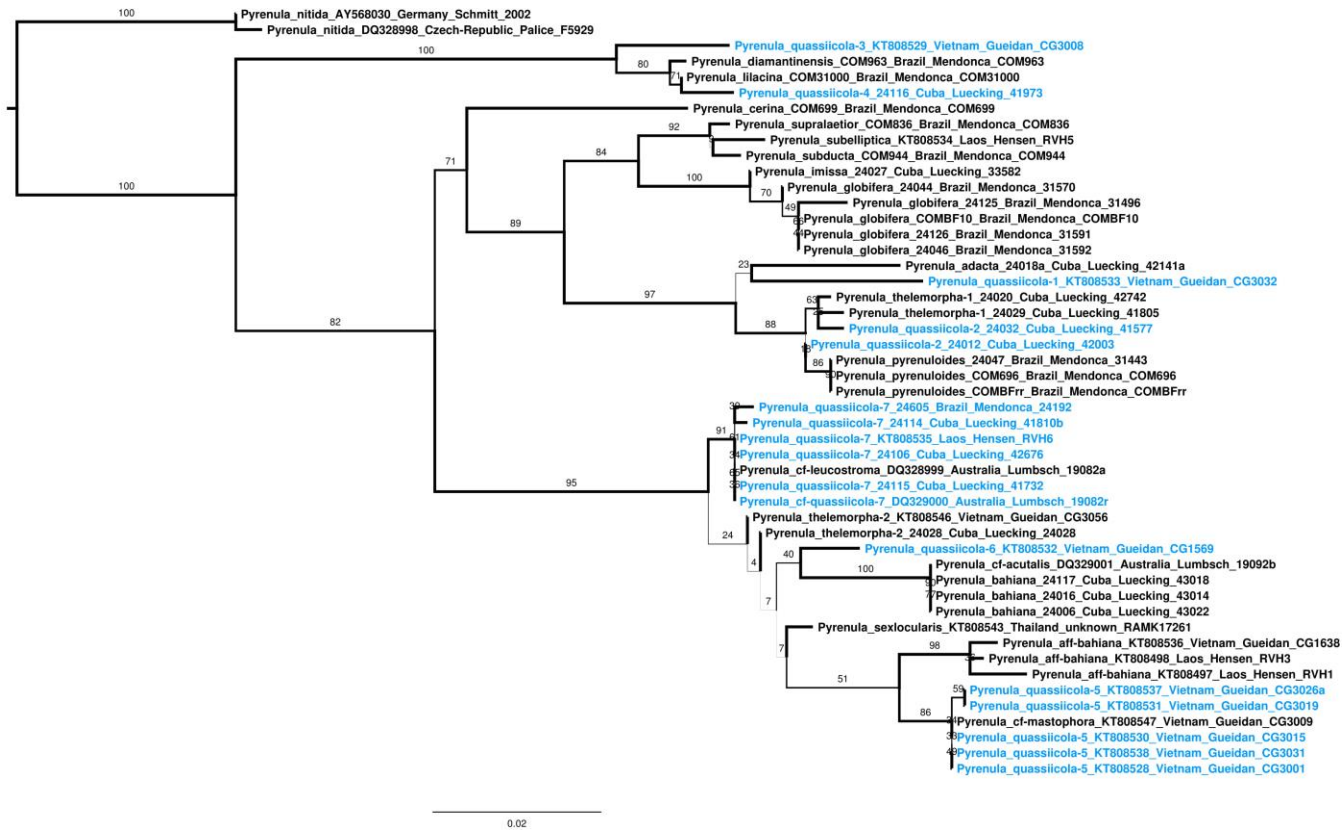


Figura 15. Relações filogenéticas entre espécimes de *P. quassiicola* utilizando o marcador mtSSU.

4.3 MODELAGEM PARA PREDIÇÃO DE ESPÉCIES

Um total de 93 artigos analisados resultaram em ocorrências observadas para 307 espécies em 13 gêneros da família Pyrenulaceae, incluindo cinco novas espécies que estão atualmente em processo de serem formalmente descritas. Os maiores números de espécies foram encontrados nos grids 11 e 32, com 71 e 70 espécies, respectivamente, cobrindo a região nordeste do Brasil e a porção norte / nordeste da Índia. Sete grids (16, 17, 18, 22, 23, 25 e 31) não possuem registros, representando partes da África e da Ásia, viz. leste da Argélia e Mali, oeste e leste da Líbia, norte da Nigéria, oeste e leste do Egito, Chade, a maioria do Sudão, oeste da Arábia Saudita, República Centro-Africana, Etiópia, oeste da Somália, São Tomé e Príncipe, Guiné Equatorial, Gabão, Congo, Paquistão e noroeste da Índia (Tabela 5; Tabela Suplementar S1(Anexo I)). Em algumas dessas regiões, algumas espécies foram historicamente registradas, notadamente São Tomé e Príncipe (Nylander 1889), mas sua identidade não pôde ser afirmada, e espécies (por exemplo, *P. nitida*) foram relatadas com base em critérios taxonômicos que difere muito dos dias atuais.

Tabela 5. Dados amostrais de Pyrenulaceae distribuídos pelas Grades Globais de 15 ° × 15 °. SIG = escore GIS (presença e extensão dos tipos de vegetação global em cada grade, combinada com um valor correspondente às preferências conhecidas de Pyrenulaceae para cada tipo de vegetação); Remoto = Pontuação remota (presença em ilhas remotas = 0,7); Sampl. = Escore de amostragem (esforço de amostragem por grade; varia de 0 = não amostrado a 5 = esforço amostral máximo); Comb. = Pontuação combinada; Obs. = espécies observadas por grade; Pred. = espécies previstas por grade; Dif. = diferença; Magn. = magnitude da diferença (+++ => 80; ++ = 50-80; + = 25-49).

Grde	Região	GIS	Remoto	Sampl.	Comb.	Obs.	Pred.	Dif.	Magn.
1	Neotrópico	83	1	0	0	4	18	14	
2	Neotrópico	326	1	1	326	21	70	49	(+)
3	Neotrópico	297	1	4	1187	63	64	1	
4	Neotrópico	224	1	4	896	45	48	3	
5	Neotrópico	326	1	5	1630	65	70	5	
6	Neotrópico	448	1	2	895	36	97	61	(++)
7	Neotrópico	288	1	3	864	44	62	18	
8	Neotrópico	316	1	3	948	38	68	30	(+)
9	Neotrópico	496	1	2	992	34	107	73	(++)
10	Neotrópico	363	1	2	726	36	78	42	(+)
11	Neotrópico	236	1	5	1181	71	51	-20	
12	Neotrópico	245	1	1	245	9	53	44	(+)
13	Neotrópico	391	1	2	782	35	84	49	(+)
14	Neotrópico	299	1	2	599	27	65	38	(+)
15	Paleotrópicos africanos	59	1	0	0	6	13	7	
16	Paleotrópicos africanos	58	1	0	0	0	12	12	
17	Paleotrópicos africanos	57	1	0	0	0	12	12	
18	Paleotrópicos africanos	113	1	0	0	0	24	24	
19	Paleotrópicos africanos	100	1	1	100	8	22	14	
20	Paleotrópicos africanos	317	1	0	0	5	68	63	(++)
21	Paleotrópicos africanos	429	1	0	0	6	93	87	(+++)
22	Paleotrópicos africanos	419	1	0	0	0	90	90	(+++)
23	Paleotrópicos africanos	282	1	0	0	0	61	61	(++)
24	Paleotrópicos africanos	152	1	0	0	1	33	32	(+)
25	Paleotrópicos africanos	252	1	0	0	0	54	54	(++)
26	Paleotrópicos africanos	436	1	0	0	4	94	90	(+++)
27	Paleotrópicos africanos	317	1	1	317	16	68	52	(++)
28	Paleotrópicos africanos	173	1	1	173	15	37	22	
29	Paleotrópicos africanos	217	1	0	0	2	47	45	(+)
30	Paleotrópicos africanos	303	1	2	605	31	65	34	(+)
31	Paleotrópicos Orientais	120	1	1	120	0	26	26	(+)
32	Paleotrópicos Orientais	418	1	3	1255	70	90	20	
33	Paleotrópicos Orientais	475	1	2	949	42	102	60	(++)
34	Paleotrópicos Orientais	335	1	2	670	25	72	47	(+)
35	Paleotrópicos Orientais	208	1	2	417	27	45	18	
36	Paleotrópicos Orientais	278	1	1	278	7	60	53	(++)
37	Paleotrópicos Orientais	354	1	3	1063	43	76	33	(+)

38	Paleotrópicos Orientais	347	1	2	693	26	75	49	(+)
39	Paleotrópicos Orientais	259	1	1	259	18	56	38	(+)
40	Paleotrópicos Orientais	337	1	0	0	7	73	66	(++)
41	Paleotrópicos Orientais	377	1	3	1131	38	81	43	(+)
42	Paleotrópicos Orientais	182	1	0	0	2	39	37	(+)
43	Paleotrópicos Orientais	126	1	1	126	1	27	26	(+)
44	Paleotrópicos Orientais	211	1	4	843	40	45	5	
45	Paleotrópicos Orientais	131	0,7	3	275	19	20	1	
46	Paleotrópicos Orientais	129	0,7	3	271	22	19	-3	

Das 307 espécies, 62 foram registradas em áreas temperadas, sendo 25 exclusivamente extratropicais (Tabela 6; Tabela Suplementar S1). A regressão linear entre a riqueza de espécies baseada em grides observados e a pontuação dos grides combinados foi altamente significativo (Figura 16). O total de grides observados foi de 1009 e o total previsto foi 2638. A faixa média de grides observados por espécie foi de 3,29 grides. As espécies com maior variação observada foram *Pyrenula mamillana* (25 grides), *P. anomala* e *P. quassiicola* (24), *P. aspistea* (23), *Pyrgillus javanicus* (22) e *Pyrenula confinis* (20). Em contraste, 134 espécies foram observadas apenas em um único gride cada (Tabela 5 Suplementar S1).

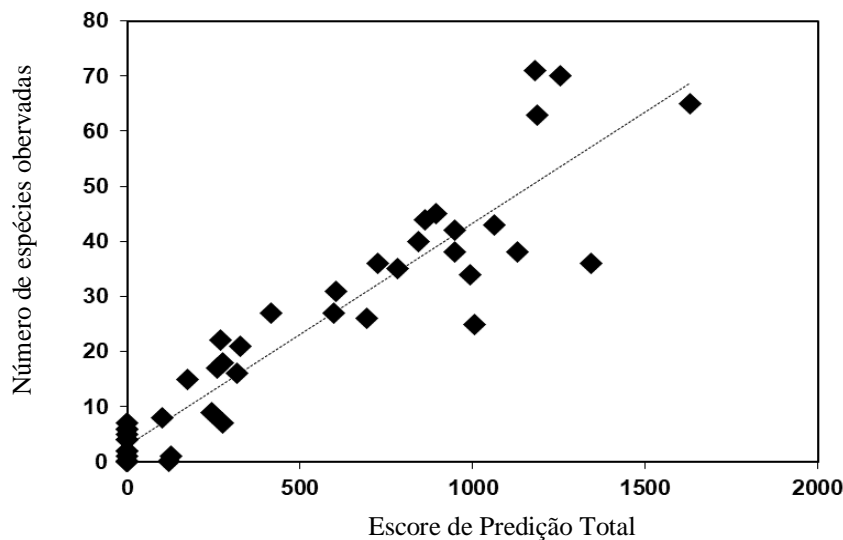


Fig. 16. Regressão linear do número de espécies observadas por gride de acordo com o escore total de predição. ($r^2 = 0,92$, $P < 0,000$).

Tabela 6. Espécies de Pyrenulaceae que também podem ser encontradas em regiões fora da faixa delimitada pela grade global e espécies que possuem exclusividade extratropical.

Espécies	Ocorrência Extratropical
<i>Anthracothecium australiense</i> (Müll. Arg.) Aptroot	temperada América do Norte, temperada Asia (Japão)
<i>Distopyrenis americana</i> Aptroot	temperada América do Norte
<i>Distopyrenis japonica</i> H. Harada	temperada Asia (Japão)
<i>Distopyrenis quercicola</i> R.C. Harris	temperada América do Norte
<i>Granulopyrenis hymnothora</i> (Ach.) Aptroot	temperada América do Norte

<i>Lithothelium almbornii</i> R.C. Harris & Aptroot	temperada América do Norte
<i>Lithothelium australe</i> Aptroot & H. Mayrhofer	temperada Australasia (Nova Zelândia, Chatham Islands)
<i>Lithothelium austropacificum</i> P.M. McCarthy	temperada Australia (Lord Howe Island)
<i>Lithothelium falklandicum</i> (Nyl.) Aptroot	temperada América do Sul (Falkland Islands)
<i>Lithothelium hyalosporum</i> (Nyl.) Aptroot	temperada América do Norte, Europa
<i>Lithothelium japonicum</i> H. Harada	temperada Asia (Coreia do Sul, Japão)
<i>Lithothelium kantvilasii</i> P.M. McCarthy	temperada Australasia (Tasmania)
<i>Lithothelium macrosporum</i> (R.C. Harris) Aptroot	temperada América do Norte
<i>Lithothelium nanosporum</i> (C. Knight) Aptroot	temperada Asia (Japão)
<i>Lithothelium obtectum</i> (Müll. Arg.) Aptroot	temperada Asia (Coreia do Sul)
<i>Lithothelium phaeosporum</i> (R.C. Harris) Aptroot	temperada América do Norte, Europa
<i>Lithothelium septemseptatum</i> (R.C. Harris) Aptroot	temperada América do Norte, Europa
<i>Lithothelium triseptatum</i> (Nyl.) Aptroot	Europa
<i>Parapyrenis guayaci</i> (Fée) Aptroot	temperada América do Sul
<i>Parapyrenis macluriae</i> (Sävul. & Sandu) Aptroot	Europa
<i>Parapyrenis tecomatis</i> (Berk. & M.A. Curtis ex Cooke) Aptroot	temperada América do Norte
<i>Pyrenographa wellingtoniae</i> (Cooke & Harkn.) You Z. Wang, Aptroot & K.D. Hyde	temperada América do Norte
<i>Pyrenula acutalis</i> R.C. Harris	temperada América do Norte
<i>Pyrenula acutispora</i> Kalb & Hafellner	temperada Asia (Japão)
<i>Pyrenula aggregata</i> (Fée) Fée	temperada Norte e América do Sul, oceanic Europa continental
<i>Pyrenula aspistea</i> (Ach.) Ach.	temperada Asia (Japão)
<i>Pyrenula astroidea</i> (Fée) R.C. Harris	temperada América do Sul (Juan Fernández), temperada Asia (Coreia do Sul)
<i>Pyrenula balia</i> (Krempel.) R.C. Harris	temperada Asia (Japão)
<i>Pyrenula caryae</i> R.C. Harris	temperada América do Norte, temperada Asia (Japão)
<i>Pyrenula chilensis</i> (Fée) Aptroot & F. Berger	temperada América do Norte
<i>Pyrenula chlorospila</i> (Nyl.) Arnold	temperada América do Sul (Juan Fernández)
<i>Pyrenula coryli</i> A. Massal.	Europa, Oriente Médio, temperada Asia (Japão)
<i>Pyrenula deliquescens</i> (C. Knight) Müll. Arg.	temperada América do Sul, Europa
<i>Pyrenula dermatodes</i> (Borrer) Schaer.	temperada Australasia (Nova Zelândia)
<i>Pyrenula fetivica</i> (Krempel.) Müll. Arg.	oceanic Europa (Macaronesia, Grã-Bretanha), temperada Asia (Japão), temperada Australasia (Nova Zelândia, Tasmania)
<i>Pyrenula filiformis</i> Aptroot	temperada Asia (Japão)
<i>Pyrenula gigas</i> Zahlbr.	temperada Australasia (Nova Zelândia)
<i>Pyrenula hibernica</i> (Nyl.) Aptroot	temperada Asia (Japão)
<i>Pyrenula howeana</i> Aptroot	oceanic Europa (Macaronesia, Grã Bretanha)
<i>Pyrenula laevigata</i> (Pers.) Arnold	temperada Australia (Lord Howe Island)
<i>Pyrenula macounii</i> R.C. Harris	temperada América do Norte, oceania Europa (Macaronesia, Grã-Bretanha)
<i>Pyrenula macrospora</i> (Degel.) Coppins & P. James	temperada América do Norte, temperada Asia (Japão)
<i>Pyrenula mamillana</i> (Ach.) Trevis.	oceanic Europa (Macaronesia, Grã-Bretanha), temperada Asia
<i>Pyrenula massariospora</i> (Starb.) R.C. Harris	temperada América do Sul (Juan Fernández), temperada Asia (Coreia do Sul, Japão)
<i>Pyrenula micheneri</i> R.C. Harris	temperada Asia (Japão)
<i>Pyrenula moniliformis</i> (C. Knight) Müll. Arg.	temperada América do Norte
<i>Pyrenula nitida</i> (Weigel) Ach.	temperada Australasia (Nova Zelândia)
<i>Pyrenula nitidella</i> (Flörke ex Schaer.) Müll. Arg.	Europa, temperada Asia (Coreia do Sul)
<i>Pyrenula nitidula</i> (Bres.) R.C. Harris	temperada América do Norte, Europa, temperada Asia (Japão), temperada Australasia (Nova Zelândia)
<i>Pyrenula occidentalis</i> (R.C. Harris) R.C. Harris	temperada América do Norte
<i>Pyrenula platystoma</i> (Müll. Arg.) Aptroot	temperada América do Norte, Europa
	temperada Asia (Coreia do Sul)

<i>Pyrenula pseudobufonia</i> (Rehm) R.C. Harris	temperada América do Norte, temperada Asia (Coreia do Sul, Japão)
<i>Pyrenula pyrenuloides</i> (Mont.) R.C. Harris	temperada Asia (Japão)
<i>Pyrenula quassiicola</i> (Fée) Fée	temperada Asia (Coreia do Sul, Japão)
<i>Pyrenula ravenelii</i> (Tuck.) R.C. Harris	temperada América do Norte, temperada Australasia (Norfolk Island)
<i>Pyrenula sipmanii</i> Aptroot & K. H. Moon	temperada Asia (Coreia do Sul)
<i>Pyrenula subelliptica</i> (Tuck.) R.C. Harris	temperada América do Norte, temperada Asia (Japão)
<i>Pyrenula thelomorpha</i> Tuck.	temperada Australia
<i>Pyrenula tokyensis</i> (Müll. Arg.) H. Harada	temperada Asia (Japão)
<i>Pyrenula wetmorei</i> R.C. Harris	temperada América do Norte
<i>Pyrgillus javanicus</i> Nyl.	temperada Asia (Japão)
<i>Sulcopyrenula staurospora</i> (Tuck.) H. Harada	temperada América do Norte, temperada Asia (Japão)

O histograma maximizado e log-transformado das frequências observadas mostrou uma regressão linear altamente significativa (Figura 17). A faixa de grades médio inicialmente extrapolada por espécie D_{Pre} foi de 6,32, com base em um intercepto inicial $b_{Histograma} = 2,39$, resultando em uma estimativa global de riqueza $S_{Pre (Global-Grid)}$ de $2638 / 6,32 = 417$ espécies. O $S_{Pre total (Histograma-Global)}$ inicialmente extrapolado do histograma maximizado foi maior (652), mas o ajuste iterativo de $b_{Histograma}$ resultou em $b_{Histograma (ajustado)} = 2.193$ e $D_{Pre (ajustado)} = 6.36$, para valores ajustados de $S_{Pre (Global-Grde)} = 415$ e $S_{Pre (Global-Histograma)} = 417$ e uma média de $S_{Pre} = 416$ espécies. Como isso diz respeito apenas aos táxons tropicais, os táxons exclusivamente extratropicais, para os quais nenhum aumento é assumido, devem ser adicionados, para um total de $416 + 25 = 441$ espécies de Pyrenulaceae previstas em todo o mundo.

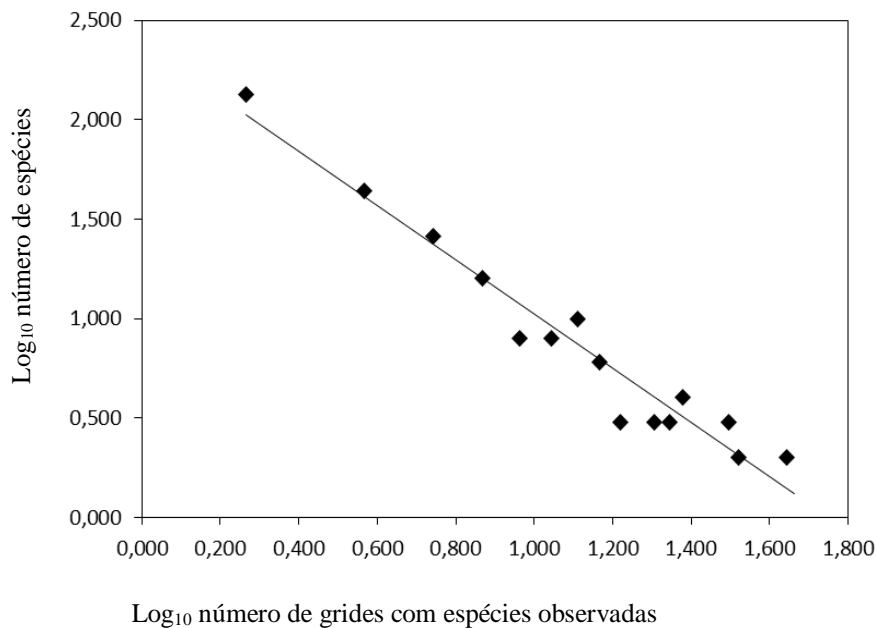


Fig. 17. Regressão linear do número de espécies observadas transformadas por log in no número de grades transformadas em log em que as espécies foram observadas. ($r^2 = 0,85$, $p < 0,000$)

5 DISCUSSÃO

5.1 DIVERSIDADE

A família Pyrenulaceae, dentro da liquenobiota corticícola tropical pirenocárpica, possui uma grande representação em nível de composição e riqueza em diversos biomas e habitats no planeta (Aptroot 2012, Rivas-Plata et al. 2008). Seus representantes são, em sua maioria, cosmopolitas; entretanto, é possível também encontrar espécies e gêneros endêmicos, ou seja, que são característicos apenas dos locais onde foram descritos (Cáceres et al. 2014, Aptroot et al. 2013). Essa ampla representatividade pode ser explicada pela fácil adaptação das espécies a ambientes que possuem características peculiares (estações secas e chuvosas, altas e baixas temperaturas, diferentes índices de luminosidade, pH do hospedeiro, antropização, etc.) e ao desenvolvimento de estruturas morfológicas e pigmentos que suportam variações ambientais extremas (Aptroot et al. 2013, Mendonça 2014).

Ao comparar a diversidade da família no Brasil com outras famílias que também são importantes na micota liquenizada, percebe-se que já existe para Pyrenulaceae um grande conhecimento publicado, com vários artigos detalhando a morfologia, assim como a presença de gêneros com poucas espécies descritas e a dominância do gênero *Pyrenula* com cerca de 230 espécies aceitas. Todas as espécies são associadas a algas verdes do gênero *Trentepohlia* e somente uma espécie foi descrita para o hábitat saxícola (*Pyrenula quarzítica*) (Aptroot 2012). Maiores detalhes a respeito da composição de espécies e os padrões de distribuição são discutidos no tópico de modelagem.

5.1.1 Novos registros

A diversidade fúngica vem ao longo dos anos mostrando grande potencial na catalogação de espécies, sejam da forma tradicional com inventários e estudos morfológicos, ou por meio de técnicas moleculares que mostram linhagens anteriormente desconhecidas (Hawksworth & Lücking 2017, Lücking et al. 2014). Neste sentido, muitos estudos já demonstravam que Pyrenulaceae possuía uma ampla distribuição entre os biomas brasileiros. Desse modo que nos últimos anos diversos estudos apontaram uma riqueza de espécies significativa, estando entre as 50 maiores famílias de fungos liquenizados, e conseqüentemente a publicação de novas espécies e novos registros passou a ser mais frequente (Menezes et al. 2011, Cáceres et al. 2014, Käffer et al. 2010, 2014, Lücking et al. 2016).

No Brasil, estima-se que aproximadamente 4000 espécies de fungos liquenizados foram identificadas, com Pyrenulaceae representando 3% de toda a liquenobiota brasileira com cerca de 131 espécies registradas (Aptroot & Cáceres in prep.). Neste estudo, 43 novos registros foram catalogados ao longo de várias coletas em diferentes biomas e ecossistemas brasileiros. Destes, cinco foram registrados pela primeira vez para o Brasil como: *Anthracothecium australiensis* anteriormente citado para a Austrália, El Salvador, Papua Nova Guiné, Estados Unidos e Guiana; *Lithothelium illotum* citado para os Estados Unidos, México, Costa Rica, Singapura, Guadalupe, Fiji e Austrália; *Pyrenula immissa* citada para a Costa Rica, Índia, Porto Rico, Colômbia, Papua Nova Guiné, Estados Unidos e Indonésia; *Pyrenula melanophthalma* citada para a Guiana e *Pyrenula subgregantula* citada para o México, Costa Rica e Japão. Vale destacar que esses novos registros estão distribuídos entre as regiões Norte e Nordeste do país em áreas que contemplam a Floresta Amazônica, Caatinga e Restinga que nunca tinham sido estudadas ou que receberam pouca atenção. Em seu estudo sobre os líquens corticícolos da região Nordeste, Cáceres (2007) encontrou 22 espécies de Pyrenulaceae distribuídas entre os gêneros *Anthracothecium* e *Pyrenula*, representando uma das maiores proporções relativa de espécies únicas para a Zona da Mata junto a líquens que apresentavam características morfológicas, anatômicas e químicas diferentes entre os grupos analisados, quando comparados com os Brejos de Altitude e Caatinga. O mesmo foi encontrado por Xavier-Leite et al. (2015) quando compararam as espécies encontradas tanto nos Brejos de Altitude quanto na Caatinga da Paraíba, destacando ainda a presença de novos registros para o Brasil (*Pyrenula subglabrata*), para a região Nordeste (*Pyrenula aspistea*, *P. brunnea* e *P. inframamillana*) e para a Paraíba (*Pyrenula anomala*, *P. infraleucotrypa*, *P. quassiicola* e *P. septicollaris*).

Para a região Norte do país temos como novos registros *Pyrenula aggregata*, *P. aspistea*, *P. balia*, *P. cayennensis*, *P. cruenta*, *P. rubromamillana* e *P. septicollaris*. A maioria dessas espécies foi previamente coletadas principalmente na região Nordeste, como o caso de *P. rubromamillana* encontrada tanto na Caatinga quanto na Mata Atlântica (Lima et al. 2013). Todavia, para a região Nordeste os novos registros são *Pyrenula atropurpurea*, citada para o Pará Müller (1884b), *Pyrenula castanea*, citada para São Paulo Mosén (1878), Pará Müller (1884), Mato Grosso Malme (1929) e Rio Grande do Sul Spielmann (2006) e *Pyrenula cubana*, citada para o Mato Grosso Malme (1924b).

Para o Rio Grande do Norte nove espécies foram identificadas como novos registros (*Pyrenula circumfiniens*, *P. aspistea*, *P. duplicans*, *P. inframmillana*, *P. leucostoma*, *P. mamillana*, *P. mastophora*, *P. minor*, *P. pyrenuloides*), 19 para o estado da Paraíba (*Pyrenula*

laetior, *P. aggregata*, *P. acutispora*, *P. astroidea*, *P. aurantiacorubra*, *P. aurantiothallina*, *P. bahiana*, *P. balia*, *P. cruenta*, *P. lineatostroma*, *P. mamillana*, *P. micromma*, *P. microtheca*, *P. minor*, *P. ochraceoflava*, *P. papillifera*, *P. pyrenuloides*, *P. rubrostigma*, *P. tristissima*), seis para o Amazonas (*Pyrenula aggregataspistea*, *P. anomala*, *P. mamillana*, *P. minutispora*, *P. rubronitidula*, *P. rubrostigma*), duas para Alagoas (*Pyrenula aggregataspistea*, *P. aspistea*), três para Rondônia (*Pyrenula anomala*, *P. mamillana*, *P. septicollaris*), três para a Bahia (*Pyrenula complanata*, *P. lineatostroma*, *P. rubrostigma*), três para Pernambuco (*Pyrenula inframamillana*, *P. lineatostroma*, *P. rubrostigma*) e uma para Sergipe (*Pyrenula paraminarum*).

Muito embora haja diferenças fitossociológicas entre as áreas, com todos esses registros e as espécies novas encontradas neste trabalho é possível inferir que a metodologia empregada foi importante, visto que uma grande quantidade de espécies foi coletada (Cáceres et al. 2007, Cáceres 2007, Menezes et al. 2011, Xavier-Leite et al. 2015). Algumas relações entre os espécimes que possuíam pigmentação e padrões de preferências por alguns dos ambientes estudados puderam ser notados. Por exemplo, *Pyrenula cruenta*, que possui pigmento vermelho, é muito abundante em áreas de restinga arbórea-arbustiva, enquanto *Pyrenula ochraceoflava* com pigmento amarelo, é mais abundante em áreas de Caatinga e Brejos de Altitude. Assim, é importante preservar os biomas e ecossistemas em estudo, como também incentivar novas pesquisas que abordem o tema em questão para que se tenha um conhecimento mais completo a cerca da riqueza e composição da família Pyrenulaceae no Brasil.

5.2 FILOGENIA

Os dois últimos artigos a respeito da filogenia de Pyrenulaceae mostram que, problemas tanto logísticos (coletas, armazenamento e extração de DNA) quanto de delimitações genéricas (complexo de espécies e gêneros polifiléticos), tem se provado um processo complicado no entendimento da evolução da família (Weerakoon et al. 2012; Gueidan et al. 2016). Embora uma quantidade considerável de novas sequências tropicais tenha sido adicionada a nova análise filogenética, os resultados mostram que, por enquanto, não é possível realizar grandes modificações que possam ajudar a compreender melhor as diferentes linhagens entre os clados. Portanto, a hipótese H5, que supunha que a adição de espécies neotropicais confirmaria a divisão do gênero *Pyrenula* s.s. em vários grupos, sendo um clado grande caracterizado por pseudocífela e cristais no talo, não foi comprovada. Com a

atual circunscrição filogenética, a divisão de *Pyrenula* em vários grupos ocasionaria na criação de várias espécies órfãs por falta de caracteres morfológicos suficientes para a concepção de novos gêneros. A árvore geral aqui apresentada não modifica muito os resultados obtidos por Gueidan et al. (2016), houve apenas o surgimento de novas linhagens dentro dos dois grupos filogenéticos e um melhor entendimento de algumas espécies crípticas. Partindo desse princípio, a hipótese H1 a família Pyrenulaceae é monofilética, não foi confirmada, pois apenas os gêneros *Anthracothecium*, *Lithothelium*, *Pyrenula* e *Pyrgillus* possuem sequências disponíveis. Para uma avaliação mais detalhada sequências dos outros gêneros são necessárias.

Dos três gêneros que formam o primeiro grupo (*Anthracothecium*, *Pyrenula* e *Lithothelium*), *Anthracothecium* possui três espécies formando um grupo monofilético, embora o resultado do bootstrap seja considerado baixo (28 ML) confirmando assim a H4 *Anthracothecium* é um gênero monofilético em sua definição atual. Em Gueidan et al. (2016) apenas duas espécies foram apresentadas e uma delas identificada como *A. australiensis*, entretanto, nossas análises mostram que a espécie em questão é *A. nanum*, como previamente identificado por Gueidan et al. (2008), pois três espécimes de *A. australiensis* foram coletados e formaram um clado aparte. Na morfologia, *Anthracothecium* difere de *Pyrenula* pela presença de uma parede externa espessa e poucos septos nos ascósporos jovens que se dividem sucessivamente em muitos lóculos angulares (Aptroot et al. 2008, Aptroot 2012, Weerakoon et al. 2012, Gueidan et al. 2016). O restante dos caracteres, como grandes peritécios pretos, muitas vezes cobertos por tecido do talo, paráfises não ramificadas, ascósporos muriformes, castanho-escuros e de paredes finas quando maduros, são também compartilhados por algumas espécies de *Pyrenula* (Aptroot et al. 2008, Aptroot et al. 2012).

Lithothelium é um dos gêneros que, junto com *Pyrenula*, pode ser encontrado nos dois grupos, caracterizando-se como parafilético. Difere apenas por possuir ascósporos com um espeçamento próximo ao septo e das bordas, hialinos ou marrom-avermelhado com lumina arredondada quando maduro (Aptroot 2012, Aptroot et al. 2008). Pode ser considerado como um grupo basal em Pyrenulaceae, pois surge como uma das primeiras divergências dentro da família (Gueidan et al. 2016). Sendo assim, a hipótese H3 (*Lithothelium* é um gênero monofilético) também não foi confirmada.

No que diz respeito à hipótese H2 diferentes clados estão adaptados a condições específicas entre a Mata Atlântica e Amazônia, não é possível chegar a uma conclusão sólida. Embora alguns clados sejam monofiléticos e estejam ligados a apenas um bioma, existem registros das mesmas espécies distribuídos em diferentes habitats. Esse resultado leva a

discussão a outro nível, até que ponto é possível considerar o conceito de endemismo de espécies e até mesmo a conexão entre diferenças ambientais consideráveis no processo de especiação e nos mecanismos de dispersão? Temos como exemplo neste trabalho *Pyrenula quassiicola*, que aparentemente pela morfologia representa uma única espécie; entretanto, quando se leva em consideração a análise molecular, sete diferentes linhagens são encontradas, o que modificaria os números de riqueza, abundância e distribuição. Trabalhando com espécies de *Pyrenula* de vários países em diferentes continentes, Aptroot (2012) encontrou uma proporção significativa da micota líquênica que é compartilhada entre eles; poucas são as espécies que são consideradas raras e endêmicas.

Ainda é importante ressaltar que o esforço amostral para algumas regiões é maior do que para outras com poucas coletas realizadas. Espécies de *Pyrenula* inicialmente descritas como novas para a ciência em Rondônia, foram posteriormente encontradas em Sergipe e outros estados do Nordeste (Cáceres et al. 2014). Esse padrão talvez possa ser explicado pela presença de micronichos com características ambientais similares entre os biomas que favoreceram o desenvolvimento das espécies, da mesma forma, levando em consideração a presença da dispersão em longas distâncias.

Pyrenulaceae é uma família de líquens pirenocárpicos que não possui uma grande complexidade morfológica. Os caracteres com valor taxonômico atualmente utilizados no seu conceito de espécie provam que dentro da análise filogenética não são importantes atributos fenotípicos para separação cladística. Assim, as hipóteses H6 (A estrutura dos ascósporos é um caráter importante para dividir clados dentro de *Pyrenula* s.lat.) e H7 (Inspersão do himênio é um bom caráter para delimitar espécies) não foram confirmadas até o momento. Neste estudo, foram levados em consideração atributos como quantidade de septos, tipos de septação (esporos septados, murifores e submuriformes), tamanho dos esporos, inspensão do himênio, origem geográfica, pseudocifelas, posição do ostíolo e a posição do peritécio no talo. Entretanto, novos testes estatísticos são necessários pra confirmar estas hipóteses, assim, apenas as pseudocifelas continuam como caracter de separação em dois grandes grupos como demonstrado nos trabalhos de Weerakoon et al. (2012) e Gueidan et al. (2016).

Analisando a distribuição das espécies na árvore filogenética é possível perceber que não há padrões fenotípicos como é utilizado nas classificações de diversos outros estudos de grupos líquênicos (Berger et al. 2011, Parnmen et al. 2012, Rivas-Plata et al. 2012, Lücking et al. 2015). Neste sentido, uma opção para a falta de estruturas morfológicas na separação dos clados, é a utilização de uma técnica com abordagem quantitativa através da combinação de binning filogenético baseado na morfologia junto a um procedimento de permutação multi-

resposta (Parmen et al. 2012). Assim, em caso de falha dos caracteres fenotípicos usuais na discriminação de linhagens distintas, o binning filogenético é um método que determina o nível de congruência entre os padrões fenotípicos locais e as filogenias moleculares e, em seguida, aplica os pesos dos caracteres para melhorar a precisão da classificação dos táxons para os quais ainda não há dados moleculares disponíveis (Parmen et al. 2012, Lücking et al. 2015).

5.3 MODELAGEM DE PREDIÇÃO DE ESPÉCIES

Pyrenulaceae exibe uma ampla distribuição global, com a maioria das espécies essencialmente tropicais, mas alguns táxons também se estendem às regiões temperadas. As ocorrências observadas sugerem dois possíveis centros de diversidade: no nordeste do Brasil (gride 11) e no nordeste da Índia (gride 32; ver também Aptroot 2012; Aptroot et al. 2013), áreas localizadas em zonas tropicais (subtropicais), amplamente cobertas por ecossistemas florestais com alta diversidade florística e com sazonalidade distinta. No entanto, os hotspots previstos divergem ligeiramente e são encontrados em áreas de floresta tropical com apenas uma leve estação seca, viz. a Amazônia oriental (gride 9) e Myanmar / Tailândia (gride 33). Isso está de acordo com a preferência geral da maioria das Pyrenulaceae por áreas úmidas, semelhante a Graphidaceae (Lücking et al., 2014a), mas parcialmente em contraste com Trypetheliaceae, em que vários gêneros mostram uma preferência por ecossistemas sazonalmente secos (Aptroot et al. 2016a).

A maioria dos gêneros, incluindo aqueles com maior riqueza de espécies, tem uma distribuição global, viz. *Anthracothecium*, *Distopyrenis*, *Granulopyrenis*, *Lithothelium*, *Mazaediothecium*, *Parapyrenis*, *Pyrenula*, *Pyrgillus* e *Sulcopyrenula*. Em contraste, vários gêneros com baixo número de espécies mostram faixas de distribuição restritas, como *Clypeopyrenis* na América Central e do Sul, *Lacrymospora* em Madagascar, *Pyrenographa* nos Paleotrópicos e *Pyrenowilmsia* na África do Sul (Alias et al. 1996; Aptroot 1991; Gueidan et al. 2016, Lumbsch et al. 2011).

No que diz respeito às espécies com distribuição global mais, seis pertencem ao gênero *Pyrenula*, viz. *P. mamillana*, *P. anomala*, *P. quassiicola*, *P. aspistea* e *P. confinis*, e uma ao gênero *Pyrgillus*, viz. *P. javanicus*; todos ocorrem nos Neotrópicos, nos Paleotrópicos Africanos e nos Paleotrópicos orientais. Dispersão de longa distância e baixas taxas de diversificação são possíveis explicações para esses padrões (Feuerer & Hawksworth 2007).

Em comparação com Graphidaceae, a família Pyrenulaceae possui relativamente poucos gêneros aceitos, e o gênero único *Pyrenula* domina a família, com aproximadamente

228 espécies aceitas, representando 74% da família (Lücking et al. 2010, 2014a; Mendonça et al. 2016). Um padrão semelhante também é visto em Trypetheliaceae, onde a maioria das espécies pertence a um único gênero, *Astrothelium* (Aptroot et al. 2016a).

O número previsto de 441 espécies em Pyrenulaceae, em comparação com 307 espécies conhecidas, é baixo em comparação com outros estudos usando o mesmo método em grupos ecologicamente comparáveis, viz. Graphidaceae (3660; Lücking et al. 2014a) e Trypetheliaceae (800; Aptroot et al. 2016b). Isto sugere que não só a família é muito menos diversificada que Trypetheliaceae e Graphidaceae, mas também que o esforço de amostragem para este grupo tem sido mais exaustivo. Este último é suportado pelos intervalos de grades médios previstos, 6,36 para Pyrenulaceae vs 4,43 para Trypetheliaceae e 4,63 para Graphidaceae (Aptroot et al. 2016b; Lücking et al. 2014a), sugerindo que as espécies de Pyrenulaceae são, em média, mais amplamente distribuídas e, portanto, provavelmente já foram coletados em algum lugar. A diferença global na riqueza prevista, equivalente a quase uma ordem de magnitude comparada a Graphidaceae e cerca de metade de Trypetheliaceae, pode estar relacionada à idade evolutiva de Pyrenulaceae, juntamente com um menor grau de diversificação ecológica.

Outro ponto importante a ser considerado é que os dados aqui fornecidos levam em consideração o atual conceito de espécie de Pyrenulaceae, que será atualizado à medida que a nova filogenia da família for publicada. Assim, provavelmente, como sugerido por alguns autores, o grande gênero *Pyrenula* será dividido em conjunto com a criação de novos gêneros, sinonimizadas e resolução de alguns complexos de espécies, viz. *Pyrenula quassiicola* e *Pyrenula mamillana* (Aptroot 2012, Gueidan et al. 2016, Weerakoon et al. 2012). Portanto, um novo arranjo será fornecido, assim como os números previstos também mudarão, desta forma, os dados apresentados são subestimados, sendo necessária uma nova previsão.

6 CONCLUSÕES

- *Pyrenula* é um grupo parafilético;
- *Anthracotheceum* e *Pyrgillus* são grupos monofiléticos;
- *Lithothelium* não é um gênero monofilético, mas sim parafilético.
- As pseudocifelas continuam como caráter de separação filogenética de Pyrenulaceae em dois grupos;
- A adição de novas sequências tropicais evidenciou novas linhagens na família, da mesma forma que forneceram mais dados a respeito dos complexos de espécies e linhagens maiores;
- Há diferentes clados em diferentes condições ambientais, porém também há registros de algumas dessas espécies em outros ambientes que não foram sequenciadas;
- Pyrenulaceae é uma das famílias de líquens pirenocárpicos com a predição de espécies mais baixa quando comparada a outros grupos já estudados como Graphidaceae e Trypetheliaceae.

REFERÊNCIAS

- ALSTRUP, V.; APTROOT, A. **Pyrenocarpous lichens from Kenya and Tanzania.** Cryptogamie, Mycologie 26: 265–271, 2005.
- ALIAS, S. A.; HYDE, K. D.; JONES, E. B. G. **Pyrenographa xylographoides from Malaysian and Australian Mangroves.** Mycological Research 100: 580–582, 1996.
- APTROOT, A. **A monograph of the Pyrenulaceae (excl. Anthracothecium and Pyrenula) and the Requiellaceae, with notes on the Pleomassariaceae, the Trypetheliaceae and Mycomicrothelia (Lichenized and non-lichenized Ascomycetes).** Bibliotheca Lichenologica 44: 1–178, 1991.
- APTROOT, A. **Redisposition of some species excluded from Didymosphaeria (Ascomycotina).** Nova Hedwigia 60: 325–379, 1995.
- APTROOT, A. **New and interesting lichens and lichenicolous fungi in Brazil.** Fungal Diversity 9: 15–45, 2002a.
- APTROOT, A. *Pyrenula*. Pp. 435–437 in: T.H. Nash, B.D. Ryan, C. Gries & F. Bungartz (eds.) **Lichen flora of the Greater Sonoran Desert region.** Volume I (the pyrenolichens and most of the squamulose and macrolichens). Lichens Unlimited, Tempe, 2002b.
- APTROOT, A. **Pyrenocarpous lichens and related non-lichenized ascomycetes from Taiwan.** Journal of the Hattori Botanical Laboratory 93: 155–173, 2003.
- APTROOT, A. **Three new species of Lithothelium (Pyrenulaceae) from China and Thailand, with a revised world key and annotated list of species.** Lichenologist 38: 541–548, 2006.
- APTROOT, A. **Pyrenulales.** Flora of Australia 57: 447–482, 2009a.
- APTROOT, A. **Diversity and endemism in the pyrenocarpous lichen families Pyrenulaceae and Trypetheliaceae in the Malesian flora region.** Blumea 54: 145–147, 2009b.
- APTROOT, A. **A world key to the species of Anthracothecium and Pyrenula.** Lichenologist 44: 5–53, 2012.
- APTROOT, A. **Two new genera of Arthoniales from New Caledonia and the Solomon Islands, with the description of eight further species.** The Bryologist 117: 282–289, 2014.
- APTROOT, A. **Preliminary checklist of the lichens of Madagascar, with two new thelotremoid Graphidaceae and 132 new records.** Willdenowia 46: 349–365, 2016.
- APTROOT, A.; CÁCERES, M. E. S. **Pyrenocarpous lichens (except Trypetheliaceae) in Rondônia.** Lichenologist 45: 763–785, 2013.

APTROOT, A.; CÁCERES, M. E. S. **First inventory of lichens from the Brazilian Amazon in Amapá Estado.** *The Bryologist* 119: 250–265, 2016.

APTROOT, A.; JOHN, V. **An historical lichen collection from New Caledonia.** *Herzogia* 28: 307–321, 2015.

APTROOT, A.; SEAWARD, M. R. D. **Annotated checklist of Hong Kong lichens.** *Tropical Bryology* 17: 57–101, 1999.

APTROOT, A.; SIPMAN, H. J. M. **New Hong Kong lichens, ascomycetes and lichenicolous fungi.** *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 91: 317–343, 2001.

APTROOT, A.; SPARRIUS, L. B. **Additions to the lichen flora of Vietnam, with an annotated checklist and bibliography.** *The Bryologist* 109: 358–371, 2006.

APTROOT, A. *et al.* **Lichens and lichenicolous fungi from New Guinea.** *Bibliotheca Lichenologica* 64: 1–220, 1997.

APTROOT, A. *et al.* **New lichens from Thailand, mainly microlichens from Chiang Mai.** *Fungal Diversity* 24: 75–134, 2007.

APTROOT, A., *et al.* **Pyrenocarpous lichens with bitunicate asci. A first assessment of the lichen biodiversity inventory in Costa Rica.** *Bibliotheca Lichenologica* 97: 1–162, 2008.

APTROOT, A., VALADBEIGI, T.; SIPMAN, H. J. M. **A new species and new records of the lichen genus *Pyrenula* from Iran.** *Lichenologist* 44: 445–448, 2012a.

APTROOT, A.; SCHUMM, F.; CÁCERES, M. E. S. **Six new species of *Pyrenula* from the tropics.** *Lichenologist* 44: 611–661, 2012b.

APTROOT, A. *et al.* **Pyrenocarpous lichens in Cambodia, with the description of *Celothelium longisporum* (Pyrenulales).** *Journal of Japãoese Botany* 88: 309–315, 2013a.

APTROOT, A.; SIPMAN, H. J. M.; CÁCERES, M. E. S. **Twenty-one new species of *Pyrenula* from América do Sul, with a note on overmature ascospores.** *Lichenologist* 45: 169–198, 2013b.

APTROOT, A.; FERRARO, L. I.; CÁCERES, M. E. S. **New pyrenocarpous lichens from NE Argentina.** *Lichenologist* 46: 95–102, 2014.

APTROOT, A.; CÁCERES, M.E.S. **New lichen species from termite nests in rainforest in Brazilian Rondônia and adjacent Amazonas.** *Lichenologist* 46: 365–372, 2014.

APTROOT, A., *et al.* **Ten new species of corticolous pyrenocarpous lichens from NE Brazil.** *Phytotaxa* 197: 197–206, 2015.

APTROOT, A. *et al.* **New tropical calicioid lichens from América do Sul.** *Lichenologist* 48: 135–139, 2016a.

APTROOT, A., *et al.* **How diverse is the lichenized fungal family *Trypetheliaceae* (Ascomycota: Dothideomycetes)? A quantitative prediction of global species richness.** *Lichenologist* 48: 983–1011, 2016b.

APTROOT, A.; COMMON, R.S. ***Pyrenula clavatispora*, a new species from Florida with narrowly clavate ascospores, with a key to similar species.** *The Bryologist* 120: 270–273, 2017.

APTROOT, A.; *et al.* **Eight new species of Pyrenulaceae from the neotropics, with a key to 3-septate Pyrgillus species.** *The Lichenologist* 50: 77–87, 2018.

BARR, M. E. **Prodromus to Class Loculoascomycetes.** Amherst, Massachusetts: Newell, 168p, 1987.

BERGER, S.A.; STAMATAKIS, A.; LÜCKING, R. **Morphology-based phylogenetic binning of the lichen genera *Graphis* and *Allographa* (Ascomycota: Graphidaceae) using molecular site weight calibration.** *Taxon* 60: 1450–1457, 2011.

BERGER, F.; LAGRECA, S.; APTROOT, A. ***Lithothelium bermudense* sp. nov., a new saxicolous lichen from Bermuda.** *Mycotaxon* 131: 527–533, 2016.

BUNGARTZ, F. *et al.* **CDF Checklist of Galapagos Lichenized Fungi - FCD Lista de especies de Hongos liquenizados Galápagos.** 2012. Disponível em: <<http://checklists.datazone.darwinfoundation.org/true-fungi/lichens/>>. Acesso em: 18 fev. 2018.

CÁCERES, M. E. S. **Corticolous crustose and microfoliose lichens of Northeastern Brasil.** *Libri Botanici* 22: 1–168, 2007.

CÁCERES, M. E. S.; LÜCKING, R.; RAMBOLD, G. **Efficiency of sampling methods for accurate estimation of species richness of corticolous microlichens in the Atlantic rainforest of Northeastern Brazil.** *Biodiversity and Conservation* 17: 1285–1301, 2008a.

CÁCERES, M. E. S.; LÜCKING, R.; RAMBOLD, G. **Corticolous microlichens in Northeastern Brazil: habitat differentiation between coastal Mata Atlântica, Caatinga and Brejos de Altitude.** *The Bryologist* 111: 98–117, 2008b.

CÁCERES, M. E. S. *et al.* ***Pyrenula sanguinea* (lichenized Ascomycota: Pyrenulaceae), a new species with unique, trypethelioid Ascomas and complex pigment chemistry.** *The Bryologist* 116: 350–357, 2013.

CÁCERES, M. E. S. *et al.* **Liquens brasileiros: novas descobertas evidenciam a riqueza no Norte e Nordeste do país.** *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão (N. Sér.)* 35: 101–119, 2014.

CANNON, P. F.; KIRK, P. M. **Fungal Families of the World.** Wallingford, Oxfordshire, UK: CAB International. Pp xiii, 456, 2007.

DEL PRADO, R. *et al.* **Molecular data place *Trypetheliaceae* in Dothideomycetes.** *Mycological Research* 110:511–520, 2006.

DODGE, C. W. **Lichens of tropical Africa. Annals of the Missouri Botanical Garden.** 40: 271–401, 1953.

ERIKSSON, O.E. **Notes on ascomycete systematics. Systema Ascomycetum.** 11: 49-82, 1982.

ERIKSSON, O. E. *et al.* **Outline of Ascomycota. Myconet** 10: 1–99, 2004.

ELIX, J. A.; MCCARTHY, P. M. **Catalogue of the lichens of the smaller Pacific islands. Bibliotheca Lichenologica** 70: 1–361, 1998.

ESCHWEILER, F. G. **Systema Lichenum, genera exhibens rite distincta, pluribus novis adaucta.** Commentatio, Norimberga, sumptibus J. L. Schrag, 1824.

ETAYO, J.; APTROOT, A. ***Pyrenula luteopruinosa* sp. nov. from Panama and notes on other members of the genus.** Lichenologist 35: 233–236, 2003.

ETAYO, J.; APTROOT, A. Líquenes epífitos y hongos liquenícolas de Bahía Honda (Veraguas, Panama). Epiphytic lichens and lichenicolous fungi from Bahía Honda (Veraguas, Panama). Pp. 63-94 in: S. Castroviejo, A. Ibanez (eds). **Estudios sobre la biodiversidad de la region de Bahía Honda (Veraguas, Panama). Studies on the biodiversity of the Bahía Honda region (Veraguas, Panama).** Biblioteca de Ciencias 20. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, 2006.

FLAKUS, A. *et al.* **Contribution to the knowledge of the lichen biota of Bolivia. 5.** Polish Botanical Journal 58: 697–733, 2013.

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

GEISER, D. M. *et al.* **Eurotiomycetes: Eurotiomycetidae and Chaetothyriomycetidae.** Mycologia 98: 1054–1065, 2006.

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

GUEIDAN, C., *et al.* **A rock-inhabiting ancestor for mutualistic and pathogen-rich fungal lineages.** Studies in Mycology 61: 111–119, 2008.

GUEIDAN, C., *et al.* **A reappraisal of orders and families within the subclass Chaetothyriomycetidae (Eurotiomycetes, Ascomycota).** Mycological Progress 13: 1027–1039, 2014.

GUEIDAN, C., *et al.* **Molecular phylogeny of the tropical lichen family *Pyrenulaceae*: contribution from dried herbarium specimens and FTA card samples.** Mycological Progress 15(7): 1–21, 2016.

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

HARADA, H. ***Sulcopyrenula*, a new pyrenocarpous lichen genus (Pyrenulaceae, Lichenized Ascomycota).** *Lichenologist* 31: 567–573, 1999.

HARADA, H. ***Distopyrenis japonica* (Ascomycota, Pyrenulaceae), a new lichen-allied lichenicolous fungus from Chiba-ken, central Japão.** *Mycoscience* 41: 491–493, 2000.

HARADA, H.; YAMAMOTO, Y. ***Mazaediothecium mohamedii* (Lichenized Ascomycota, Pyrenulaceae), a new pyrenocarpous lichen from peninsular Malaysia.** *Lichenology* 6: 135–139, 2007.

HARRIS, R. C. **A taxonomic revision of the genus *Arthopyrenia* A. Massal. s.lat. (Ascomycetes) in América do Norte.** Dissertation, Michigan Estado University, 1975.

HARRIS, R. C. **The family *Trypetheliaceae* (Loculoascomycetes: lichenized Melanommatales) in Amazonian Brazil.** *Acta Amazonica*, 14: 55–80, 1984.

HARRIS, R. C. **A sketch of the family Pyrenulaceae in eastern América do Norte.** *Memoirs of the New York Botanical Garden* 49: 74–107, 1989.

HARRIS, R. C. **A guide to the high groups of New York Estado Lichens.** 1994.

HARRIS, R. C. **More Florida Lichens, including the 10 cent tour of the pyrenolichens. Published by the author.** Bronx, NY. 192 pp. 1995.

HASSE, H. E. **The lichen flora of southern California. In: Lichen and Ferns, grasses and other phanerogams.** V. 17. Smithsonian Institution, United Estados National Herbarium. 1913.

HAWKSWORTH, D.; LÜCKING, R. **Fungal Diversity Revisited: 2.2 to 3.8 Million Species.** *Microbiol Spectrum* 5: 0052–2016, 2017.

HEKKING, W.; SIPMAN, H. J. M. **The lichens reported from the Guianas before 1987.** *Willdenowia* 17: 193–228, 1988.

HELLBOM, P. J. **Lichenes Novae Zeelandiae. Stockolm, Kungl Boktryckeriet. P A.** Norstedt, Soner, 1896.

HERE, A. W. C. T. **The Lichen Flora of Santa Cruz Peninsula, California.** *Proceedings of the Washington Academy of Sciences* 12: 27–269, 1910.

IMSHAUG, H. A. **Catalogue of West Indian lichens.** *Bulletin of the Institute of Jamaica, Science Series* 6: 1–152, 1957a.

IMSHAUG, H. A. **Catalogue of Mexican lichens.** *Revue Bryologique et Lichénologique* 35: 321–385, 1957b.

JAMES, T. Y. *et al.* **Reconstructing the early evolution of the fungi using a six-gene phylogeny.** *Nature* 443:818–822, 2006.

JEANJEAN, M. **Lichens observés dans le Lot-et-Garonne.** Ce travail étant destiné aux Actes une commission est nommée pour l'examiner: MM. Bouchon, Malvesin-Fabre et Plomb. 1925.

KÄFFER, M. I. *et al.* **Novas ocorrências de líquens corticícolas crostosos para a região sul do Brasil.** *Acta Botanica Brasilica* 24: 948–951, 2010.

KÄFFER, M. I., *et al.* **Caracterização da comunidade líquênica corticícola de Porto Alegre e áreas adjacentes, RS, Brasil.** *Acta Botanica Brasilica* 25: 832–844, 2011.

KÄFFER, M. I. *et al.* **New records of corticolous lichens for América do Sul and Brazil.** *Plant Ecology and Evolution* 148: 111–118, 2015.

KASHIWADANI, H.; APTROOT, A.; MOON, K. H. **Pyrenocarpous lichens of Japão, with the resurrection of the genus *Trypetheliopsis*.** *Bibliotheca Lichenologica* 99: 247–258, 2009.

KATO, K.; ASIMENOS, G.; TOH, H. **Multiple Alignment of DNA Sequences with MAFFT.** In: Posada, D. (ed.) **Bioinformatics for DNA Sequence Analysis.** *Methods in Molecular Biology* 537: 39–64, 2009.

KATO, S. **MAFFT: multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability (outlines version 7).** *Molecular Biology and Evolution* 30: 772–780, 2013.

Koch, N. M. *et al.* **Functional diversity and traits assembly patterns of lichens as indicators of successional stages in a tropical rainforest.** *Ecological indicators* 34: 22–30, 2013.

KOCH, N. M. **Efeitos da poluição atmosférica como fator de estresse ambiental na estrutura e na funcionalidade das comunidades de líquens.** Tese de doutorado, Porto Alegre, 2016.

LIMA, E. L. *et al.* **Two new species of *Pyrenula* with a red or orange thallus from Vale do Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil.** *Lichenologist* 45: 199–202, 2013.

LÜCKING, R. *et al.* **One hundred and seventy-five new species of *Graphidaceae*: closing the gap or a drop in the bucket?** *Phytotaxa* 189: 7–38, 2014a.

LÜCKING, R. *et al.* **A single macrolichen constitutes hundreds of unrecognized species.** *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111: 11091–11096, 2014b.

LÜCKING, R. *et al.* **Morphologybased phylogenetic binning to assess a taxonomic challenge: a case study in *Graphidaceae* (Ascomycota) requires a new generic name for the widespread *Leptotrema wightii*.** *Botanical Journal of the Linnean Society* 436: 436–443, 2015.

LÜCKING, R.; HODKINSON, P.B.; LEAVITT, S.D. **The 2016 classification of lichenized fungi in the Ascomycota and Basidiomycota – Approaching one thousand genera.** *The Bryologist* 119: 361–416, 2017.

LÜCKING, R.; NELSEN, M. P. Ediacarans, protolichens, and lichen-derived *Penicillium*. A critical reassessment of the evolution of lichenization in fungi. In: M. Krings et al. (eds), **Transformative Paleobotany. Papers to Commemorate the Life and Legacy of Thomas N. Taylor.** Academic Press, London. pp. 551–590, 2018.

Lumbsch, H. T. *et al.* **Phylogenetic position of the genera *Nadvornikia* and *Pyrgillus* (Ascomycota) based on molecular data.** *Symbolae Botanicae Upsaliensis* 34: 9–17, 2004.

LUMBSCH, H. T.; HUHDORF, S. M. **Outline of Ascomycota – 2007.** *Myconet* 13: 1–58, 2007.

LUMBSCH, H. T.; HUHDORF, S. M. **Part One. Outline of Ascomycota–2009, Part Two.** Notes on Ascomycete Systematics. *Myconet* 14, 2010.

LUMBSCH, H. T. *et al.* **One hundred new species of lichenized fungi: a signature of undiscovered global diversity.** *Phytotaxa* 18: 1–127, 2011.

LUTTRELL, E. S. **Taxonomy of the Pyrenomycetes.** University of Missouri Studies. 24: 1–120, 1951.

LUTTRELL, E.S. **The Ascostromatic Ascomycetes.** *Mycologia* 47: 511–532, 1955.

LUTZONI, F. *et al.* **Assembling the fungal tree of life: progress, classification, and evolution of subcellular traits.** *American Journal of Botany* 91: 1446–1480, 2004.

MCCARTHY, P. M. ***Lithothelium austropacificum* sp. nov. (Pyrenulaceae) from Lord Howe Island, Australia.** *Lichenologist* 28: 290–294, 1996.

MCCARTHY, P. M. **A new species of *Lithothelium* (lichenized Ascomycota, Pyrenulaceae) from the Tarkine region, Norte-western Tasmania.** *Telopea* 18: 167–170, 2015.

MENDONÇA, C. O.; APTROOT, A.; CÁCERES, M. E. S. **Six new species of the lichen genus *Pyrenula* (Pyrenulaceae) from Norteeast Brazil.** *Phytotaxa* 286: 169–176, 2016.

MENEZES, A. A. *et al.* **Novas ocorrências de líquens corticícolas crostosos e microfoliosos em vegetação de Caatinga no semi-árido de Alagoas.** *Acta Botanica Brasilica* 25: 885–889, 2011.

MENEZES, A. A. *et al.* **New lichen species from the Caatinga in Chapada do Araripe, Norteeastern Brazil.** *The Bryologist* 116: 302–305, 2013.

MOON, K. H., APTROOT, A. **Pyrenocarpous lichens in Korea.** *Bibliotheca Lichenologica* 99: 297–314, 2009.

NELSEN, M. P. *et al.* **Unravelling the phylogenetic relationships of lichenised fungi in Dothideomyceta.** *Studies in Mycology* 64: 135–144, 2009.

NELSEN, M.P. *et al.* **New insights into relationships of lichen-forming Dothideomycetes.** *Fungal Diversity* 51:155–162, 2011.

NYLANDER, W. **Licehens Insularum Guineensium (San Thomé, do Príncipe, dar Cabras).** Schmidt, Paris, 54 p. 1889.

PARNMEN, S.; LÜCKING, R.; LUMBSCH, H. T. **Phylogenetic classification at generic level in the absence of distinct phylogenetic patterns of phenotypical variation: A case study in Graphidaceae (Ascomycota).** *PLoS ONE* 7: e51392. 2012.

PARGUEY-LEDUC, A.; JANEX-FAVRE, M. C. The ascocarps of ascohymenial pyrenomycetes. In: Reynolds DR (ed) **Ascomycete systematics. The Luttrellian concept.** Springer, New York, pp 102–123, 1981.

RAM, T. A. M. J.; SINHA, G. P. **A new species and new records of *Pyrenula* (Pyrenulaceae) from India.** *Lichenologist* 42: 51–53, 2010.

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

RIVAS-PLATA, E. *et al.* **A world-wide key to the thelotremoid *Graphidaceae*, excluding the *Ocellularia-Myriotrema-Stegobolus* clade.** *Lichenologist* 42: 139–185, 2010.

RIVAS-PLATA, E. *et al.* **Molecular phylogeny and systematics of the *Ocellularia*-clade (Ascomycota: Ostropales: Graphidaceae).** *Taxon* 61: 1162–1179, 2012.

SANDSTEDTE, H. Die Flechten des nordwestdeutschen Tieflandes und der deutschen Nordseelnseln. In: **Abhandlungen herausgegeben vom Naturwissenschaftlichen verein zu Bremen**, 1912.

SCHMITT, I.; MUELLER, G.; LUMBSCH H. T. **Ascoma morphology is homoplaseous and phylogenetically misleading in some pyrenocarpous lichens.** *Mycologia* 97: 362–374, 2005.

SCHOCH, C. L. *et al.* **The *Ascomycota* tree of Life: a phylum wide phylogeny clarifies the origin and evolution of fundamental reproductive and ecological traits.** *Systematic Biology* 58: 224–239, 2009.

SEAVEY, F.; J. SEAVEY. **Four new species and sixteen new lichen records for North America from Everglades National Park.** *The Bryologist* 117(4): 395–404, 2014a.

SEAWARD, M. R. D.; APTROOT, A. **Checklist of lichens for the Seychelles group.** *Bibliotheca Lichenologica* 99: 335–366, 2009.

SHI, H. *et al.* ***Pyrgillus cambodiensis* and *P. javanicus* (Pyrenulaceae: lichenized Ascomycota) new to China.** *Lichenology* 13: 59–62, 2015.

SINGH, K. P.; SINGH, P. **Genus *Pyrgillus* Nyl. (Lichenized Ascomycota: Pyrenulaceae) in India.** *Taiwania*, 57: 391–395, 2012a.

SINGH, K. P.; SINGH, P. **A new species of *Pyrgillus* from India.** *Lichenologist* 44: 773–776, 2012b.

SINGH, P.; SINGH, K. P.; BHATT, A. B. **Diversity and distribution of microlichens in the Estado of Arunachal Pradesh, Eastern Himalaya, India.** *Check list* 11: 1–20, 2015.

SMITH, A. L. **Lichens.** Cambridge: at the university press. 1921.

SPIELMANN, A. A. **Checklist of Lichens and Lichenicolous Fungi of Rio Grande do Sul (Brazil).** *Caderno de Pesquisa Séries Biológica*, Santa Cruz do Sul, 18: 7–125, 2006.

SIPMAN, H. J. M.; APTROOT, A. **Results of a botanical expedition to Mount Roraima, Guyana. II.** *Lichens. Tropical Bryology* 5: 79–107, 1992.

SIPMAN, H. J. M.; HEKKING, W.; AGUIRRE, J. **Checklist of lichenized and lichenicolous fungi from Colombia.** *Bibliotheca José Jerónimo Triana* 20: 1–242, 2008.

SIPMAN, H. J. M.; DIEDERICH, P.; APTROOT, A. **New lichen records and a catalogue of lichens from Palawan Island, The Philippines.** *Philippine Journal of Science* 142: 199–210, 2013.

SMITH, C. W. *et al.* **The lichens of Grã Bretanha and Ireland.** The British Lichen Society, London, 1046 pp. 2009.

STAMATAKIS, A. **RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models.** *Bioinformatics* 22: 2688–2690, 2006.

TEHLER, A.; WEDIN, M. Systematics of lichenized fungi. In: **Lichen biology.** 2nd Edition. Edited by T.H. *Nash III.* Cambridge University Press, pp. 333–352, 2008.

TIBELL, L. **Caliciales.** *Flora Neotrop. Monogr.* 69: 1–78, 1996.

UPRETI, D. K. **A key to the lichen genus *Pyrenula* from India, with nomenclatural notes.** *Nova Hedwigia*. 66: 557–576, 1998.

VAN DEN BOOM, P. P. G.; SIPMAN, H. J. M. **New or interesting lichen records from Guatemala II – Six new species and records of 80 further taxa.** *Sydowia* 66: 143–168, 2014.

VAN DEN BOOM, P. P. G. *et al.* **Discovering the lichen diversity of a remote tropical island: working list of species collected on Reunion (Mascarene archipelago, Indian Ocean).** *Herzogia* 24: 325–349, 2011.

VILGALYS, R.; HESTER, M. **Rapid genetic identification and mapping of enzymatically amplified ribosomal DNA from several *Cryptococcus* species.** *Journal of Bacteriology* 172: 4238–4246, 1990.

WAINIO, E. A. **La classification naturelle et la morphologie des lichens du Brésil.** Acta Societatis Pro Fauna et Flora Fennica, Volumen Septimum. 1890.

WANG, Y. Z.; APTROOT, A.; HYDE, K. D. **Revision of the genus *Amphisphaeria*.** Fungal Diversity Press, Hong Kong, 168 pp. 2004.

WEERAKOON, G., *et al.* **New molecular data on Pyrenulaceae from Sri Lanka reveal two well-supported groups within this family.** Lichenologist 44: 639–647, 2012.

WEERAKOON, G.; APTROOT, A. **Nine new lichen species and 64 new records from Sri Lanka.** Phytotaxa 280: 152–162, 2016.

Wijayawardene, N.N. *et al.* **Outline of Ascomycota: 2017.** Fungal Diversity 88: 167–263, 2018.

WIJEYARATNE, S. C.; LÜCKING, R.; LUMBSCH, H. T. **Three new crustose lichen species from Sri Lanka.** Nova Hedwigia 94: 367–372, 2012.

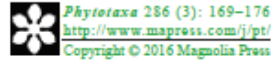
WIRTH, V.; HAUCK, M.; SCHULTZ, M. **Die Flechten Deutschlands.** Ulmer Verlag, Stuttgart, 1244 p. 2013.

XAVIER-LEITE, A. B. *et al.* **Epiphytic microlichens as indicators of phytosociological differentiation between Caatinga and Brejos de Altitude.** Acta Botanica Brasilica 29: 457–466, 2015.

ZAHLBRUCKNER, A. **Catalogus Lichenum Universalis.** Bornträger, Leipzig 1: 1–696, 1922.

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

ANEXO A – ARTIGO PUBLICADO NA REVISTA PHYTOTAXA.



Article



<http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.286.3.4>

Six new species of the lichen genus *Pyrenula* (Pyrenulaceae) from Northeast BrazilCLÉVERTON DE OLIVEIRA MENDONÇA¹, ANDRÉ APTROOT² & MARCELA EUGENIA DA SILVA CÁCERES³

¹Departamento de Micologia, Universidade Federal de Pernambuco, CEP: 50670-901, Recife, Pernambuco, Brazil; ²ABL Herbarium, G.v.d.Veenstraat 107, NL-3762 XK Soest, The Netherlands; ³Departamento de Biociências, Universidade Federal de Sergipe, CEP: 49500-000, Itabatana, Sergipe, Brazil

Abstract

Six new *Pyrenula* species are described as new to science, viz. *Pyrenula aurantiothallina* C. O. Mendonça, Aptroot & M. Cáceres, with orange thallus with KOH+ purple anthraquinone, simple low conical ascomata, dispersed hamathecium, and ascospores 3-septate, 19.5–22.5 × 7–8.5 µm, generally somewhat constricted at the septa; *Pyrenula coccinea* C. O. Mendonça, Aptroot & M. Cáceres, with yellowish brown thallus and ascomata with 6 to 25 together immersed in a pseudostromata with partly fused outer walls but separate, apical ostioles, covered with red pruina, ascospores 3-septate, 15–18(–20) × 5–6 µm; *Pyrenula diamantinensis* C. O. Mendonça, Aptroot & M. Cáceres, with thallus yellowish brown, corticate, partly with a layer of whitish pruina, with (often eroded) pseudocyphellae, ascomata flattened to subglobose, numerous, partly covered by a layer of whitish pruina, 0.3–0.5 mm diam., mostly with 2–10 sideways touching but not totally fused, clypeus in upper half much thicker than below, ascospores 3-septate, 26–33 × 11–16 µm, lumina mostly obliquely quadrangular; *Pyrenula lilacina* C. O. Mendonça, Aptroot & M. Cáceres, with lilac thallus, simple ascomata, and ascospores 3-septate, 31–37 × 11–14 µm; *Pyrenula supralaetior* C. O. Mendonça, Aptroot & M. Cáceres, which is similar to *P. laetior* Müll. Arg., but with ascospores 25–31 × 11–13 µm; and *Pyrenula violaceastroidea* C. O. Mendonça, Aptroot & M. Cáceres, with ascomata pyriform, aggregated by 3–6 perithecia with a shared ostiole but without joint walls (parmentarioid), ostiole, ascomata and thallus partly covered by wine-red to purplish, KOH+ purple, anthraquinone. They were all found by the first author during several recent field trips in the North and Northeast of Brazil.

Key words: *Pyrenulaceae*, Bahia, Chapada Diamantina, Neotropics, lichenized fungi

Introduction

Tropical and subtropical forests seem to be the hotspot of *Pyrenula* (*Pyrenulaceae*, Ascomycota), one of the more widespread genera of crustose lichens (Aptroot 2012; Aptroot *et al.* 2013; Cáceres *et al.* 2013). Species of the genus are quite dispersed, occupying many biomes in Brazil and around the world (Benatti & Marcelli 2011, Cáceres *et al.* 2014, Menezes *et al.* 2011, Kock *et al.* 2013, Flakus *et al.* 2013, Fanning *et al.* 2007). But overall they show a high preference for preserved tropical forest with a well-defined dry season, occurring on old and mature trees (Rivas-Plata *et al.* 2008).

The spatial competition on bark in tropical and subtropical forests is mainly between lichens and bryophytes, as dominant elements of epiphytic communities (Aptroot *et al.* 2013; Lücking 2001). *Pyrenula* species seems to prefer a stratum dominated by bryophytes and the relationship between many species and light conditions is not clearly elucidated (Aptroot *et al.* 2013). With relation to the lichen vertical distribution, pyrenulaceae species are related to have a wide range distribution on tree bark (Komposch & Hafellner 2002). This pattern might be explained through the complex lichen succession in the forest, where each species responds to spatial and temporal factors and follows a successional gradient (Koch 2013).

Pyrenula species are characterized by a whitish to brown, usually corticate thallus with or without pseudocyphellae, with or without lichexanthone or anthraquinones. The ascomata are conical to globose or flattened perithecia that could be single or sideways aggregated with common or separate walls and joint or separate ostioles. The hamathecium can be interspersed with oil droplets or not, and the asci can have the ascospores arranged uniseriately or more or less biseriately. The ascospores show a lot of variation: they can be broadly ellipsoid, ellipsoid or fusiform to elongated, grey to brown, with or without cilia, transversally septate to sub-muriform or muriform, with rounded or pointed ends,