

Universitat de Barcelona
Facultat de Biologia
Departament de Biologia Vegetal
Unitat de Botànica



**REVISIÓ MORFOLÒGICA I MOLECULAR DELS TÀXONS
LOBULATS DEL GÈNERE *CALOPLACA* (*TELOSCHISTACEAE*,
LIQUENS), AMB ESPECIAL ÈMFASI EN EL GRUP DE
*C. SAXICOLA***

Memòria presentada per Ester Gaya i Bellés
per optar al grau de Doctor en Ciències Biològiques

Programa de Doctorat de Biologia Vegetal

Bienni 1999-2001

Directors de Tesi:

Dr. Xavier Llimona i Pagès

Dr. Pere Navarro i Rosinés

Barcelona, Octubre de 2005

'DNA neither cares nor knows. DNA just is. And we dance to its music.'

Richard Dawkins, 1995

CAPÍTOL 6

FILOGÈNIA DE LA FAMÍLIA *TELOSCHISTACEAE* I LA SEVA RELACIÓ AMB *LETROUITICACEAE*

6. FILOGÈNIA DE LA FAMÍLIA *TELOSCHISTACEAE* I LA SEVA RELACIÓ AMB *LETROUITIACEAE*

6.1. INTRODUCCIÓ

6.1.1. CONTROVÈRSIA SOBRE LA POSICIÓ DE LES *TELOSCHISTACEAE* I ANTECEDENTS D'ESTUDIS MOLECULARS EN LA FAMÍLIA

Les *Teloschistaceae* han estat considerades tradicionalment com a una família de fongs liquenitzats ben delimitada, la situació taxonòmica de la qual ha estat tractada en el capítol 1. Com ja hem esmentat, si tenim en compte els darrers treballs de filogènia molecular a gran escala, la inclusió d'aquesta família en l'ordre *Lecanorales* (Hafellner *et al.* 1994, Rambold & Triebel 1992, Rambold *et al.* 1992), que havia estat recolzada amb dades moleculars per Stenroos & DePriest (1998), es troba actualment sotmesa a debat.

Miadlikowska & Lutzoni (2004) mostren, en un treball recent, que en cap de les seves anàlisis es resol l'ordre *Lecanorales* (sensu Eriksson *et al.* 2003, o Tehler 1996) com a monofilètic. En conseqüència, reconeixen *Lecanorales* sensu Eriksson *et al.* (2003) al nivell de subclasse (*Lecanoromycetidae*), i proposen l'ús de l'ordre *Peltigerales* per tal d'agrupar els subordres *Peltigerineae* i *Collematineae*. Això proporciona una base per a redelimitar les *Lecanorales* i excloure també les "*Caliciaceae*" i el subordre *Teloschistineae*, dos grups que es mostren estretament relacionats entre ells, i reconsiderar-los taxonòmicament al nivell d'ordre: *Caliciales* s.str. i *Teloschistales*. De fet, l'ordre *Teloschistales* també és reconegut per Kirk *et al.* (2001), tot i que aquests autors mantenen les "*Caliciaceae*" dins les *Lecanorales*.

En altres treballs, com per exemple Lumbsch *et al.* (2004), les *Caliciales*, *Peltigerales* i *Teloschistales* s'inclouen en l'ordre *Lecanorales* s.l., i aquest ordre és considerat un grup monofilètic ben recolzat. També Persoh *et al.* (2004) segueixen acceptant les *Lecanorales* en sentit ampli i parlen d'un clade que inclou el subordre

Teloschistineae, amb *Caloplaca*, *Megalospora* i *Xanthoria*. De la mateixa manera, Wiklund & Wedin (2003) consideren les *Lecanorales* en sentit ampli, hi inclouen les *Teloschistaceae* i “*Caliciaceae*”, i accepten el subordre *Teloschistineae*.

Pel que fa a la resta de les famílies incloses en les *Teloschistales* (sensu Miadlikowska & Lutzoni 2004), les *Fuscideaceae* han estat excloses recentment, i deixades com a família de posició incerta per Eriksson (2005), basant-se en els resultats moleculars obtinguts per Reeb *et al.* (2004). Aquests autors demostren que membres de les *Fuscideaceae* (representades per *Fuscidea* i *Maronea*) s’agrupen dins de les *Ostropomycetidae* (Miadlikowska & Lutzoni 2004, Reeb *et al.* 2004), en lloc de pertànyer al subordre *Teloschistineae*, com accepten Eriksson *et al.* (2004), o a l’ordre *Teloschistales* com consideren Kirk *et al.* (2001). Les *Letrouitiaceae* es mantenen en les *Teloschistales*, tot i que només s’inclou un representant d’aquesta família en el treball de Lutzoni *et al.* (2004). Finalment, pel que fa a les *Megalosporaceae*, han estat incloses provisionalment a les *Teloschistales* per Eriksson (2005). L’estreta relació del gènere *Megalospora* amb les *Teloschistaceae* va ser assenyalada per primera vegada per Stenroos & DePriest (1998), tot i que sense un recolzament significatiu. Posteriorment, Helms *et al.* (2003) han recuperat un grup monofilètic amb *Megalospora*, *Caloplaca* i *Xanthoria*; Lutzoni *et al.* (2004) han obtingut una relació germana entre *Megalospora* i les *Teloschistaceae*; i Persoh *et al.* (2004) han inclòs aquest gènere en el clade *Teloschistineae*. Si aquests resultats es confirmen amb l’addició de més espècies, això suggeriria que aquest gènere s’hauria de tractar dins de les *Teloschistales* (sensu Miadlikowska & Lutzoni 2004) i no a les *Lecanorineae* (sensu Eriksson *et al.* 2004) o a les *Lecanorales* (Kirk *et al.* 2001).

Si tenim en compte els estudis filogenètics moleculars anteriors de la família *Teloschistaceae*, podem afirmar que no s’havia disposat fins ara de cap treball amb un mostreig taxonòmic tan exhaustiu del grup com el nostre. Els únics estudis previs publicats, que comprenen un nombre molt més reduït de tàxons, són els d’Arup & Grube (1999), Gaya *et al.* (2003) i Søchting & Lutzoni (2003). El treball d’Arup & Grube (1999) se centra gairebé exclusivament en el gènere *Caloplaca*, el de Gaya *et al.* (2003) està dissenyat principalment per a resoldre qüestions filogenètiques del gènere *Fulgensia*; i en el de Søchting & Lutzoni (2003) es discuteixen bàsicament les relacions entre *Caloplaca* i *Xanthoria*. Cap d’aquests estudis inclou, per exemple, espècies del gènere *Teloschistes*. Altres treballs d’abast més limitat a prendre en consideració són els de Kasalicky *et al.* (2000), on s’exploren també les relacions filogenètiques entre les espècies del gènere *Fulgensia*; els de Muggia *et al.* (2004) sobre les espècies de *Caloplaca* subgènere *Pyrenodesmia*; i els de Søchting & Arup (2002) sobre les del grup de *C. aurantia*. Pel que fa al gènere *Xanthomendoza*, destaquem la revisió de Søchting *et al.* (2002), basada en caràcters morfològics, anatòmics, químics i moleculars. El gènere *Xanthoria* és estudiat de forma parcial per Franc & Kärnefelt

(1998) i Lindblom & Ekman (2005), i amb un enfoc filogeogràfic per Dyer & Murtagh (2001) i Murtagh *et al.* (2002). Amb aquests limitats antecedents sobre la filogènia de la família i dels gèneres que s'hi inclouen, es feia necessari un estudi de més abast per tal d'establir un marc filogenètic per a futures investigacions en la sistemàtica, tant de la família com de l'ordre.

Pel que fa a la tria del marcador molecular, el nostre treball parteix dels resultats previs obtinguts per Gaya *et al.* (2003) amb la regió ITS, i amb els quals es volien establir comparacions. Davant la disjuntiva de realitzar un mostreig més extensiu només amb ITS, o bé, d'incorporar nous marcadors amb un mostreig més restringit, es va triar la primera opció pels motius abans exposats. De fet, com hem esmentat en el capítol 5, l'espaiador transcrit internament (ITS) ja havia estat utilitzat anteriorment per diferents autors per a resoldre problemes al nivell de família en liquenologia (p.e. Crespo & Cubero 1998, Ekman & Jorgensen 2002, Grube & Arup 2001, Lohtander *et al.* 2000, Mattsson & Wedin 1998, Myllys *et al.* 1999a, Thomas *et al.* 2002).

6.1.2. OBJECTIUS D'AQUEST ESTUDI

1. L'objectiu principal d'aquesta part del nostre estudi ha estat el de proporcionar una filogènia molecular exhaustiva de la família *Teloschistaceae*. Amb aquest objectiu, hem mirat de circumscriure les *Teloschistaceae* utilitzant la monofília com a criteri d'agrupació, reconstruir les relacions filogenètiques dels principals gèneres inclosos en la família, i establir la seva relació amb la família *Letrouitiaceae*.

2. A resultes del primer objectiu, també ens hem plantejat avaluar el rang taxonòmic que s'hauria d'aplicar als diferents llinatges obtinguts si es confirmava novament el polifiletisme de certs gèneres com *Caloplaca*, *Fulgensia* o *Xanthoria*; tot comparant diferents treballs taxonòmics i revisant la classificació existent.

3. També hem mirat de confirmar el polifiletisme de les espècies lobulades de *Caloplaca* (subgènere *Gasparrinia*) dins d'una àmplia mostra de *Teloschistaceae*, amb tàxons de tots els grups de *Caloplaca*. D'aquest grup d'espècies lobulades ens interessava comprovar, sobretot, el monofiletisme del grup de *C. saxicola* s.str.

4. Metodològicament, hem mirat de provar la utilitat de la regió ITS com a marcador per a resoldre una filogènia a gran escala, com la de les *Teloschistaceae*. Juntament amb la regió ITS, hem avaluat la contribució potencial en la reconstrucció de la filogènia, i la influència en la confiança dels clades més grans, dels caràcters INAASE (Lutzoni *et al.* 2000) i del nou mètode desenvolupat per Miadlikowska *et al.*

(2003), capaç de generar caràcters codificats a partir de grans regions hipervariables (arc. v1.5., Kauff *et al.* 2003).

5. Finalment, hem comparat el rendiment dels diferents tipus d'anàlisi implementats (p.e. Màxima parsimònia respecte inferència bayesiana).

6.2. MATERIAL I MÈTODES

6.2.1. MOSTREIG TAXONÒMIC I TRIA DEL GRUP EXTERN

Per tal d'establir les relacions filogenètiques dins la família *Teloschistaceae* i, en especial, en el gènere *Caloplaca*, hem seleccionat un total de 114 exemplars (vegeu taula 5.3.). Aquest mostreig ha inclòs 81 exemplars (56 espècies, 58 tàxons) de *Caloplaca*, 11 exemplars (9 espècies) de *Fulgensia*, 11 exemplars (7 espècies) de *Teloschistes*, 1 de *Xanthomendoza* i 10 exemplars (6 espècies) de *Xanthoria*. La resta de gèneres inclosos a la família *Teloschistaceae* (Eriksson 2005) i que, en general, compten amb poques espècies, no s'han inclòs en aquest estudi per no disposar de material fresc, o bé, per ser gèneres dubtosos: *Cephalophysis* (Hertel) H. Kiliias, *Huea* C. W. Dodge & G. E. Baker, *Ioplaca* Poelt, *Josefpoeltia* Kondratyuk & Kärnefelt, *Xanthodactylon* P. A. Duvign, *Xanthopeltis* R. Sant.

Per tal d'avaluar la classificació infragenèrica basada en caràcters morfològics del gènere *Caloplaca*, aquest ha estat representat pel nombre més gran d'espècies i s'han emprat seqüències de com a mínim una espècie per cada subgènere o grup d'espècies (sensu Clauzade & Roux 1985): subgènere *Pyrenodesmia*, subgènere *Leproplaca*, subgènere *Gasparrinia* (grup de *Caloplaca carphinea*, grup de *C. aurea*, grup de *C. aurantia*, grup de *C. saxicola*), subgènere *Xanthocarpia*, subgènere *Gyalolechia*, subgènere *Caloplaca* (grup de *C. citrina*, grup de *C. cerina*, grup de *C. ferruginea*). Únicament el grup de *C. persica*, que comprèn les espècies corticícoles del subgènere *Gasparrinia*, no ha pogut ser inclòs per manca de material. Cal indicar també que el mostreig més ampli ha estat dedicat, precisament, als tàxons lobulats inclosos en el subgènere *Gasparrinia*.

A aquestes 114 seqüències de tàxons de la família *Teloschistaceae* hi hem afegit, a més, les de dues espècies del gènere *Letrouitia*, pertanyent a la família *Letrouitiaceae*. Malauradament, la família *Megalosporaceae*, que recentment ha estat

proposada com a pertanyent a l'ordre *Teloschistales* [sensu Miadlikowska & Lutzoni 2004] (Lutzoni *et al.* 2004, Eriksson 2005), no estat inclosa en aquest treball.

Un total de 74 seqüències d'ITS han estat generades especialment per a aquest estudi, a les quals s'hi han afegit 8 seqüències més obtingudes en el treball previ de Gaya *et al.* (2003), i 34 han estat recuperades directament del GenBank (vegeu taula 6.3).

Per tal de poder comparar els resultats d'aquest estudi amb els obtinguts prèviament, hem mantingut com a grup extern les quatre espècies de la família *Parmeliaceae* seleccionades a Gaya *et al.* (2003): *Protoparmelia badia* (Hoffm.) Hafellner, *Letharia columbiana* (Nutt.) J. W. Thomson, *L. vulpina* (L.) Hue i *Usnea arizonica* Mot.; a les quals hem afegit *Protoblastenia rupestris* (Scop.) J. Steiner (*Psoraceae*).

Vegeu la taula 6.3 per a la informació d'herbari i els números d'accés al GenBank, quan aquests existeixen, de les 121 seqüències d'ITS incloses en aquest estudi.

6.2.2. OBTENCIÓ DE LES DADES MOLECULARS

El DNA genòmic s'ha obtingut tant a partir de mostres fresques com de material d'herbari ben conservat. El material en préstec utilitzat prové dels següents herbaris: C, DUKE, E, GZU, LEB, MARSSJ, MIN, MUB, SANT, TFC Lich, herbari Aptroot (ABL), herbari personal de U. Arup i herbari personal de J. Etayo. La informació dels exemplars es detalla en la taula 6.3.

Per a l'extracció del DNA total, l'amplificació dels fragments de DNA mitjançant la tècnica de PCR (*Polymerase Chain Reaction*) i la seqüenciació automàtica del producte amplificat s'han seguit els protocols especificats en el capítol 5 i a Gaya *et al.* (2003). Els iniciadors utilitzats són els mateixos que s'indiquen en el capítol 5.

6.2.3. ANÀLISIS FILOGENÈTIQUES DE LES DADES MOLECULARS

6.2.3.1. Grups de dades, alineament i programari

Les anàlisis filogenètiques s'han realitzat en una sola matriu de 121 seqüències d'ITS nrDNA (121-ITS). Els fragments de seqüències s'han engalzat amb els programes Sequencher 4.1 (Gene Codes Corporation, Ann Arbor 1995) i Sequencer Navigator 1.0.1 (Applied Biosystems Inc 1989-94) i s'han alineat manualment amb McClade 4.01 (Maddison & Maddison 2001). Les anàlisis de màxima parsimònia (MP) s'han executat amb el programa PAUP*4.0b10 per a UNIX i Macintosh (Swofford 2002) i les anàlisis bayesianes (B-MCMCMC) (Huelsenbeck *et al.* 2001, Larget & Simon 1999) s'han calculat amb el programa MrBayes 3.0b4 (Huelsenbeck & Ronquist 2001).

6.2.3.2. Anàlisis de màxima parsimònia (MP)

Amb la matriu 121-ITS s'han realitzat tres anàlisis ponderades de màxima parsimònia (MP): una restringida únicament a les posicions alineades no ambigüament (MP1), una altra que inclou les posicions alineades no ambigüament i els caràcters INAASE codificats (MP2), i una tercera, en la que a més de les posicions alineades no ambigüament i els caràcters INAASE codificats, hi hem afegit els caràcters codificats amb ARC (MP3).

Tal i com es descriu en el capítol 5, en aquestes anàlisis també s'han generat *step matrices* simètriques per a les regions alineades no ambigüament de la matriu de dades 121-ITS, utilitzant el programa STMatrix 2.1 (François Lutzoni & Stefan Zoller, Dept. of Biology, Duke University). Cadascuna de les regions ITS1, 5.8S i ITS2 ha estat subjecte simultàniament a una *step matrix* específica. En aquestes porcions no ambigües dels alineaments, els gaps s'han tractat com a cinquè estat del caràcter.

Les posicions constants i les alineades ambigüament s'han eliminat de les cerques MP. Tot i així, algunes d'aquestes regions alineades ambigüament s'han recodificat i han estat sotmeses a *step matrices* específiques obtingudes a partir del programa INAASE 2.3b (Lutzoni *et al.* 2000), incorporant, així, el senyal filogenètic d'aquestes regions sense vulnerar l'homologia posicional (*positional homology*). Les anàlisis MP que incorporen aquests caràcters INAASE s'indiquen amb les lletres "INA" (vegeu taula 6.1). Per altra banda, les regions ambigües que superaven les 100 bp de longitud, que eren molt variables (amb més de 32 estats per caràcter), o bé, que mostraven una variació important de la longitud entre seqüències, s'han recodificat en 23 caràcters cadascuna amb l'ajut del programa: ARC v1.5 (Kauff *et al.* 2003). El programa ARC té dues opcions que poden ser utilitzades en les anàlisis de

parsimònia: una per nucleòtids i l'altra per proteïnes. La opció per a nucleòtids té en compte la longitud de les seqüències en una regió ambigua, les freqüències relatives de bases i parells de bases, i la seva distribució entre seqüències (Miadlikowska *et al.* 2003). La opció per a proteïnes pren en consideració la longitud de les seqüències en una determinada regió ambigua, i calcula les freqüències relatives dels aminoàcids (vegeu Reeb *et al.* 2004). En el nostre cas, donat el tipus de dades de què disposàvem, hem utilitzat únicament l'opció nucleòtid. Les anàlisis MP que incorporen els caràcters recodificats amb ARC s'indiquen amb una "A" (vegeu taula 6.1). Cadascun dels 23 caràcters obtinguts amb ARC han estat sotmesos a una ponderació específica: 1,00 per al caràcter número 1; 0,25 per als caràcters 2-5; 0,10 per als caràcters 6-15 i 0,50 per als caràcters 16-23.

Per tal de conèixer l'impacte dels caràcters INAASE i dels caràcters recodificats amb ARC en la recuperació de les relacions filogenètiques dels tàxons estudiats, s'han realitzat diverses anàlisis MP, tant sense com incloent els caràcters codificats. En les cerques filogenètiques s'han realitzat en tots els casos cerques heurístiques exploratòries de 1000 repeticions amb addició aleatòria de tàxons (RAS: *random-addition-sequences*). En les anàlisis MP1 i MP2, el gran nombre d'arbres igualment parsimoniosos, que saturaven la memòria abans d'acabar la cerca, ens han obligat a aturar aquesta abans del seu acabament. Per aquest motiu, en l'anàlisi MP1 hem realitzat tres cerques successives de 1000 RAS, incrementant progressivament el nombre d'arbres guardats. En la primera, només hem guardat un arbre per rèplica, en la segona, n'hem guardat 100 i en la tercera 1000. Amb aquesta estratègia d'anàlisi hem pogut detectar que, encara que incrementem el nombre d'arbres guardats per rèplica, la topologia recuperada era la mateixa. Amb MP2, el poder de resolució més gran del grup de dades ha permès realitzar una cerca en dos passos. En el primer pas, amb 1000 RAS, hem cercat la longitud dels arbres més parsimoniosos, guardant només un arbre per cada rèplica. En el segon pas, hem cercat tots els arbres igualment parsimoniosos. Aquest pas s'ha realitzat amb 1000 RAS, i guardant tots els arbres només quan s'intercanviessin (*swapping*) en un arbre igual o més curt que el més curt trobat en el primer pas. Aquesta estratègia no s'ha pogut dur a terme amb MP1, ja que en el segon pas el temps computacional invertit només en la primera rèplica feia poc factible la terminació de l'anàlisi. El gran nombre d'arbres igualment parsimoniosos obtinguts i el poc poder de resolució d'aquestes dues anàlisis es deuen probablement a la inclusió de diversos tàxons molt propers, i també a la manca de suficients caràcters en aquest grup de dades. A MP3 s'ha pogut dur a terme una cerca de 1000 RAS, guardant tots els arbres més parsimoniosos sense restriccions.

En les tres anàlisis, s'han realitzat intercanvis de branca (*branch swapping*) de tipus TBR (*tree bisection-reconnection*), s'ha deixat la opció *Multrees* en efecte, PAUP*

guarda tots els arbres mínims que troba durant l'intercanvi de branques, i s'han col·lapsat les branques amb longitud màxima igual a zero.

El recolzament de branca s'ha calculat mitjançant anàlisis de *bootstrap*. Així, les proporcions de *bootstrap* BP (Felsenstein 1985) en cada una de les tres anàlisis s'han estimat amb cerques heurístiques completes, amb 1000 rèpliques de *bootstrap*, emprant dos RAS per rèplica de *bootstrap* i guardant no més de 10 arbres per rèplica de *bootstrap*, amb els mateixos paràmetres que en les anàlisis MP inicials.

6.2.3.3. Anàlisi Bayesiana (B)

L'anàlisi Bayesiana (Huelsenbeck *et al.* 2000, Larget & Simon 1999) i el càlcul de les probabilitats posteriors bayesianes (PP), emprant el mètode *Markov chain-Monte Carlo* (MCMCMC), s'ha dut a terme amb el programa MrBayes 3.0b4 (Huelsenbeck & Ronquist 2001).

El model d'evolució per a les cerques bayesianes s'ha seleccionat utilitzant el *Hierarchical Likelihood Ratio Test* (HLRT) (Huelsenbeck & Crandall 1997) amb el programa Modeltest 3.06 (Posada & Crandall 1998). El model de substitució seleccionat ha estat el TrN+G+I (Tamura & Nei 1993), amb estimació de posicions invariables, i assumint una distribució gamma amb sis categories. Un de cada 100 arbres s'ha mostregat per 8 milions de generacions amb quatre cadenes i paràmetres de substitució actualitzats durant la cerca. Per assegurar que totes les cadenes convergien al mateix nivell, l'arbre de consens *majority rule* s'ha calculat amb PAUP* emprant només els darrers 60.000 de 80.000 arbres mostrejats. D'aquesta manera, s'han exclòs (*burnin*) els primers 20.000 arbres per evitar aquells que puguin haver estat mostrejats abans de la convergència de les cadenes de Markov. L'exclusió d'arbres s'ha realitzat traçant els valors de *log-likelihood* dels punts de mostra respecte el temps de generació i determinant que l'estacionaritat s'aconsegueix quan els valors de *log-likelihood* dels punts de mostra arriben a un valor d'equilibri estable (Huelsenbeck & Ronquist 2001). La probabilitat posterior de cada bipartició topològica s'ha estimat mitjançant la freqüència d'aquestes biparticions, en tots els 60.000 arbres mostrejats. Els internodes amb PP μ 95% s'han considerat estadísticament significatius. A diferència dels valors de *bootstrap* no paramètric (Felsenstein 1985), aquestes són probabilitats estimades dels clades d'acord amb el model assumit (Rannala & Yang 1996).

6.3. RESULTATS

6.3.1. ALINEAMENTS (TAULA 6.2)

La mida final de la matriu 121-ITS ha estat de 1067 posicions, de les quals un total de 848 que representaven 19 regions alineades ambigüament s'han exclòs de l'anàlisi. Dels 219 caràcters inclosos a les anàlisis bayesianes, 153 han resultat ser constants i 66 variables. Les posicions constants s'han eliminat de les anàlisis MP1, MP2 i MP3. A l'anàlisi MP1, dels 66 caràcters restants 46 han resultat parsimoniosament informatius. A MP2, 7 caràcters INAASE codificats, que substituïen 7 regions alineades ambigüament, s'han combinat amb els 66 caràcters per a donar un total de 73 caràcters no constants, 54 dels quals eren parsimoniosament informatius. A l'anàlisi MP3, a més dels 7 caràcters INAASE, s'han incorporat els caràcters recodificats amb ARC, que substituïen 7 regions alineades ambigüament; guanyant, així, 161 caràcters (= 49 *down-weighted*). Del total de 234 caràcters no constants d'aquesta anàlisi, 215 han resultat parsimoniosament informatius.

6.3.2. COMPARACIÓ DE LA RESOLUCIÓ I EL RECOLZAMENT ENTRE CRITERIS D'OPTIMITZACIÓ (TAULA 6.1)

La cerca no uniformement ponderada MP1, que només inclou regions alineades no ambigüament, mostra 3101 arbres igualment més parsimoniosos de 312,13 passos, els quals formen part de 32 illes trobades 35 vegades de 1000 RAS. El valor de l'Índex de Consistència (IC) ha estat de 0,466 i el de l'Índex de Retenció (IR) de 0,858.

La cerca no uniformement ponderada MP2, amb regions alineades no ambigüament i caràcters INAASE, ha generat 30 arbres igualment més parsimoniosos de 587,47 passos. Aquests arbres formen part de 30 illes trobades 31 vegades de 1000 RAS. El valor de l'Índex de Consistència (IC) ha estat de 0,538 i el de l'Índex de Retenció (IR) de 0,845.

Amb l'anàlisi MP3, amb regions alineades no ambigüament, caràcters INAASE i caràcters ARC, s'ha obtingut un total de 4 arbres igualment més parsimoniosos distribuïts en una illa. La longitud del millor arbre és de 2840,62 passos. El valor de l'Índex de Consistència (IC) ha estat de 0,375 i el de l'Índex de Retenció (IR) de 0,647.

A partir de les topologies obtingudes amb els diferents mètodes d'optimització, s'observa que l'anàlisi MP3 presenta clarament el millor poder de resolució i el nombre més gran d'internodes recolzats significativament (51). Per aquest motiu, l'anàlisi MP3 s'ha utilitzat com a referència per a la comparació del recolzament d'internodes (vegeu taula 6.1).

Si comparem exclusivament les tres anàlisis de màxima parsimònia, s'observa que en tots els casos s'obté una topologia similar, constituïda per dos clades principals, llinatges 1 i 2 (fig. 6.1), que contenen sempre els mateixos grups d'espècies. Les principals diferències es detecten en les relacions filogenètiques que s'estableixen a l'interior d'aquests dos llinatges. Així, es pot veure que a l'anàlisi MP1, principalment en el llinatge 2, la manca de resolució condueix a un nombre elevat de politomies. A l'anàlisi MP2, les relacions entre els grups d'espècies a l'interior dels dos llinatges apareixen més ben resoltes, però encara queden alguns grups d'espècies o algunes poblacions d'una mateixa espècie en els que no s'estableixen relacions filogenètiques clares; i en aquests, els valors de recolzament significatiu es limiten principalment als internodes que agrupen diversos exemplars d'una mateixa espècie o a espècies molt properes. A l'anàlisi MP3, el nombre de grups d'espècies que apareixen resolts és molt superior, tot i que sovint falta un recolzament de *bootstrap* significatiu en els clades més interns. La discrepància més notable entre les tres anàlisis es dona en la posició de les dues espècies de la família *Letrouitiaceae*, que apareixen com a grup monofilètic germà de les espècies del gènere *Fulgensia* s.str. a les anàlisis MP1 i MP2, mentre que a MP3 mostren una relació germana amb el clade de *C. gomerana*. Malgrat tot, en cap d'aquestes relacions es dona recolzament. Del total d'internodes recolzats significativament a MP3 (51) només se'n conserven 8 a MP1 i 22 a MP2. En aquesta última anàlisi apareix, però, un internode amb valor de *bootstrap* BP = 77%, que a MP3 no arriba al 70%, i es genera un grup monofilètic amb un valor BP > 70%, que no apareix a MP3. En general, cap de les discrepàncies entre biparticions resulta significativa quan comparem els valors de *bootstrap* μ 70% entre les diferents anàlisis. Pel que fa al poder de resolució filogenètica, MP3 representa una clara millora respecte les altres dues anàlisis de màxima parsimònia. Els 3101 arbres més parsimoniosos que s'obtenen a MP1 i els 30 a MP2 s'han vist reduïts només a 14 en l'anàlisi MP3, els quals, a més, s'han obtingut sense restriccions en la cerca. En aquesta última anàlisi, aquesta millora ha anat acompanyada també per un augment en el nombre de posicions parsimoniosament informatives (46 a MP1, 54 a MP2, 215 a MP3).

L'arbre de consens bayesià ha revelat 11 internodes ben recolzats, PP μ 95%, (vegeu la figura 6.1). Contràriament al que seria d'esperar, el nombre d'internodes recolzats significativament a l'anàlisi bayesiana ha disminuït notablement respecte a l'anàlisi de referència MP3. Dels 51 internodes recolzats significativament a MP3 se

n'han perdut 42, tot i que s'han recuperat dues biparticions topològiques amb valors de PP μ 95%, que a MP3 no arriben al 70% del valor de *bootstrap*. Pel que fa a la topologia obtinguda, l'anàlisi bayesiana no resol les relacions filogenètiques entre els grups d'espècies de la família *Teloschistaceae*; ni tan sols recupera els dos llinatges principals, i s'observa un gran nombre de politomies. La majoria de valors de probabilitat posterior significatius recolzen relacions entre exemplars d'una mateixa espècie. Únicament el clade 3 (fig. 6.1), que inclou, entre d'altres, les espècies del grup de *C. saxicola*, apareix ben recolzat.

Cal destacar que, en general, en tots els mètodes d'inferència filogenètica emprats, ens trobem amb una manca de resolució en els nivells més basals, de manera que els valors significatius de recolzament de branca es concentren principalment en els clades terminals.

Amb els resultats obtinguts, podem afirmar que l'anàlisi MP3 de la matriu 121-ITS, amb caràcters INAASE i ARC codificats, es pot considerar per ara que correspon a la millor estima de les relacions filogenètiques entre les espècies de la família *Teloschistaceae* i, en conseqüència, considerarem principalment aquesta anàlisi en les discussions que seguiran en aquest treball.

Taula 6.1. Taula sinòptica amb les comparacions de recolzament de nodes i resultats de les anàlisis.

Tipus d'anàlisi	(MP1)	(MP2)	(MP3)	bayesiana
	MP-BP	MP+INA-BP	MP+INA+arc-BP	PP
- Nombre de rèpliques o arbres mostrejats (BP/PP)	1000	1000	1000	60000(x2)
- Nombre d'internodes resultats (μ 50%)	18	38	65	34
- Nombre d'internodes recolzats significativament	8	24	51	11
- Nombre d'arbres obtinguts	13003	30	4	60000
- Nombre d'internodes recolzats significativament en comú amb la referència	8	22	-	9
- Nombre d'internodes recolzats significativament perduts	43	29	-	42
- Nombre d'internodes recolzats significativament guanyats	0	2	-	2

Els nodes s'han considerat significatius si els valors de recolzament són μ 70% per a MP i μ 95% per les anàlisis Bayesianes. BP, proporcions de bootstrap; INA, addició de caràcters INAASE; ML, anàlisi de màxima versemblança; MP, anàlisi de màxima parsimònia; PP, probabilitats posteriors. Per tal de comparar les topologies derivades del grup de dades de 68 espècimens amb les topologies que infereixen relacions entre els 60 espècimens, els internodes que recolzen els tàxons addicionals al grup de dades de 68 espècimens s'han indicat amb un asterisc (*). ^(a) Guardant no més de 10 arbres per rèplica de bootstrap, ^(b) guardant tots els arbres.

Taula 6.2. Taula sinòptica dels grups de dades emprats per a les anàlisis MP i bayesiana.

	Anàlisi MP1	Anàlisi MP2	Anàlisi MP3	Anàlisi bayesià
- Nombre total de posicions	1067	1074	1235	1067
- Nombre de posicions excloses*	1001	1001	1001	848
- Nombre de posicions constants	153	153	153	153
- Nombre de posicions variables	66	73 (7)	234 (7+161)	66
- Nombre de regions aliniades ambig. (No. de posicions)	848	848	848	848
- Nombre de regions ambigües recodificades (INAASE, arc)	0	7 (7, 0)	14 (7, 7)	0
- Nombre total de caràcters analitzats	66	73	234	66
- Nombre de posicions parsimoniosament informatives	46	54	215	NA

*Les posicions excloses inclouen les regions aliniades ambigüament. NA = No aplicable.

6.3.3. RELACIONS FILOGENÈTIQUES

Amb les anàlisis realitzades, hem trobat que la monofília de les *Teloschistales* (sensu Miadlikowska & Lutzoni 2004) ens apareix poc recolzada (BP = 58% a MP3; BP = 61% a MP2).

Pel que fa a les relacions del grup intern, han reaparegut en les nostres anàlisis MP1, MP2 i MP3, els mateixos dos clades principals mostrats per Arup & Grube (1999; BP = 91% i 99%), Gaya *et al.* (2003; llinatge 1, PP = 99% i llinatge 2, BP = 89%) i Sørching & Lutzoni (2003; sense recolzament), per bé que sense significació (llinatges 1 i 2, fig. 6.1). En el nostre estudi, però, el mostreig taxonòmic ha estat més ampli i, a més d'incloure un nombre més important d'espècies dels gèneres *Caloplaca*, *Fulgensia* i *Xanthoria*, també ens apareixen en ambdós llinatges, tàxons dels gèneres *Teloschistes* i *Letrouitia*.

Concretament, en el llinatge 2, el que presenta fenotipus més diversos, a l'anàlisi MP3 apareixen dos clades sense recolzament, amb espècies del gènere *Caloplaca* pertanyents al subgènere *Pyrenodesmia*, subgènere *Leproplaca*, subgènere *Gasparrinia* (grups de *C. aurantia*, de *C. aurea*, de *C. carphinea* i de *C. saxicola*) i subgènere *Caloplaca* (grups de *C. citrina*, de *C. cerina* i de *C. ferruginea*) [sensu Clauzade & Roux 1985]; juntament amb tàxons dels gèneres *Letrouitia*, *Fulgensia*, i espècies fins ara incloses en el gènere *Teloschistes*, sense antraquinones en el tal·lus. Les relacions exactes entre gèneres i grups d'espècies, en el llinatge 2, romanen incertes amb la matriu 121-ITS emprada. Malgrat tot, no s'han trobat discrepàncies significatives entre els arbres filogenètics obtinguts amb els diferents criteris d'optimització, i s'han recuperat, amb bon recolzament, alguns grups monofilètics en el nivell de gènere, grup d'espècies o poblacions d'una mateixa espècie.

Per exemple, s'han trobat proves que assenyalen que les espècies del grup de *Caloplaca aurantia* comparteixen un antecessor comú més recent (BP = 96% a MP3; BP = 58% a MP2). Les relacions entre els tàxons d'aquest grup no han quedat del tot ben definides, però sembla que *C. aurantia* ocuparia una posició basal, i que la resta d'espècies formarien un grup en el qual *C. flavescens* i *C. aegaea* no serien monofilètiques. El monofilèticisme del grup de *C. aurantia* i la seva posició en el llinatge 2 concorden amb els resultats obtinguts per Sørching & Arup (2002). Aquests autors relacionen aquest grup amb *C. velana*, fet que situa el grup de *C. aurantia* a part de la majoria d'espècies de *Caloplaca* subgènere *Gasparrinia*.

Un altre grup és el format per *C. aetnensis*, *C. erythrocarpa* i *C. teicholyta*, totes amb tal·lus blanc o gris pàl·lid i sense antraquinones, que apareixen com un clade monofilètic en les anàlisis MP2, MP3 i bayesiana, encara que només es recupera significativament a MP3 (BP = 83%). També s'ha obtingut com a grup monofilètic ben recolzat a MP3 (BP = 84%) el que formen les espècies del grup de *C. cerina*, tot i que la seva posició dins el llinatge 2 és incerta. Tres dels quatre exemplars de *C. cirrochroa* i *C. proteus*, dues espècies sorediades tradicionalment incloses en el subgènere *Gasparrinia* (grup de *C. saxicola*), apareixen també en el llinatge 2 compartint un antecessor comú més recent (BP = 72% a MP3). Els exemplars de *C. demissa*, *C. gloriae* i *C. velana* var. *dolomiticola* constitueixen grups monofilètics ben recolzats gairebé en totes les anàlisis. També *C. carphinea* i *C. scoriophila* formen sempre un clade monofilètic amb recolzament significatiu (BP = 85% a MP3 i BP = 79% a MP2).

Amb l'excepció de *Teloschistes contortuplicatus*, les espècies de *Teloschistes* que apareixen en el llinatge 2 formen un grup monofilètic, encara que amb recolzament de *bootstrap* < 70%. Frödén & Lassen (2004) inclouen aquestes espècies, juntament amb *T. contortuplicatus*, en el gènere *Seiophora* i afirmen que la separació de *Seiophora* i *Teloschistes* és recolzada amb dades moleculars (P. Frödén, dades no publicades). Però segons els nostres resultats, la delimitació que fan aquests autors del gènere *Seiophora* no queda confirmada.

En totes les anàlisis s'han posat de manifest tres orígens independents del gènere *Fulgensia*, que ja apareixien a Gaya *et al.* (2003) i que confirmen el polifiletisme d'aquest gènere demostrat per Kasalicky *et al.* (2000). Un d'aquests orígens, que dóna lloc al grup més gran d'espècies, és l'únic que es troba ben recolzat a MP3 (BP = 95%) i inclou la majoria de tàxons del grup de *Fulgensia* s.str. proposat per Kasalicky *et al.* (2000). Tant aquest grup de *Fulgensia* s.str. com *F. australis* queden inclosos en el llinatge 2, igual que a Gaya *et al.* (2003), i la seva posició segueix sense resoldre's. Al contrari, *C. schistidii* (= *F. schistidii*), que constitueix el tercer origen de *Fulgensia*, apareix en el llinatge 1, i forma part d'una entitat monofilètica recolzada significativament (BP = 94% a MP3) amb representants del grup de *C. saxicola*. En el nostre estudi, *F. schistidii* ha estat considerada en el gènere *Caloplaca* i les seves relacions filogenètiques amb els tàxons del grup de *C. saxicola* s.str. ja s'han discutit en el capítol 5.

Pel que fa al gènere *Letrouitia*, en totes les anàlisis s'ha confirmat l'origen comú, amb bon recolzament, de les dues espècies incloses, però la seva relació amb la família *Teloschistaceae* no ha quedat resolta. En aquest sentit hi ha discrepàncies entre els diferents mètodes utilitzats, encara que sempre sense significació. A MP3, *Letrouitia* apareix com a grup germà de *C. gloriae*, mentre que a MP1 i MP2, ho és de

Fulgensia s.str. L'espècie *C. flavovirescens* ocupa en les tres anàlisis una posició basal respecte a aquestes relacions germanes, i a MP2 i MP3 s'hi afegeix *C. flavorubescens*. A l'anàlisi bayesiana la posició del clade de *Letrouitia* és incerta. Coincidint amb els resultats de Lutzoni *et al.* (2004), sembla que el gènere *Letrouitia* quedaria dintre les *Teloschistaceae*, fet que pot suposar un replantejament de la circumscripció de la família *Teloschistaceae*, amb la inclusió de les *Letrouitiaceae*. La posició incerta de *Letrouitia* en les nostres anàlisis pot ser deguda a que el mostreig taxonòmic que hem fet de la família *Letrouitiaceae* és molt reduït, o bé, a que s'hagi produït un fenomen de *long-branch attraction* [atracció entre branques llargues] (Felsenstein 1978) en les anàlisis de màxima parsimònia.

L'altre gran clade de les *Teloschistaceae* que hem anomenat llinatge 1, sembla presentar una homogeneïtat morfològica superior a la del llinatge 2. Inclou una majoria d'espècies amb antraquinones al tal·lus i amb hàbit principalment fruticulós, foliaci o placodioides. En aquest clade, juntament amb els gèneres *Xanthomendoza*, *Xanthoria* i les espècies amb antraquinones en el tal·lus del gènere *Teloschistes*, hi trobem les espècies de *Caloplaca* del subgènere *Gasparrinia* (grup de *C. saxicola*, exceptuant *C. glorieae*, i una espècie del grup de *C. aurea*), algunes espècies del subgènere *Caloplaca* (grups de *C. citrina* i de *C. ferruginea*), el subgènere *Gyalolechia* i el subgènere *Xanthocarpia* (sensu Clauzade & Roux 1985). Igual que en el llinatge 2, les relacions basals d'aquest clade resten incertes i no s'observen discrepàncies significatives entre les diferents topologies obtingudes. El nivell de confiança augmenta a l'apropar-nos als internodes terminals.

La primera divergència que es produeix en el llinatge 1 dona lloc a una relació germana entre un clade que inclou el gènere *Teloschistes* i *Caloplaca texana*, i un altre clade que recull la resta d'espècies. *Teloschistes* forma un grup monofilètic en les anàlisis MP2 i MP3 amb un recolzament que cau per sota del 70% del valor de *bootstrap* (BP = 62% a MP3; BP = 55% a MP2), i *C. texana* ocupa una posició basal en aquest grup, però sense rebre recolzament.

La següent divergència ens separa *Xanthomendoza fallax* (llinatge A), posició que coincideix amb els resultats obtinguts per Arup & Grube (1999) i Gaya *et al.* (2003). Aquest internode coincideix amb el del grup A de Sørching & Lutzoni (2003), que en lloc de *X. fallax* inclouen *X. borealis* i *X. poeltii*, dues espècies transferides també al gènere *Xanthomendoza* per Sørching *et al.* (2002).

El següent clade separa un conjunt divers d'espècies, amb tàxons dels subgèneres *Gyalolechia* i *Xanthocarpia* que formen un grup monofilètic robust, amb un valor de *bootstrap* significatiu (BP = 90% a MP3; BP = 73% a MP2), i que estableix una relació germana sense recolzament amb els dos exemplars de *C. irrubescens* (grup de

C. citrina). *C. trachyphylla*, una espècie placodioide, ocupa la posició basal d'aquest clade, només a MP3, i novament sense significació estadística.

En el següent clade i en totes les anàlisis, l'afiliació filogenètica de l'espècie *C. scrobiculata* (grup de *C. aurea*) amb la resta de tàxons roman incerta, però sempre es troba en posició externa al clade que hem anomenat llinatge 3. El llinatge 3 es retroba en totes les anàlisis i, contràriament als resultats obtinguts fins ara, rep una probabilitat posterior significativa (PP = 100%); en canvi, els valors de *bootstrap* de les tres anàlisis MP no superen el 70%. En aquest llinatge hi trobem principalment tàxons de tal·lus foliaci o placodioide, provistos d'antraquinones, del gènere *Xanthoria* i del grup de *Caloplaca saxicola* (sensu Clauzade & Roux 1985), acompanyats d'algunes espècies de tal·lus reduït, amb o sense antraquinones, com *C. holocarpa*, *C. pyracea* (grup de *C. ferruginea*) o *C. coronata* (grup de *C. citrina*), entre d'altres. L'afiliació filogenètica entre els diversos grups d'espècies dins d'aquest clade no ha pogut ser resolta amb confiança, però sí que es confirma la monofília de certs grups.

Així, el grup de *C. saxicola* s.str., la circumscripció del qual ha estat descrita al capítol 5, apareix com un grup monofilètic ben recolzat (BP = 94% a MP3). Aquesta monofília es retrobada també per Gaya *et al.* (2003) i per Arup & Grube (1999) en un estudi en el què només incorporen tres tàxons del grup. En canvi, en el treball de Sørching & Lutzoni (2003) les dues espècies del grup de *C. saxicola* incloses comparteixen l'antecessor més recent amb *C. holocarpa* (clade B3). A la nostra topologia, a la base del grup de *C. saxicola* hi apareix *C. ignea*, tot i que la seva posició no presenta prou recolzament.

Pel que fa als diferents tàxons propis d'ambients litorals, *C. marina*, *C. maritima* i *C. microthallina* formen una entitat monofilètica amb recolzament BP = 77% a MP2 i BP = 64% a MP3. Arup & Grube (1999) i Gaya *et al.* (2003) ja assenyalaven l'estreta relació filogenètica entre *C. marina* i *C. maritima*. A l'interior d'aquest grup hi ha dos clades ben recolzats: un d'ells amb dos exemplars de *C. marina* i un de *C. microthallina*, i l'altre amb *C. maritima* i els altres dos exemplars de *C. marina*. Aquest conjunt d'espècies litorals, juntament amb *C. granulosa*, un tàxon no litoral, però que rep aportacions periòdiques d'aigua rica en sals, constitueixen un grup monofilètic amb significació estadística (BP = 84% a MP3). Al seu torn, aquest grup estableix una relació germana, que no ha pogut ser resolta amb confiança, amb un clade constituït per tres espècies de tal·lus reduït: *C. coronata*, *C. lithophila* i *C. polycarpa*. La monofília d'aquestes tres espècies ha estat retrobada en totes les anàlisis amb un bon recolzament estadístic.

D'altres tàxons litorals o marítims no queden relacionats amb els anteriors i apareixen al llarg del llinatge 3. Per exemple, les espècies *C. alcarum* i *C. scopularis* comparteixen un antecessor comú més recent amb dues espècies no litorals, de tal·lus

molt reduït, *C. inconnexa* i *C. pyracea*, amb un valor de *bootstrap* significatiu (BP = 79% a MP3; BP = 76% a MP2). I, més encara, *C. verruculifera*, una espècie exclusivament litoral, estableix una relació germana amb *X. candelaria* (BP = 88% a MP3). Aquesta agrupació també apareix en les anàlisis filogenètiques de Søchting *et al.* (2002).

Un altre gènere que es mostra polifilètic és *Xanthoria*, fet que ja apuntaven Gaya *et al.* (2003) i Søchting & Lutzoni (2003). En la nostra topologia s'observa un grup monofilètic constituït per *X. elegans* i *X. sorediata*. A Gaya *et al.* (2003) aquestes dues espècies estableixen una relació germana ben recolzada, que cau per sota el 70% de nivell de significació en els nostres resultats actuals. En l'altre grup de *Xanthoria*, trobem *X. calcicola*, *X. parietina* i *X. resendei*. L'afiliació filogenètica d'aquest grup amb el clade de *C. verruculifera* i *X. candelaria* no ha pogut ser resolta amb confiança. Aquests resultats no coincideixen amb els de Søchting & Lutzoni (2003) principalment pel que fa a la posició de *X. elegans*. En l'estudi d'aquests darrers, aquesta espècie estableix una relació germana, amb bon recolzament, amb *X. parietina* en el clade designat com a B1, en lloc d'ocupar una posició més propera a les espècies del grup de *C. saxicola*, tal i com succeeix en la nostra topologia.

6.4. DISCUSSIÓ GENERAL DE LA FILOGÈNIA DE LA FAMÍLIA TELOSCHISTACEAE I LA SEVA RELACIÓ AMB LES LETROUITIACEAE

La filogènia obtinguda en aquest estudi és la primera que es reconstrueix amb un mostreig extens per a la família *Teloschistaceae*. Els resultats de les anàlisis filogenètiques de la matriu 121-ITS coincideixen a grans trets amb els estudis filogenètics previs de la família, o bé, si es donen inconsistències filogenètiques, aquestes no resulten significatives.

Les nostres anàlisis han recolzat el polifiletisme tant del gènere *Caloplaca* com dels gèneres *Fulgensia*, *Teloschistes* i *Xanthoria*. També s'ha recolzat el monofiletisme de certs grups d'espècies, però no hem arribat a extreure resultats concloents pel que fa a les relacions entre la majoria de grups delimitats. Els tàxons lobulats de *Caloplaca* subgènere *Gasparrinia* presenten, novament, orígens diversos. Pel que fa al gènere *Letrouitia* (*Letrouitiaceae*) no s'ha recuperat com a un grup a part de la circumscripció filogenètica de les *Teloschistaceae*. Caldrà incloure en futurs estudis nous tàxons de *Letrouitiaceae* per tal de confirmar si l'estreta relació entre les famílies es manté.

En comparar els arbres resultants de les diferents anàlisis realitzades, no hem observat discrepàncies topològiques amb recolzament, i hem considerat l'anàlisi MP3 com a la reconstrucció més precisa de la filogènia subjacent.

6.4.1. RELACIONS FILOGENÈTIQUES DINS LA FAMÍLIA *TELOSCHISTACEAE*

Com ja hem esmentat, podem confirmar que les espècies tradicionalment incloses a *Caloplaca* subgènere (sensu Clauzade & Roux 1985) o secció (sensu Poelt 1969) *Gasparrinia*, i caracteritzades per la presència de tal·lus lobulats i, en general, antraquinones tant en el còrtex com en els apotecis, no formen una entitat monofilètica. El subgènere *Gasparrinia* presenta diferents orígens, tant en el llinatge 1 com en el 2. Aquests resultats coincideixen amb els ja obtinguts per Søchting & Lutzoni (2003). A Kärnefelt (1989), el seu estudi cladístic basat en caràcters morfològics, tampoc proporciona proves suficients per a separar els tàxons caracteritzats per la presència de lòbuls i un còrtex superior ben desenvolupat. Aquest autor apuntava que l'ús de categories infragenèriques amb les espècies lobulades podria tenir justificació.

En la nostra topologia, les espècies amb tal·lus placodiode que queden incloses en el llinatge 2 (possiblement clade C de Søchting & Lutzoni 2003) són: *C. gomerana*, el grup de *C. aurantia*, el grup de *C. aurea* (amb *C. cancaraxiticola* i *C. paulii*), les espècies sorediades del grup de *C. saxicola* (*C. cirrochroa* i *C. proteus*) i el grup de *C. carphinea*, essent aquest últim l'únic sense antraquinones en el tal·lus del subgènere *Gasparrinia*. *C. gomerana* (= *C. gloriae*), és considerada per Llimona & Werner (1975) propera a *C. saxicola*, però difereix d'aquesta última per tenir un còrtex prosoplectenquimàtic (Hansen *et al.* 1987) i per contenir fragilina i caloploicina (Søchting & Lutzoni 2003), dos components antraquinònics que també es troben en el gènere *Fulgensia* (Søchting, dades no publicades). En les nostres anàlisis, *C. gomerana* queda relativament a prop d'aquest gènere (*Fulgensia* s.str.) i de *C. flavorubescens* i *C. flavovirescens*, encara que sense confiança. En canvi, a Gaya *et al.* (2003) l'estreta relació de *C. gomerana* amb *Fulgensia* s.str., *C. flavorubescens* i *C. flavovirescens*, apareixia significativa. Podria ser que la presència de les dues espècies de *Letrouitia*, germanes al clade de *C. gomerana* a MP3, hagi provocat la pèrdua de resolució.

Els grups de *C. aurantia* i *C. carphinea* semblen ser els únics del subgènere *Gasparrinia* que es recuperen com a entitats monofilètiques, tot i que, com ja hem esmentat, amb els nostres resultats no és possible inferir les relacions filogenètiques que estableixen amb la resta de tàxons del llinatge 2. Pel que fa al grup de *C. aurantia*,

en l'únic treball previ de filogènia molecular exclusiu del grup, Søchting & Arup (2002) ja demostraven la separació respecte de la resta de tàxons del subgènere *Gasparrinia*. A Gaya *et al.* (2003), els dos únics representants del grup de *C. aurantia* inclosos també resten, com en el nostre cas, en el llinatge 2. Søchting & Lutzoni (2003) no inclouen tàxons d'aquest grup, però esmenten que probablement aquests es trobin fora del que anomenen llinatge B, que recull la major part d'espècies lobulades. Kärnefelt (1989) no troba evidències per a la separació del grup de *C. aurantia* de la resta d'espècies del gènere *Caloplaca*. En el nostre estudi, a més de *C. aurantia*, *C. flavescens* i *C. thallincola*, també hem considerat *C. aegaea*, un tàxon descrit recentment per Sipman & Raus (2002). Tots es caracteritzen per les espores citriformes i es diferencien entre ells per la presència de diferents tipus de còrtex i per tenir o no cristalls d'oxalat càlcic en aquest (vegeu apartat de morfologia). Les relacions interespecífiques d'aquest grup no han quedat del tot resoltes. Únicament hem obtingut amb confiança la monofília de dues espècies: *C. aurantia* i *C. thallincola*. Però ja que queda confirmada la circumscripció monofilètica del grup, seria interessant poder realitzar un estudi amb un mostreig taxonòmic i molecular més ampli, per tal de poder arribar a esbrinar la delimitació d'aquestes espècies i les seves relacions interespecífiques.

Pel que fa al grup de *C. carphinea*, en totes les anàlisis, s'agrupen un exemplar de *C. carphinea* amb un altre de *C. scoriophila*, i formen un clade monofilètic amb probabilitat posterior significativa, però BP < 70%. L'exemplar de *C. scoriophila* prové de les illes Canàries, formant part, per tant, de l'element macaronèsic, mentre que l'exemplar de *C. carphinea* que s'agrupa amb aquesta prové del nord-est de la península Ibèrica. Un altre exemplar de *C. carphinea* ocupa una posició més basal en el grup, i ha estat recol·lectat al nord de la península, en una zona de clima més continental. D'aquesta manera, es produeix una agrupació més fàcilment correlacionable amb factors ambientals (els dos exemplars agrupats reben la influència marítima) que no pas amb caràcters morfològics. Breuss (1989) diferencia aquestes dues espècies principalment pel tipus de còrtex, paraplectenquimàtic a *C. carphinea* i escleroplectenquimàtic a *C. scoriophila*, i per les mides de les espores, més llargues a *C. scoriophila*. Segons aquest autor, *C. carphinea* forma part de l'element mediterrani, mentre que *C. scoriophila* presenta una distribució més atlàntica. En el nostre cas, un dels exemplars de *C. carphinea*, el més extern al grup, diferiria d'aquests patrons de distribució. Amb només tres espècimens no és possible extreure conclusions definitives sobre el monofiletisme de les dues espècies, però sí que queda confirmat l'origen comú del grup. Aquestes espècies recorden més a *Dimelaena oreina* pel seu contingut en àcid úsnic, que no pas la resta d'espècies del gènere *Caloplaca*.

Els altres dos grups d'espècies del subgènere *Gasparrinia* que apareixen al llinatge 2, grup de *C. aurea* i espècies sorediades del grup de *C. saxicola*, se'ns presenten com a clarament polifilètics.

En el cas del grup de *C. aurea*, ni *C. cancaraxitica* ni *C. paulii*, dues espècies que apareixen en el llinatge 2, no comparteixen un antecessor comú més recent ni tampoc resolten la seva posició filogenètica. Per altra banda, el grup presenta un tercer origen en el llinatge 1, amb *C. scrobiculata*, les relacions filogenètiques de la qual tampoc no queden ben establertes. A diferència del que apunten diversos autors, en el nostre estudi, ni *C. cancaraxitica* ni *C. paulii* mostren una estreta relació amb les espècies de *Fulgensia* s.str. Kärnefelt (1989) i Poelt (1965) suggereixen que el grup de *C. aurea* està estretament relacionat amb *Fulgensia* subgènere *Candelariopsis* (sensu Poelt 1965 i Poelt & Vezda 1977). Kärnefelt (1989) i Westberg & Kärnefelt (1998) afirmen també que alguns dels tàxons inclosos en el grup de *C. aurea*, com és el cas de *C. paulii*, poden estar relacionats per l'estructura del còrtex amb *Fulgensia canariensis* i *F. schistidii*. Navarro-Rosinés *et al.* (2000a) estableixen afinitats morfològiques entre *C. aurea* i les *Fulgensia* típiques (subgènere *Fulgensia* sensu Poelt 1965) o el subgrup D de Westberg & Kärnefelt (1998). *C. cancaraxitica* és relacionada també per Navarro-Rosinés *et al.* (2000a) amb el subgènere *Candelariopsis* i els subgrups A, B i C de *Fulgensia* descrits per Westberg & Kärnefelt (1998). Concretament, Navarro-Rosinés *et al.* (2000a) comparen *C. cancaraxitica* amb *F. australis*, *F. canariensis* i *F. schistidii*. Segons els resultats de les nostres anàlisis filogenètiques, cap d'aquestes relacions resulta corroborada. A l'anàlisi MP3, *C. paulii* i *F. australis* queden en un mateix clade, juntament amb *C. cirrochroa* i *C. velana* var. *dolomiticola*, però aquesta relació no presenta cap recolzament.

Clauzade & Roux (1985) consideren en el grup de *C. saxicola* quatre espècies sorediades: *C. cirrochroa*, *C. decipiens*, *C. obliterans* i *C. proteus* (vegeu apartat de morfologia). Els resultats obtinguts en el nostre estudi no avalen aquesta agrupació basada en el tipus de reproducció. Per una banda, *C. cirrochroa* i *C. proteus* es recullen en el llinatge 2, mentre que *C. decipiens* comparteix un antecessor comú més recent amb els tàxons del grup de *C. saxicola* s.str. en el llinatge 1. *C. obliterans*, malauradament, no ha pogut ser inclosa en les nostres anàlisis per manca de material fresc. Si bé els dos espècimens de *C. proteus* formen part d'una mateixa entitat monofilètica robusta amb un dels exemplars de *C. cirrochroa*, aquesta darrera espècie presenta un segon origen amb l'exemplar del nord de la península Ibèrica, el qual ocupa una posició incerta. Amb aquests resultats no podem verificar pas si, com afirmava Poelt (1969), *C. cirrochroa* i *C. proteus* poden haver-se desenvolupat independentment a partir d'avantpassats no sorediats diferents. Lluny de quedar resolta la filogènia d'aquest petit grup de tàxons placodioides sorediats, la seva posició i relacions dins de les *Teloschistaceae* encara resta incerta.

Si seguim examinant els tàxons prèviament considerats en el subgènere *Gasparrinia*, trobem que en el llinatge 1 es recuperen la major part de tàxons del grup de *C. saxicola* s.l. (sensu Clauzade & Roux 1985), *C. scrobiculata* (grup de *C. aurea*), i altres espècies que podem considerar estretament relacionades amb aquest subgènere: *C. ignea*, *C. texana* i *C. trachyphylla*, ja que són també lobulades i presenten antraquinones en el tal·lus. Si considerem el grup de *C. saxicola* en sentit ampli, trobem que aquest té diversos orígens. Per una banda, la majoria de tàxons amb lòbuls ben desenvolupats i sense afinitats marítimes constitueixen el què en el capítol 5 hem denominat com a grup de *C. saxicola* s.str. Aquest grup es revela monofilètic, amb una bona significació estadística a MP3, i ha estat àmpliament tractat en els capítols de morfologia 4 i filogènia 5, als quals remetim. L'estreta relació que s'estableix entre el grup de *C. saxicola* s.str., *C. ignea* i el clade de *X. elegans* i *X. sorediata*, tot i que sense confiança, confirma en certa mesura la decisió d'emprar aquestes tres espècies com a grup extern en l'estudi filogenètic del grup de *C. saxicola* s.str. Per altra banda, els tàxons d'afinitat litoral o marítima, que Clauzade & Roux (1985) consideraven en el grup de *C. saxicola* s.l., ens apareixen en altres clades. Un d'aquests clades agrupa *C. marina*, *C. maritima* i *C. microthallina*, totes amb tal·lus reduït, constituït per microlòbuls, arèoles, grànuls o berrugues segons l'espècie, i totes amb còrtex paraplectenquimàtic (Arup 1994, 1992a, 1997a). Les relacions inter- i infraespecífiques d'aquest grup són difícilment interpretables, ja que dos espècimens de *C. marina* (*C. marina* ssp. *americana* i *C. marina* ssp. *marina*) constitueixen una entitat monofilètica robusta amb *C. microthallina*, de la costa nord-oest de la península Ibèrica, mentre que els altres dos exemplars de *C. marina* recollits a la costa mediterrània ho fan amb *C. maritima*. El desconeixement de les localitats de recollida d'alguns d'aquests exemplars no ha permès establir hipòtesis de correlació geogràfica. Aquestes espècies estableixen, sorprenentment, una relació estreta amb *C. granulosa*, un tàxon no litoral, de lòbuls ben desenvolupats i tal·lus isidiat, que creix en parets verticals, exposada a l'escorrentia de l'aigua de pluja molt rica en sals minerals.

C. alcarum i *C. scopularis*, constitueixen un altre dels clades d'espècies litorals. En aquest cas, un dels exemplars de *C. alcarum* i el de *C. scopularis* apareixen com una entitat monofilètica ben recolzada, germana de l'altre espècimen de *C. alcarum*. Com ja s'ha comentat en l'apartat de morfologia, la separació d'aquest dos tàxons no és prou clara, un fet que es troba corroborat per les relacions filogenètiques obtingudes. L'espècimen de *C. alcarum* que comparteix l'antecessor comú més recent amb *C. scopularis* és, precisament, el que presenta un desenvolupament més gran del tal·lus. Arup (1995b) estableix semblances entre *C. alcarum* i *C. inconspicua* (no inclosa en aquest estudi) i tal·lus petits de *C. marina*, però mai l'arriba a comparar amb *C. scopularis*, amb la qual ha mostrat tenir una relació estreta. *C. alcarum* i *C. scopularis* es diferencien anatòmicament del grup anterior d'espècies litorals per

presentar un còrtex d'estructura escleroplectenquimàtica o escleroprosopectenquimàtica, mai paraplectenquimàtica com tenen *C. marina* i *C. maritima*. *C. alcarum* i *C. scopularis* estableixen un relació germana amb una espècie del grup de *C. ferruginea* (*C. pyracea*) i una altra del grup de *C. saxicola* s.l. (*C. inconnexa*). Morfològicament no es poden establir gaires semblances entre aquests tàxons, l'únic punt en comú dels quals és la preferència pels ambients eutrofitzats.

C. inconnexa i *C. pyracea* formen part d'un conjunt de *Caloplaca* molt problemàtic, encara poc conegudes, i amb els conceptes que varien d'un autor a un altre. Magnusson (1946) va dividir *C. pyracea* en dues espècies: una que incloïa les formes saxícoles, *C. lithophila*, i una altra que aglutinava les corticícoles, *C. pyracea*. Posteriorment aquests dos tàxons van ser sinonimitzats amb *C. holocarpa* (Santesson 1984, Wade 1965), una espècie lignícola de taxonomia incerta. Arup (1995) afirma que, a part de les diferències de substrat, *C. lithophila* i *C. pyracea* són dues espècies molt properes. Clauzade & Roux (1985) consideren *C. lithophila* com una varietat (*C. tenuatula* ssp. *tenuatula* var. *lithophila*) i *C. inconnexa* com una subespècie (*C. tenuatula* ssp. *inconnexa*) en el grup de *C. saxicola* s.l., mentre que tracten *C. holocarpa* i *C. pyracea* dins del grup de *C. ferruginea*. Aquestes dues últimes espècies, de tal·lus grisenc, les diferencien entre elles, principalment, per la presència d'un marge tal·lí de color gris-groguenc i apotecis de mida més petita a *C. pyracea*. En el nostre estudi hem seguit el concepte de Clauzade & Roux (1985) pel que fa a la taxonomia d'aquestes espècies i, a més, hem inclòs un altre tàxon del complex de *C. tenuatula*, *C. polycarpa* (= *C. tenuatula* ssp. *verrucularum* sensu Clauzade & Roux 1985). Malgrat les semblances morfològiques que tenen aquestes espècies, la seva afinitat morfològica no ha vingut corroborada per les relacions filogenètiques. *C. holocarpa* ocupa la posició més basal del llinatge 3, lluny de la resta de tàxons mencionats. *C. inconnexa* i *C. pyracea*, com ja hem esmentat, formen un grup monofilètic amb bon recolzament, i *C. lithophila* i *C. polycarpa* estableixen una altra entitat monofilètica robusta, germana de *C. coronata*, un tàxon soorediat, fortament nitròfil, igual que les dues espècies anteriors.

C. verruculifera és una altra espècie litoral que ha estat relacionada amb el grup de *C. saxicola* s.l. Aquesta espècie en realitat mostra una afinitat filogenètica amb *X. candelaria*. Tant a *C. verruculifera* com a *X. candelaria* els apotecis són poc freqüents i, a *C. verruculifera*, s'hi observen una mena d'isidis globosos, anomenats fil·lidis (Wetmore & Kärnefelt 1998), mentre que a *X. candelaria* abunden els sooredis blastidiats (Lindblom 1997, Poelt & Petutschnig 1992). *C. verruculifera* no comparteix un antecessor comú més recent amb *C. granulosa*, una altra espècie isidiada del grup de *C. saxicola* s.l. inclosa en el nostre estudi, amb la qual ha estat sovint confosa (Arup 1994). Poelt & Romauch (1977) diferencien aquestes dues espècies per l'anatomia del tal·lus i afirmen que *C. verruculifera* presenta una medul·la més densa que

C. granulosa, amb hifes fortament compactades. Aquestes observacions no coincideixen amb els resultats obtinguts per Søchting & Lutzoni (2003), que mostren una relació més estreta entre *C. scopularis* i *C. verruculifera*, assenyalant semblances morfològiques entre aquestes dues espècies en el tipus de disposició de les hifes del còrtex i la capacitat de producció de pseudocifelles en el còrtex superior; caràcters que, segons aquests autors, les relacionen també amb *C. coralloides*, una espècie fruticulosa. Els resultats moleculars de Søchting & Lutzoni (2003) recolzen la suggerència d'Arup (1995c), d'acord amb la qual *C. coralloides* es troba relacionada amb un grup taxonòmic que inclouria *C. alcarum*, *C. scopularis* i *C. verruculifera*. Amb l'addició de més tàxons en l'estudi molecular, hem pogut comprovar que aquestes agrupacions no concorden amb la filogènia actual. Malgrat tot, en el nostre estudi no hem inclòs *C. coralloides* i caldran futurs treballs que incorporin exemplars fruticulosos, per tal de poder estimar les relacions filogenètiques d'aquest grup d'espècies.

C. texana i *C. trachyphylla*, dues espècies que inicialment havíem relacionat amb el subgènere *Gasparrinia*, es troben en posicions basals del llinatge 1, separades de la resta d'espècies lobulades. *C. texana* es coneix d'Estats Units i Mèxic (Wetmore & Kärnefelt 1998), i en la nostra topologia se situa sense confiança en la primera divergència del llinatge 1, junt amb les espècies de *Teloschistes*. Pel que respecta a *C. trachyphylla*, una espècie citada d'Amèrica del Nord, Àsia Central i Groenlàndia, ha estat sovint relacionada tant amb *X. elegans*, com amb *C. gomerana* i *C. verruculifera* i, fins i tot, amb tàxons fruticulosos, com *C. coralloides* o *C. thamnodes* (no inclosos en el nostre estudi). *C. trachyphylla* ocupa una posició incerta en la nostra topologia, propera a un conjunt d'espècies de tal·lus reduït o pràcticament absent del grup de *C. citrina* i dels subgèneres *Gyalolechia* i *Xanthocarpia*, amb els quals difícilment podem establir semblances morfològiques.

Pel que fa a la resta de tàxons del gènere *Caloplaca* que no pertanyen al subgènere *Gasparrinia*, inclosos en les nostres anàlisis, hem pogut observar que la delimitació morfològica de certs grups d'espècies tampoc ha trobat concordança amb la filogènia obtinguda. En especial, els grups de *C. citrina* i *C. ferruginea*, representats per un nombre considerable de tàxons, s'han revelat polifilètics, amb diversos orígens tant en el llinatge 1 com en el 2. Aquests dos grups que pertanyen al subgènere *Caloplaca* es diferencien principalment per la presència de tal·lus i apotecis grocs o taronges a *C. citrina*, i per tal·lus blanquinosos, grisos o negres, i apotecis grocs, taronges o gairebé negres, amb el marge del mateix color que el disc, al grup de *C. ferruginea* (Clauzade & Roux 1985). Aquests mateixos autors, en les seves claus, sovint inclouen tàxons d'altres grups o subgèneres dins dels grups de *C. citrina* i *C. ferruginea*. Aquest fet posa de manifest la dificultat de circumscripció d'una classificació no natural. Amb el polifiletisme d'aquests tàxons es demostra que la problemàtica que rau en la seva delimitació morfològica té també una base genètica.

El grup de *C. citrina* es troba representat en el llinatge 2 per *C. flavorubescens*, *C. flavovirescens* i *C. velana*, aquesta última amb dos tàxons infraespecífics: ssp. *dolomiticola* i ssp. *placidia*. *C. flavorubescens* i *C. flavovirescens*, dues espècies que es distingeixen bàsicament pel tipus de substrat, comparteixen un antecessor comú més recent, encara que sense recolzament significatiu. Aquests dos tàxons, de difícil separació mitjançant els caràcters morfològics, són tractats com a subespècies de *C. flavorubescens* per Clauzade & Roux (1985). Per altra banda, Giralt *et al.* (1992) descriuen dues espècies noves (*C. aegatica* i *C. alnetorum*) i una varietat (*quercina*) a partir del complex corticícola de *C. flavorubescens*, posant de manifest la gran diversitat morfològica que s'amaga darrera d'aquest tàxon. Si tenim en compte els diversos tractaments taxonòmics rebuts, seria necessari un estudi que es concentrés en aquest complex, i en el què s'examinés a nivell filogenètic la diversitat morfològica descrita fins ara. Pel que fa a *C. velana*, en el nostre estudi, els dos tàxons infraespecífics inclosos no formen part d'un mateix clade monofilètic. Aquest fet suggereix també un origen divers d'aquest complex. En un futur estudi, caldria incloure tots els tàxons infraespecífics de *C. velana* considerats per Clauzade & Roux (1985), que sovint han estat sinonimitzats i inclosos en un concepte ampli d'aquesta espècie, juntament amb d'altres de properes. D'acord amb el què s'apunta dels resultats obtinguts, és molt probable que alguns d'aquests tàxons siguin bones espècies filogenètiques.

En el llinatge 1, el grup de *C. citrina* apareix representat per *C. irrubescens*, una espècie amb arèoles lleugerament lobulades, de color taronja o ocraci, que ocupa una posició basal sense recolzament; i amb *C. coronata* que, com ja hem esmentat, constitueix una entitat monofilètica robusta, en posicions derivades, amb *C. lithophila* i *C. polycarpa*, dues espècies del grup de *C. saxicola* s.l. Aquests dos tàxons, que no formen soresis, coincideixen amb *C. coronata* en la seva ecologia preferentment coniofíl·la i ornitocopròfíl·la i, en el cas de *C. polycarpa*, en la possibilitat de parasitar d'altres líquens crustacis.

Pel que fa al grup de *C. ferruginea*, en el llinatge 1 les afiliacions filogenètiques de *C. holocarpa* i *C. pyracea* ja han estat comentades prèviament. En el llinatge 2, aquest grup apareix representat per una sèrie de tàxons de tal·lus blanquinós o gris pàl·lid, sense antraquinones, i amb apotecis de color ferruginós: *C. aetnensis*, *C. crenularia*, *C. erythrocarpa* i *C. teicholyta*. Concretament, *C. erythrocarpa* i *C. teicholyta* comparteixen un antecessor comú més recent amb confiança, encara que la delimitació monofilètica d'ambdues espècies no es pot confirmar en les nostres anàlisis. Tots dos tàxons tenen tal·lus blanquinosos, però en el cas de *C. teicholyta* els apotecis són rars i el tal·lus, més o menys lobulat, mostra un aspecte pulverulent per estar recobert de soresis; en canvi, a *C. erythrocarpa* abunden els apotecis i el tal·lus no presenta ni lòbuls ni soresis. Pel que fa a les altres dues espècies, *C. aetnensis* té

un aspecte semblant a les anteriors, amb un tal·lus blanquinós, però és constituït per arèoles i berrugues disperses. Aquesta semblança morfològica es tradueix en l'obtenció d'un clade monofilètic amb bon recolzament que inclou les tres espècies esmentades. Al contrari, la posició de *C. crenularia* roman sense resoldre. Aquest tàxon de tal·lus més fosc, gris-brunenc, i apotecis de color taronja ferruginós o negrós, amb marge sinuós, forma una entitat monofilètica sense confiança amb *C. chalybaea*. D'aquesta manera, el subgènere *Pyrenodesmia* no es revela com a monofilètic, tot i que només apareix en el llinatge 2, representat per un exemplar de *C. chalybaea* i un de *C. variabilis*. En aquest estudi, *C. chalybaea* ha estat considerada una espècie independent ja que hem tingut en compte la informació proporcionada per M. Tretiach (comunicació personal) sobre un treball inèdit de filogènia molecular del subgènere *Pyrenodesmia*. Segons aquest autor, les mostres de *C. chalybaea* formen un clade separat de *C. variabilis*, tot i que encara es mantenen com a espècies properes. Muggia *et al.* (2004) van presentar els resultats preliminars d'aquest treball en el qual s'observaven ja diversos llinatges dins d'aquest grup de líquens endolítics amb pocs caràcters diagnòstics.

Amb els tàxons inclosos en aquest estudi, podem afirmar que, de moment, el grup de *C. cerina*, també subgènere *Caloplaca*, presenta un sol origen amb recolzament estadístic en el llinatge 2. Cal tenir en compte que només hem considerat tres espècies properes morfològicament, una de les quals (*C. stillicidiorum*) ha estat sovint considerada com una varietat de *C. cerina*. És possible que en afegir nous tàxons augmenti la problemàtica taxonòmica i aquesta es vegi traduïda en canvis en les afiliacions filogenètiques del grup, que per ara es manté monofilètic.

Dels restants subgèneres de *Caloplaca* en podem extreure poques conclusions. El subgènere *Leproplaca* agrupa només espècies leprarioides, sense còrtex, i està representat en el nostre estudi únicament per *C. xantholyta*, que apareix al llinatge 2, on ocupa una posició incerta a la base del grup de *C. aurantia*. En canvi, el subgènere *Xanthocarpia*, representat per *C. ochracea*, es troba al llinatge 1 i constitueix una entitat monofilètica, amb recolzament estadístic, juntament amb *C. ferrarii* i *C. marmorata*, dos tàxons del subgènere *Gyalolechia*. Aquestes tres espècies, que ocupen una posició basal dins del llinatge 1, es caracteritzen per tenir tal·lus molt reduïts, endolítics o quasi.

A part de *Caloplaca*, els altres gèneres inclosos en les anàlisis realitzades (*Fulgensia*, *Teloschistes* i *Xanthoria*) també s'han revelat polifilètics. Respecte a *Fulgensia*, Westberg & Kärnefelt (1998), en l'estudi morfològic comparatiu que fan, ja suggereixen que la circumscripció de *Fulgensia* sensu Poelt és probablement polifilètica, i que els diferents llinatges que en resulten tenen afinitats evolutives independents amb espècies de *Caloplaca*. Posteriorment, Gaya *et al.* (2003) i

Kasalicky *et al.* (2000) exploren amb dades moleculars les relacions filogenètiques de *Fulgensia* i en confirmen el seu polifiletisme. En l'estudi actual, en el què hem afegit nous tàxons del gènere (*F. canariensis* i *F. poeltii*) queda de nou confirmat el polifiletisme de *Fulgensia*. Les afiliacions dels tres grups independents de *Fulgensia*, que ja es mostraven en Gaya *et al.* (2003) i en Kasalicky *et al.* (2000) encara romanen incertes, a excepció del fort recolzament a favor de la inclusió de *C. schistidii* (= *F. schistidii*) dins del grup de *C. saxicola* s.str.

Amb els resultats obtinguts, el grup que presenta el nombre més gran d'espècies (entre elles el tipus del gènere, *F. fulgens*) es correspon bé amb *Fulgensia* en el sentit de Kasalicky *et al.* (2000). D'aquesta manera, pel que fa a aquest grup que hem denominat *Fulgensia* s.str., tant el nostre estudi, com el de Gaya *et al.* (2003) i el de Kasalicky *et al.* (2000), recolzen en part la classificació en subgèneres proposada per Poelt (1965), ja que coincideix bé amb el què aquest autor denomina subgènere *Fulgensia*. En canvi, el subgènere *Candelariopsis* no apareix delimitat en el nostre estudi, i les espècies que el constitueixen queden a part de la delimitació de *Fulgensia* s.str., amb l'única excepció de *F. pruinosa*. Fet amb el que també coincideixen Gaya *et al.* (2003), Kasalicky *et al.* (2000) i Westberg & Kärnefelt (1998). En el nostre estudi, també s'incorporen *F. canariensis* i *F. poeltii*, dos tàxons descrits posteriorment al treball de Poelt (1965), i que segons els nostres resultats formarien part de *Fulgensia* s.str.

Fins ara, *Fulgensia* s.str. agrupava les espècies terrícoles de tal·lus groc i amb abundant pruïna, còrtex enfosquit per cristalls, i espores predominantment sense septe. L'heterogeneïtat d'aquest grup ha augmentat en el nostre estudi per la incorporació d'espècies amb diferents tal·lus i espores als descrits. La nova circumscripció filogenètica de *Fulgensia* s.str. tampoc es correspon exactament amb el grup D de Westberg & Kärnefelt (1998); principalment perquè ara inclou *F. canariensis*, una espècie que aquests autors consideren en un grup a part (grup B). Les espècies que Westberg & Kärnefelt (1998) inclouen en el grup D es caracteritzen principalment per tenir el tal·lus crustaci o esquamulós, de color groc i amb abundant pruïna; les espores simples o uniseptades, a vegades amb un engruïment interior visible (*F. pruinosa*); els conidis el·lipsoïdals; i les cèl·lules de l'exciple amb llum oblonga i poc o mitjanament gelatinitzades. En canvi, *F. canariensis* presenta el tal·lus areolat, sense pruïna, de color taronja-groguenc ceri; les espores amb un cert engruïment equatorial; els conidis bacil·lifomes, el còrtex amb cèl·lules de llum allargada i estreta, amb les parets cel·lulars fortament gelatinitzades, i cobert a la superfície per una capa epinecral. Segons Westberg & Kärnefelt (1998) la forma de les espores l'aproxima a *F. fulgida*, però la ontogènia del septe pot indicar certa afinitat amb algunes espècies de *Caloplaca* amb espores polariloculars. Precisament, al considerar que *F. canariensis* té espores polariloculars, Breuss (2001) la combina al gènere *Caloplaca*. Aquest autor

afirma que, a més de ser terrícola, també pot créixer sobre roques basàltiques, i que en funció del substrat, la forma de fixació varia de feltre d'hifes en les formes terrícoles a conspicus feixos d'hifes en els exemplars saxícoles. En els nostres resultats, sembla que les diferències morfològiques no determinen un origen diferent per a aquesta espècie, que hem seguit considerant com a part del gènere *Fulgensia*.

F. desertorum, representada per dos exemplars, no ha resultat monofilètica en cap de les anàlisis. L'espècimen de Noruega forma un clade robust amb *F. bracteata*; mentre que el recol·lectat per nosaltres a Catalunya comparteix un antecessor comú més recent amb *F. fulgens*. Com ja s'apuntava a Gaya *et al.* (2003), pot ser que la identificació del exemplars recol·lectats al nord d'Europa sigui errònia. L'espècie típica és xeròfila i de distribució irano-turaniana (X. Llimona, com. pers.); ecologia i distribució en la que no encaixaria la mostra de Noruega. Per altra banda, l'agrupació de *F. desertorum* i *F. fulgens* tampoc aclareix la identitat d'aquests dos tàxons.

F. fulgida ha estat l'única espècie per la qual hem pogut confirmar el monofilèticisme. La relació germana entre aquesta i *F. fulgens* ja l'assenyalaven Kasalicky *et al.* (2000). En canvi, *F. pruinosa*, que apareixia com a grup germà de *F. bracteata* amb bon recolzament, ara ocupa una posició basal en el grup. Amb aquests resultats, és evident que caldrà incorporar nous exemplars i més caràcters en futurs estudis, per tal de poder establir les relacions filogenètiques entre els tàxons del grup de *Fulgensia* s.str.

El gènere *Teloschistes* també resulta polifilètic, amb tres orígens, dos dels quals apareixen en el llinatge 2. Un d'ells dona lloc a *T. contortuplicatus*, i l'altre recull en un grup monofilètic a *T. lacunosus*, *T. scorigenus* i *T. villosus*. Com ja hem esmentat, l'afiliació filogenètica d'aquestes espècies amb la resta de tàxons que apareixen en el llinatge 2 roman incerta. Les tres espècies monofilètiques, no tenen antraquinones al tal·lus, mentre que a *T. contortuplicatus* el tal·lus es troba lleugerament pigmentat, amb un color que varia entre el groc i el gris. De fet, Søchting & Frödén (2002) inclouen aquesta espècie en un grup de *Teloschistes* caracteritzats per tenir tal·lus totalment o parcialment pigmentats, rarament sense antraquinones. Aquests quatre tàxons inclosos en el llinatge 2 formen part d'un grup d'espècies de *Teloschistes* transferides per Frödén & Lassen (2004) al gènere *Seirophora*. El tercer clade de *Teloschistes* apareix a la base del llinatge 1, i inclou les espècies amb tal·lus ben pigmentat, de color groc-ataronjat: *T. chrysophthalmus*, *T. fasciculatus*, els dos amb tal·lus fruticulós, i *T. sieberianus*, amb tal·lus lobulat o subfruticulós. Aquesta separació tan marcada segons la presència o absència d'antraquinones en el tal·lus, ens permet extreure hipòtesis sobre la importància dels metabolits secundaris en l'evolució del gènere *Teloschistes* s.l. Søchting & Frödén (2002) fan notar que malgrat que la producció d'antraquinones té un component ambiental, ja que es produeixen en el tal·lus només

en situacions ben il·luminades, en certes espècies aquests pigments són independents de l'ambient, i els tal·lus poden no presentar-ne tot i estar ben il·luminats. Algunes d'aquestes espècies despigmentades són *T. lacunosus*, *T. scorigenus* i *T. villosus*.

Segons Frödén & Lassen (2004) les espècies del gènere *Seirophora* no tenen ni cilis ni rizines, però sí pèls complexos multiseriats amb hifes compactades; les espores tenen un engruiximent equatorial estret (2-4 µm); les hifes del còrtex són gruixudes i tenen la paret engruixida; predominen els conidis bacil·lifomes o estretament el·lipsoïdals; tenen el quimiosíndrome A (Søchting & Frödén 2002); amb una distribució que se centra principalment en l'hemisferi nord. Pel que fa a les espècies del gènere *Teloschistes*, aquestes sí que presenten cilis i rizines, no tenen pèls o, si en tenen, són simples; l'engruiximent equatorial de les espores és ample (4-10 µm); les hifes del còrtex són primes, més laxes i amb la paret fina, no engruixida; els conidis poden ser bacil·lifomes, estretament el·lipsoïdals o fusiformes; s'observen diversos quimiosíndromes; amb una distribució que es concentra principalment en l'hemisferi sud. Amb els resultats obtinguts, no podem confirmar ni desmentir, per ara, aquesta separació basada en caràcters morfològics. El mostreig taxonòmic realitzat en el nostre treball no és prou representatiu i hi manca significació estadística que recolzi la posició en els llinatges 1 i 2 dels tàxons estudiats. Malgrat tot, és possible que, amb la incorporació de més caràcters i tàxons, es pugui arribar a resoldre les relacions d'aquests grups d'espècies morfològicament tan diferents. Caldria incorporar, evidentment, l'espècie tipus del gènere, *T. flavicans*, que segons la informació proporcionada per Frödén & Lassen (2004), es pot suposar que pertany al grup de *Teloschistes* del llinatge 1.

El gènere *Xanthoria*, concordant amb els resultats anteriors de Gaya *et al.* (2003) i Søchting & Lutzoni (2003), continua apareixent polifilètic. En la nostra topologia, les espècies de *Xanthoria* queden situades en el llinatge 1, i mostren una relació estreta amb els tàxons del subgènere *Gasparrinia* inclosos en aquest llinatge. Amb el nostre mostreig taxonòmic, més extens que el de Søchting & Lutzoni (2003), el que aquests autors denominen grup B, que agrupa diverses espècies de *Xanthoria* i *Caloplaca* de tal·lus crustaci més o menys ben desenvolupat, és difícil d'interpretar. Aquests autors caracteritzen morfològicament aquest llinatge B per la presència de conidis el·lipsoïdals i per tenir parietina com a antraquinona dominant, acompanyada de proporcions petites de fal·lacinol, telosquistina, àcid parietínic i emodina (taula 4 a Søchting & Lutzoni 2003; quimiosíndrome A, de Søchting 1997). Si equiparem aquest llinatge B amb el clade germà al de *Xanthomendoza fallax* (indicat a la figura 6.1) que apareix en la nostra topologia, aquesta homogeneïtat morfològica descrita per Søchting & Lutzoni (2003) perd consistència. Cal destacar també que *C. holocarpa*, inclosa per Søchting & Lutzoni (2003) en el llinatge B3, juntament amb tàxons del grup de *C. saxicola* s.str., pot ser que no es correspongui amb el nostre concepte de *C.*

holocarpa. De fet, aquests autors confirmen en el seu treball que l'exemplar que utilitzen podria ser realment *C. tenuatula* ssp. *inconnexa* sensu Clauzade & Roux (1985).

En les nostres anàlisis tampoc s'obté el llinatge B1 de Søchting & Lutzoni (2003). En el nostre cas, *X. elegans* se'ns mostra més pròxima a *X. sorediata*; i per contra, *X. parietina* s'aproxima a *X. calcicola* i *X. resendei*, tal i com passava a Gaya *et al.* (2003). L'entitat monofilètica constituïda per *X. parietina* i *X. calcicola* també coincideix amb els resultats obtinguts per Arup & Grube (1999). Recentment, en un estudi poblacional, Lindblom & Ekman (2005) han confirmat la separació d'aquests dos tàxons tan pròxims morfològicament, i també de *X. aureola* s.str. (no inclosa en el nostre estudi). Søchting & Lutzoni (2003) caracteritzen el clade que anomenen B1 per la presència de tal·lus foliacis, amb còrtex superior paraplectenquimàtic, que es fixen més o menys al substrat pel còrtex inferior o per hapteris (segons Kondratyuk & Poelt 1997). L'estudi anatòmic que hem realitzat en aquestes espècies de *Xanthoria* ens ha permès verificar que *X. elegans* i *X. sorediata* coincideixen a tenir un còrtex d'estructura més aviat proso-escleroplectenquimàtica, i no típicament paraplectenquimàtica. La relació entre aquests dos tàxons ja havia estat esmentada amb anterioritat (Kondratyuk & Poelt 1997), però el vincle s'havia establert a partir de la idea del què alguns autors han denominat espècie primària i secundària (Poelt 1963, 1970, 1972).

El llinatge B2 de Søchting & Lutzoni (2003) tampoc es troba en el nostre estudi. Malgrat que *C. verruculifera* i *X. candelaria* es presenten estretament relacionades, *C. scopularis* es troba, al contrari, allunyada d'aquest clade. Poelt & Petutschnig (1992a,b) classificaven *X. candelaria* en el grup de *X. fallax*, basant-se en la presència de soredis. Segons Søchting & Lutzoni (2003), la separació filogenètica de *X. candelaria*, fora del grup de *X. fallax*, pot venir explicada morfològicament pels conidis el·lipsoïdals i el fet de no tenir rizines a *X. candelaria*.

Amb l'escàs mostreig taxonòmic del gènere *Xanthoria* de què disposem, podem extreure poques conclusions sobre les relacions filogenètiques d'aquest grup d'espècies, excepte pel que fa a la confirmació de l'existència de diversos llinatges. Per aquest motiu, seran necessaris nous estudis, basats en un mostreig més ampli de les espècies d'aquest gènere polifilètic, per tal d'entendre les relacions de parentiu que tenen amb la resta de tàxons de les *Teloschistaceae*.

En aquest estudi, s'ha acceptat la combinació del grup de *Xanthoria fallax* en un gènere diferenciat: *Xanthomendoza*. Igual que en els treballs d'Arup & Grube (1999) i Gaya *et al.* (2003), *X. fallax* apareix en una posició basal en el llinatge 1; tot i que ja no es revela com a la primera divergència, ocupada ara per *C. texana* i el grup de *Teloschistes*. El grup de *X. fallax* (o de *X. ulophyllodes*) va ser establert per Poelt &

Petutschnig (1992a,b) i més tard recombinat com a gènere independent, *Xanthomendoza*, per Søchting *et al.* (2002). Es caracteritza per presentar rizines veritables, per l'estructura del còrtex lleugerament diferent a la del gènere *Xanthoria*, i per tenir conidis estrets, oblongs o bacil·lifomes (Lindblom 1997); a més, la majoria d'espècies presenten el quimiosíndrome A₃ de Søchting (1997). La persistència d'aquest grup en presentar, en els diferents estudis, un origen independent de la resta d'espècies de *Xanthoria*, confirma la seva delimitació anticipada pels caràcters morfològics.

El gènere *Letrouitia* va ser descrit per Hafellner & Bellemère (1981a) a partir de l'estructura i la dehiscència de l'asc (tipus *Letrouitia*, semblant al tipus *Teloschistes*), i per les característiques de la paret esporal, amb múltiples capes d'engruiximents interns, visibles almenys en les espores joves. Tradicionalment, aquest gènere ha estat l'únic inclòs en la família *Letrouitiaceae*, la qual ha estat considerada part de l'ordre *Teloschistales*. En les nostres anàlisis, el gènere *Letrouitia* roman inclòs filogenèticament en la família *Teloschistaceae*. Malgrat que la seva posició no ha quedat resolta significativament en el llinatge 2, a l'anàlisi MP3, *Letrouitia* apareix com un grup germà de *C. gloriæ*, mentre que a l'anàlisi MP2 queda estretament relacionat amb el grup de *Fulgensia* s.str. Aquests resultats no han pogut ser comparats amb dades prèvies, ja que l'únic treball anterior amb dades filogenètiques de la família *Letrouitiaceae* és el de Lutzoni *et al.* (2004) que inclou *Letrouitia dominguensis* en un arbre general que comprèn representants de tots els filums de fongs reconeguts tradicionalment. En el treball d'aquests autors, *L. dominguensis* comparteix un antecessor comú més recent amb *X. elegans*, encara que sense significació estadística. No obstant això, aquest clade estableix una relació germana ben recolzada amb un altre clade que inclou *Teloschistes exilis* i *Xanthomendoza fallax*. D'aquesta manera, l'entitat monofilètica recuperada també coincideix en mostrar el gènere *Letrouitia* com a part de les *Teloschistaceae*, en lloc d'establir una relació externa a aquesta família com seria esperable. Si les afiliacions obtingudes en la nostra topologia apareixen novament en futurs treballs, i es troben recolzades, caldrà reconsiderar la família *Letrouitiaceae* i la possible inclusió del gènere *Letrouitia* en les *Teloschistaceae*.

En un treball recent, Kondratyuk & Kärnefelt (2003) han descrit tres nous gèneres de *Teloschistaceae*: *Oxneria*, *Rusavskia* i *Xanthoanptychia*, els quals han estat segregats respectivament dels gèneres *Xanthomendoza*, *Xanthoria* i *Teloschistes*. *Oxneria* recull el grup de *Xanthomendoza ullophyllodes*, *Rusavskia* el suposat grup natural de *Xanthoria elegans*, i *Xanthoanptychia* el també suposat grup natural de *Teloschistes villosus*. Per altra banda, a Khodosovtsev *et al.* (2004) s'observa que la distinció entre aquests nous gèneres i els acceptats tradicionalment es basa principalment en l'hàbit del tal·lus, la forma dels conidis, la presència de

rizines i l'estructura del còrtex superior i inferior. En la nostra filogènia, el gènere *Oxneria* és representat per una sola espècie, *Xanthomendoza fallax*, el gènere *Rusavskia* per *Xanthoria elegans*, *X. resendei* i *X. sorediata*; i el gènere *Xanthoanptychia* per *Teloschistes contortuplicatus*, *T. lacunosus* i *T. villosus* (vegeu fig. 6.1). Amb les relacions filogenètiques encara pendents de resolució que mostrem en aquest treball i el coneixement morfològic que tenim d'aquests tàxons, considerem que per ara no hi ha cap necessitat d'acceptar els nous gèneres proposats. Al contrari, creiem que la descripció de nous gèneres faria encara més complicada la comprensió de les relacions entre els tàxons de la família *Teloschistaceae*.

Pel que fa al gènere *Oxneria*, considerem que acceptar aquest gènere únicament basat en la presència de rizines i en el tipus d'estructura del còrtex és precipitat. Cal tenir en compte que l'estructura del còrtex és un caràcter ja de per si força variable, i ens sembla molt arriscat emprar-lo per a discriminar entitats supraespecífiques. Un exemple d'aquest fet és que Kondratyuk & Kärnefelt (2003) transfereixen *Xanthomendoza incavata* a *Oxneria*, una espècie que segons Sørching *et al.* (2002) té una estructura del còrtex, tant del superior com de l'inferior, molt similars a *X. mendozae*, l'única espècie que quedaria dins del gènere *Xanthomendoza*, després de la segregació d'*Oxneria*. A més, si tenim en compte la filogènia presentada per Sørching *et al.* (2002), el gènere *Oxneria* seria parafilètic.

Els gèneres *Rusavskia* i *Xanthoanptychia* es diferenciarien també per l'estructura del còrtex i per tenir o no un còrtex inferior. Respecte a *Rusavskia*, les espècies que inclou tenen diferents orígens tant en la nostra topologia, com en la de Gaya *et al.* (2003); de la mateixa manera que els tenen les espècies de *Xanthoria*. *Xanthoanptychia* també és un gènere polifilètic i, a més, els tàxons considerats a *Xanthoanptychia* coincideixen amb alguns dels transferits al gènere *Seiropora* per Frödén & Lassen (2004). En espera de la publicació de l'estudi morfològic i filogenètic que està realitzant P. Frödén sobre els gèneres *Seiropora* i *Teloschistes* (comunicació personal), considerem que és més oportú mantenir les categories taxonòmiques tradicionals.

Kondratyuk & Zelenko (2002) també combinen *Caloplaca schistidii* a *Xanthoria schistidii*. En el nostre estudi del grup de *C. saxicola* s.str. (capítols 4 i 5) hem demostrat que aquesta espècie està estretament relacionada amb aquest grup de *Caloplaca* i, per tant, és obvi que no considerem encertada la transferència de *C. schistidii* al gènere *Xanthoria*.

6.4.2. EVOLUCIÓ EN LES *TELOSCHISTACEAE*

En la filogènia de les *Teloschistaceae* que hem obtingut en aquest estudi, s'observen un conjunt de línies evolutives que poden estar relacionades amb diferents tipus de tal·lus, amb l'estructura anatòmica, la forma de les espores, i també amb la presència i la concentració de productes del metabolisme secundari. En alguns casos, aquestes línies poden coincidir més o menys bé amb determinats grups taxonòmics descrits prèviament, com per exemple el grup de *Fulgensia* s.str. i el grup de *C. aurantia*. Però en d'altres casos, l'agrupació de tàxons amb trets molt diversos, o la convergència de caràcters morfològics en diferents línies, contradiu la delimitació artificial de determinats grups, com en l'exemple del subgènere *Gasparrinia*.

Segons Kärnefelt (1991) les famílies *Teloschistaceae* i *Letrouitiaceae* han estat considerades com a un bon exemple de grup natural si tenim en compte certs caràcters morfològics; com ara l'estructura de l'asc, dels ascomes i els conidiomes, juntament amb la presència de certes substàncies químiques en la majoria de les espècies. Com ja hem esmentat, les dues famílies se separen per l'estructura apical dels asc, i el tipus de descàrrega i septació de les espores. Segons aquest autor, ambdues famílies han de tenir una història filogenètica molt antiga. La família *Letrouitiaceae* es troba confinada a regions subtropicals i tropicals, mentre que les *Teloschistaceae* tenen una distribució molt àmplia. Encara que aquestes famílies corresponen a un grup considerat natural, sempre ha existit la impressió general que, en el cas dels gèneres i de les espècies, la delimitació és molt més difícil, i que en molts casos estan constituïts per grups no naturals o polifilètics.

Kärnefelt (1989, 1991), basant-se en caràcters morfològics, suggereix diverses hipòtesis sobre els processos evolutius de les *Teloschistaceae*. Kärnefelt (1991) afirma que l'existència d'espècies i d'agregats d'espècies mal definits en la família *Teloschistaceae* pot ser que no sigui deguda a no haver observat els caràcters correctes, sinó a la presència d'una taxa evolutiva lenta dins del grup. En les *Teloschistaceae* es poden estar produint un nombre de canvis estructurals i químics que finalment, en el transcurs del temps, podran donar lloc a espècies i gèneres suficientment aïllats per a ser reconeguts discretament.

Amb les dades actuals és evident que moltes de les unitats taxonòmiques tradicionalment reconegudes dins les *Teloschistaceae* no es troben corroborades filogenèticament. Tanmateix, considerem que encara és aviat per extreure conclusions sobre els processos evolutius que s'han donat en aquest grup de líquens.

Per altra banda, Poelt & Pelteter (1984) afirmaven que les espècies fruticulososes incloses en el gènere *Caloplaca*, i englobades en la secció *Thamnoma*, no formaven

un grup natural. Aquests autors consideraven que eren derivades de diferents grups d'espècies de la secció *Gasparrinia* de forma independent en diferents parts del món, presumiblement d'espècies amb el còrtex i la medul·la escleroplectenquimàtics. En el nostre treball no hem estudiat la posició filogenètica de cap espècie fruticulosa de *Caloplaca* en no disposar de material prou recent. Malgrat tot, si hem pogut observar un cert patró d'evolució en el desenvolupament del tal·lus, concretament en el llinatge 1. En aquest llinatge, la posició més basal es troba ocupada per tàxons amb tal·lus principalment fruticulosos o subfruticulosos (grup de *Teloschistes*). En la següent divergència, el gènere *Xanthomendoza* presenta tal·lus foliacis més o menys desenganxats del substrat. Els següents llinatges donen lloc a grups d'espècies amb tal·lus crustacis molt reduïts (p.e. *C. ferrarii*, *C. ochracea*) i a clades amb espècies de tal·lus foliacis i també crustacis més o menys lobulats (p.e. grup de *C. saxicola* s.str., *Xanthoria*). Aquesta seqüència des de tal·lus fruticulosos en posicions basals, fins a tal·lus crustacis i foliacis en els llinatges més derivats, contradiu les hipòtesis de Poelt & Pelleter (1984) sobre l'origen de les espècies fruticulosos. Caldria, però, incloure en una nova anàlisi els tàxons fruticulosos del gènere *Caloplaca* per tal de corroborar aquestes observacions. Søchting & Lutzoni (2003) també afirmaven que la presència d'espècies foliacies a la base del seu llinatge B suggeria que almenys algunes espècies placodioides dins de la família deriven d'un antecessor foliaci. Aquest resultat es veuen confirmats, en part, per la nostra filogènia. Pel que fa a la presència de tal·lus poc desenvolupats en posicions derivades dins del llinatge 1, pot venir explicada per una reducció secundària del tal·lus. En el llinatge 2, en canvi, la situació és més complexa, i la presència entre els llinatges derivats de tàxons amb tal·lus diversos, tant crustacis com foliacis o fruticulosos, no aporta proves a favor de la hipòtesi de l'origen antic a partir de formes fruticulosos.

6.4.3. CONCLUSIONS TAXONÒMIQUES

Ara, en el nostre estudi, amb un mostreig taxonòmic més extens que els d'Arup & Grube (1999) i Gaya *et al.* (2003), podem veure que el llinatge 2 continua presentant-se extremadament heterogeni. En aquest llinatge hi ha l'espècie tipus de *Caloplaca* (*C. cerina*), l'espècie tipus de *Fulgensia* (*F. fulgens*), amb el grup de *Fulgensia* s.str., i també, l'espècie tipus del gènere *Letrouitia* (*L. dominguensis*). A més, se'ns revela l'existència de diferents grups d'espècies de *Caloplaca*, i d'un grup de tàxons del gènere *Teloschistes* sense antraquinones en el tal·lus o només parcialment pigmentats (cas de *T. contortuplicatus*). A l'incloure més tàxons en el nostre mostreig, tant de gèneres com d'espècies, ha augmentat la diversitat morfològica del llinatge 2, el que fa encara més complicat el poder establir-ne el rang

taxonòmic. També hi ha la manca de resolució en la reconstrucció dels internodes més basals que dificulta el poder prendre decisions taxonòmiques. Per aquests motius, hem optat per no realitzar modificacions nomenclaturals i esperar que en futurs estudis s'aportin més dades que ajudin a establir una classificació filogenètica més coherent.

En alguns treballs, com ara Gaya *et al.* (2003) i Søchting & Lutzoni (2003), s'ha suggerit que les espècies incloses en el llinatge 1 podrien ser transferides al gènere *Xanthoria*. Ja que es troba constituït principalment per espècies foliàcies o placodioides, de color taronja-groguenc, i està centrat al voltant de *Caloplaca* subgènere *Gasparrinia*. El llinatge 1 ha estat considerat com un grup prou homogeni, especialment si se'l compara amb el llinatge 2; per això, en aquest context, el rang genèric s'ha interpretat com al més apropiat per a aquest llinatge. Com que el tipus del gènere *Xanthoria*, *X. parietina*, formava part d'aquest llinatge, el nom de *Xanthoria* podia ser emprat per al grup. Søchting & Lutzoni (2003) consideraven que aquesta opció era la més adient, i no pas la d'acceptar o descriure un o dos gèneres nous per acomodar els llinatges B2 i B3 del seu treball. També proposaven que el grup de *X. fallax* fos inclòs en el redifinit gènere *Xanthoria*, en el què es podrien establir múltiples subgèneres per acomodar els diferents llinatges monofilètics, entre ells, el de *X. fallax*. Tot i així, a causa de la divergència genètica entre els llinatges A i B, també argumentaven que el grup de *X. fallax* podia ser reconegut com a un gènere independent, o bé, ser transferit a *Xanthomendoza* (Søchting *et al.* 2002).

Amb les nostres dades actuals, el llinatge 1 resulta més heterogeni del que prèviament s'havia suposat. Per exemple, ara inclou també les espècies de *Teloschistes* amb antraquinones en el tal·lus. L'espècie tipus d'aquest gènere no ha estat inclosa en el nostre estudi filogenètic pel que no en coneixem la posició. Una possible solució davant les dades actuals seria seguir considerant tot el llinatge 1 com a part integrant del redefinit gènere *Xanthoria*, seguint la proposta de Søchting & Lutzoni (2003), però creiem que també es podrien mantenir els gèneres *Teloschistes* i *Xanthomendoza*, i redefinir *Xanthoria* a partir de la resta de tàxons d'aquest llinatge. Tanmateix, aquesta solució suposaria la necessitat d'acomodar a *Xanthoria* espècies amb morfologia molt diferent, com per exemple les espècies dels subgèneres *Gyalolechia* i *Xanthocarpia*, tot i que aquests grups podrien ser separats en subgèneres. Una altra opció seria la de reconèixer *Xanthoria* a partir del clade 3, i establir gèneres independents per a la resta de clades exclosos. Aquesta opció suposaria un problema per a les espècies de posició incerta, com *C. anularis*. Així mateix, cal tenir en compte que el gènere *Teloschistes* ha resultat també polifilètic i que si considerem aquest com a part del llinatge 1, suposant que l'espècie tipus en formi part, seria necessari donar un nom genèric diferent als *Teloschistes* inclosos en el llinatge 2. La proposta de *Seiropora* de Frödén & Lassen (2004) seria vàlida si es pogués demostrar la monofília d'aquestes espècies, que per ara no ha estat

confirmada. Per altra banda, els *Teloschistes* del llinatge 1 sembla que estan estretament relacionats amb *Caloplaca texana*, de manera que si s'arriba a demostrar que aquesta relació és prou robusta, caldria plantejar-se la transferència d'aquesta espècie a *Teloschistes*. Tot plegat, no deixen de ser conjectures, ja que la manca de resolució a la base de la nostra topologia ens impedeix extreure conclusions definitives.

6.4.4. COMPARACIÓ DELS CRITERIS D'OPTIMITZACIÓ: MÀXIMA PARSIMÒNIA AMB CARÀCTERS RECODIFICATS INAASE I ARC RESPECTE ELS MÈTODES BAYESIANS I DE MÀXIMA PARSIMÒNIA CONSIDERANT NOMÉS REGIONS ALINEADES NO AMBIGUAMENT.

En aquest estudi, la inclusió de senyal filogenètic a partir de les regions alineades ambigüament a màxima parsimònia (caràcters recodificats INAASE i ARC) ha resultat ser avantatjós en la reconstrucció de la filogènia. Aquest fet ha quedat demostrat per un augment en la resolució i en el nombre d'internodes recolzats a MP2 i MP3, si ho comparem amb l'anàlisi de parsimònia MP1 i a la inferència bayesiana restringides a regions alineades no ambigüament (taula 6.1). El fet d'afegir només els 7 caràcters INAASE a MP2 ha estat suficient perquè el nombre total d'internodes ben recolzats (BP μ 70%) fos més gran que el nombre total d'internodes amb BP μ 70% a MP1 i PP μ 95% a l'anàlisi bayesiana. A l'hora de resoldre la filogènia, el mètode bayesià, considerat com a més eficient que d'altres mètodes filogenètics, no ha tingut, doncs, un poder més gran que el de màxima parsimònia. Ha resultat més conservador, i li haurien calgut més caràcters per a convergir en un nombre d'internodes recolzats similar al de MP2 o MP3. Els nostres resultats coincideixen amb els de Reeb *et al.* (2004) per a les seves anàlisis amb LSU i SSU, on la inferència bayesiana tampoc mostra un poder de resolució més gran. Aquests autors consideren que SSU i LSU evolucionen lentament, i sense el senyal filogenètic de les regions alineades ambigüament, no hi ha suficient variació per a resoldre les relacions amb una confiança filogenètica gran; fins i tot, per a la inferència bayesiana. No obstant això, com més dades tenen a l'abast, les anàlisis bayesianes, emprant diferents models d'evolució, els resulten més eficients.

La idoneïtat de les aproximacions paramètriques i no paramètriques en la inferència filogenètica han estat àmpliament discutides per Farris *et al.* (1996), Huelsenbeck (1995), Kuhner & Felsenstein (1994), Lewis (1998), Swofford *et al.* (1996), i Swofford *et al.* (2001), entre d'altres. Actualment, la majoria d'estudis evaluen la fiabilitat dels internodes en les reconstruccions filogenètiques amb proporcions de *bootstrap* no paramètric (Felsenstein 1985) i amb probabilitats posteriors bayesianes

(Huelsenbeck & Ronquist 2001, Larget & Simon 1999, Li 1996, Mau 1996, Rannala & Yang 1996). No obstant això, encara no és prou clar de quina manera els valors de les probabilitats posteriors es relacionen amb els valors de bootstrap, i quina d'aquestes dues mesures estima amb més precisió la confiança filogenètica. Alguns autors suggereixen que ambdues mesures són equivalents (Efron *et al.* 1996, Huelsenbeck *et al.* 2001, Larget & Simon 1999), mentre que d'altres, a partir de dades simulades i empíriques, troben discrepàncies o manca de correlació (Alfaro *et al.* 2003, Buckley *et al.* 2002, Douady *et al.* 2003a, b, Erixon *et al.* 2003, Leaché & Reeder 2002, Simmons *et al.* 2004, Suzuki *et al.* 2002, Whittingham *et al.* 2002, Wilcox *et al.* 2002). La interpretació d'aquestes diferències varia segons els autors. En articles recents podem veure que es presenten més avantatges que desavantatges en la inferència bayesiana, sobretot quan es refereixen a l'augment de la sensibilitat al senyal filogenètic (Alfaro *et al.* 2003, Leache & Reeder 2002, Rannala & Yang 1996, Reeder 2003, Whittingham *et al.* 2002, Westneat & Alfaro 2005, Wilcox *et al.* 2002); mentre que en altres són més partidaris dels valors de *bootstrap* o *jackknife* (Cummings *et al.* 2003, Simmons *et al.* 2004, Suzuki *et al.* 2002). En dos d'aquests treballs, Suzuki *et al.* (2002) i Cummings *et al.* (2003) arriben a la conclusió que els valors de recolzament bayesians són menys precisos i excessivament alts comparats amb els de *bootstrap*; mentre que Alfaro *et al.* (2003) i Wilcox *et al.* (2002) afirmen el contrari. Per altra banda, Douady *et al.* (2003a) consideren que els valors de *bootstrap* són un límit inferior fiable, i els bayesians un límit superior adequat.

En el cas d'Alfaro *et al.* (2003), aquests autors suggereixen que les probabilitats posteriors requereixen menys caràcters per tal de proporcionar valors de recolzament alts per a internodes correctes que no pas els *bootstraps* de màxima parsimònia. Això indicaria que els mètodes bayesians són, per tant, més sensibles al senyal filogenètic que no pas els de màxima parsimònia. Però també és cert que la inferència bayesiana sembla ser més sensible als errors en l'especificació dels models que d'altres mètodes (Buckley 2002, Buckley *et al.* 2002, Huelsenbeck *et al.* 2002, Waddell *et al.* 2001), cosa que porta a un excés de confiança en les topologies i el recolzament d'internodes. Aquest problema s'aguditza quan es treballa amb grans nombres de tàxons, ja que els models evolutius esdevenen més complexos i més difícils d'implementar (Buckley 2002, Buckley *et al.* 2002, Huelsenbeck *et al.* 2002). La principal preocupació en evaluar el recolzament és la tendència dels mètodes bayesians a donar valors de recolzament alts a més internodes incorrectes que no pas els mètodes de *bootstrap*, especialment quan es troben involucrats internodes curts (Alfaro *et al.* 2003, Douady *et al.* 2003a, Erixon *et al.* 2003, Suzuki *et al.* 2002). De fet, diversos estudis han posat de manifest que les discrepàncies més grans entre els valors de *bootstrap* i d'inferència bayesiana tenen lloc en branques internes molt curtes (Alfaro *et al.* 2003, Kauff & Lutzoni 2002), i que les probabilitats posteriors són més variables en internodes curts que no pas en branques internes llargues. Aquest fet

suggereix que la precisió de les probabilitats posteriors pot dependre de les dades (Alfaro *et al.* 2003). El fet que les inferències bayesianes siguin més propenses a aquest tipus d'error pot ser la font de conflictes topològics, com observaven Buckley *et al.* (2002) i Douady *et al.* (2003b). Aquestes observacions indiquen que la utilització de probabilitats posteriors com a única mesura de recolzament pot ser enganyosa. Lewis & Holder (2003) atribueixen l'elevada presència d'aquest tipus d'error en la inferència bayesiana al fet que el programa MrBayes no permet longituds de branques igual a zero. Com a resultat d'això, la topologia es resol, fins i tot, en absència de cap dada per recolzar certs internodes. Una manera de disminuir aquest tipus d'error seria la de permetre politomies en arbres mostrejats amb MCMC bayesià (Lewis & Holder 2003). Recentment, Lewis *et al.* (2005) han proposat una solució que implica un algoritme Markov chain Monte Carlo (MCMC) *reversible-jump*, que permet explorar tot l'espai d'arbres, incloent les topologies no resoltes amb una o més politomies. Una altra opció, proposada per Douady *et al.* (2003a), és la de realitzar anàlisis bayesianes en grups de dades en les que prèviament s'ha calculat un *bootstrap*.

La problemàtica inherent a la inferència bayesiana no hauria de ser interpretada com a una indicació de que el *bootstrap* no paramètric té menys probabilitat de proporcionar un alt recolzament a relacions errònies. Alfaro *et al.* (2003) també afirmen que el *bootstrap* no paramètric en parsimònia és sovint més susceptible d'assignar valors de recolzament més alts a internodes incorrectes, i atribueixen aquest fet al fenomen de *long branch attraction*, més freqüent en parsimònia. Ambdós mètodes mostren limitacions i avantatges, i les condicions que afavoreixen la màxima parsimònia o la inferència bayesiana encara no es coneixen amb seqüències empíriques. Tanmateix, Nylander *et al.* (2004) afirmen que les comparacions entre anàlisis paramètriques i de parsimònia de les mateixes dades morfològiques indiquen que els dos mètodes tendeixen a donar els mateixos resultats filogenètics, suggerint que les diferències entre les dues tècniques no deuen ser a la pràctica tan grans.

En el treball de Gaya *et al.* (2003) suggeríem que grups grans de dades d'ITS dins les *Teloschistaceae* es beneficiarien de mètodes com INAASE, els quals estan dissenyats per obtenir senyal filogenètic a partir de regions alineades ambigüament. En les anàlisis aquí realitzades, hem tornat a demostrar que la utilització de B/MCMCMC, que sembla ser més potent estadísticament per provar el nivell d'incertesa filogenètica (Alfaro *et al.* 2003; Kauff & Lutzoni 2002), no és superior al fet d'emprar el *bootstrap* de parsimònia amb caràcters INAASE, i ara també amb caràcters ARC. Això és probable que sigui cert per alineaments amb un alt percentatge de posicions que es troben alineades ambigüament. A Gaya *et al.* (2003) apuntàvem la possibilitat que l'ITS sol pogués arribar a proporcionar suficient informació filogenètica per a resoldre completament les relacions dins de les *Teloschistaceae*, i arribés a generar valors de recolzament alts per a la majoria d'internodes. Aquesta possibilitat

vindria donada si un nou mètode pogués capturar el senyal filogenètic de totes les regions alineades ambigüament, fins i tot, d'aquelles amb més de 32 estats de caràcter, més de 100 bp de llargada, o amb una variació important en la llargada entre seqüències de la mateixa regió ambigua. En aquest estudi, a l'incorporar els caràcters ARC, hem pogut recuperar totes aquestes regions ambigües que no podíem considerar amb INAASE, per tal de capturar el màxim possible de senyal filogenètic. Miadlikowska *et al.* (2003) esmenten que la variació entre les seves seqüències ITS1-HR (recodificades amb el mètode ARC) contribueix en gran mesura a la delimitació i identificació d'espècies, i afirmen que pot ser un recurs útil per a estudis poblacionals. Nosaltres hem comprovat que aquests caràcters també poden ser útils en filogènies a escala més gran, com en el cas de les *Teloschistaceae*. Només quan hem afegit els caràcters INAASE i ARC hem aconseguit el nivell de resolució i recolzament de la família que aquí mostrem (fig. 6.1). Per exemple, el grup de *C. saxicola* s.str., el de *C. aurantia* o el de *Fulgensia* s.str., han quedat significativament circumscrits només a MP3. Malgrat tot, amb l'ampli mostreig taxonòmic, la inclusió d'aquests caràcters no ha estat suficient per a aconseguir una resolució completa de les relacions, és més, s'ha vist que en els internodes més interns de la nostra topologia es perdia el recolzament significatiu recuperat en altres anàlisis filogenètiques més restringides. Això probablement indica que ens hem excedit en l'addició de tàxons en relació amb el nombre de caràcters de què disposàvem únicament amb ITS, incloent els caràcters INAASE i ARC. Malgrat tot, no podem admetre que l'ITS sigui usat exclusivament en estudis de nivells taxonòmics baixos. Fins a un cert punt ens ha permès resoldre la filogènia de la família, i a partir d'ara caldrà afegir nous caràcters que recuperin la significació perduda en les relacions més basals.

Amb aproximacions a petita escala, com la centrada en el grup de *C. saxicola* (capítol 5), i a més gran escala, com la família *Teloschistaceae*, creiem que, progressivament, es podrà arribar a una classificació més estable i coherent de les *Teloschistales*.

Fig. 6.1 Relacions filogenètiques en les *Teloschistaceae* (*Caloplaca*, *Fulgensia*, *Teloschistes* i *Xanthoria*) i posició de les *Letroitiaceae*, a partir d'un grup de dades d'ITS nrDNA per a 79 espècies de *Teloschistaceae* i dues de *Letroitiaceae*; i prenent com a grup extern a quatre espècies de la família *Parmeliaceae* (*Letharia columbiana*, *L. vulpina*, *Protoparmelia badia* i *Usnea arizonica*) i a una de les *Psoraceae* (*Protoblastenia rupestris*) — Arbre de *strict consensus* de 4 arbres igualment parsimoniosos, generats per l'anàlisi de màxima parsimònia MP3 (2840,62 passos, IC = 0,375, IR = 0,647) en acomodar el senyal de les regions alineades ambigüament (14 caràcters INAASE i ARC). Les proporcions de *bootstrap* (BP) μ 50% de l'anàlisi MP3 es mostren sobre els internodes, davant de la barra de separació. Les proporcions de *bootstrap* (BP) μ 50% de l'anàlisi MP2 apareixen també sobre els internodes, darrera de la barra. Les proporcions de *bootstrap* (BP) μ 50% de l'anàlisi MP1 es mostren sota els internodes, davant de la barra, i les probabilitats posteriors (PP) μ 50% apareixen a sota dels internodes, darrera de la barra. Els internodes per als quals el *bootstrap* de l'anàlisi MP3 resulta (BP) μ 70% es destaquen amb línies més gruixudes. Els valors de les probabilitats posteriors (PP) μ 95% es marquen amb negreta. Els requadres grisos delimiten el gènere o grups d'espècies prèviament descrits que s'han obtingut amb significació estadística en aquest estudi. Els requadres puntejats delimiten els dos grups de *Teloschistes* que apareixen en els dos llinatges. L'asterisc darrera de certs noms assenyala aquells tàxons pertanyents al gènere *Caloplaca* amb preferències litorals. Els dos asteriscs ressalten espècies lobulades del gènere *Caloplaca* que no havien estat prèviament incloses en el subgènere *Gasparrinia*. Les lletres majúscules (A-G) es refereixen als diferents subgèneres i grups d'espècies de *Caloplaca* considerats per Clauzade & Roux (1985), excepció feta del subgènere *Gasparrinia*. Els diferents grups d'espècies inclosos en aquest subgènere s'han indicat amb números romans (I-IV). Els noms seguits d'un interrogant es refereixen als gèneres recentment proposats per Kondratyuk & Kärnefelt (2003) inclosos en el nostre estudi. El noms envoltats per una línia discontinua destaquen la proposta de Frödén & Lassen (2004) per al gènere *Teloschistes*. Els llinatges A, B i C de Søchting & Lutzoni (2003) i els llinatges 1 i 2 de Gaya et al. (2003) [en cursiva] s'han indicat de forma tentativa. Els llinatges 1 i 2 que han quedat delimitats a partir del present estudi es ressalten en negreta.

Gènere *Caloplaca*

Caloplaca subgènere *Caloplaca*:

A - grup de *C. citrina*

B - grup de *C. ferruginea*

C - grup de *C. cerina*

D - *Caloplaca* subgènere *Pyrenodesmia*

E - *Caloplaca* subgènere *Leproplaca*

F - *Caloplaca* subgènere *Xanthocarpia*

G - *Caloplaca* subgènere *Gyalolechia*

Caloplaca subgènere *Gasparrinia*:

I - grup de *C. aurantia*

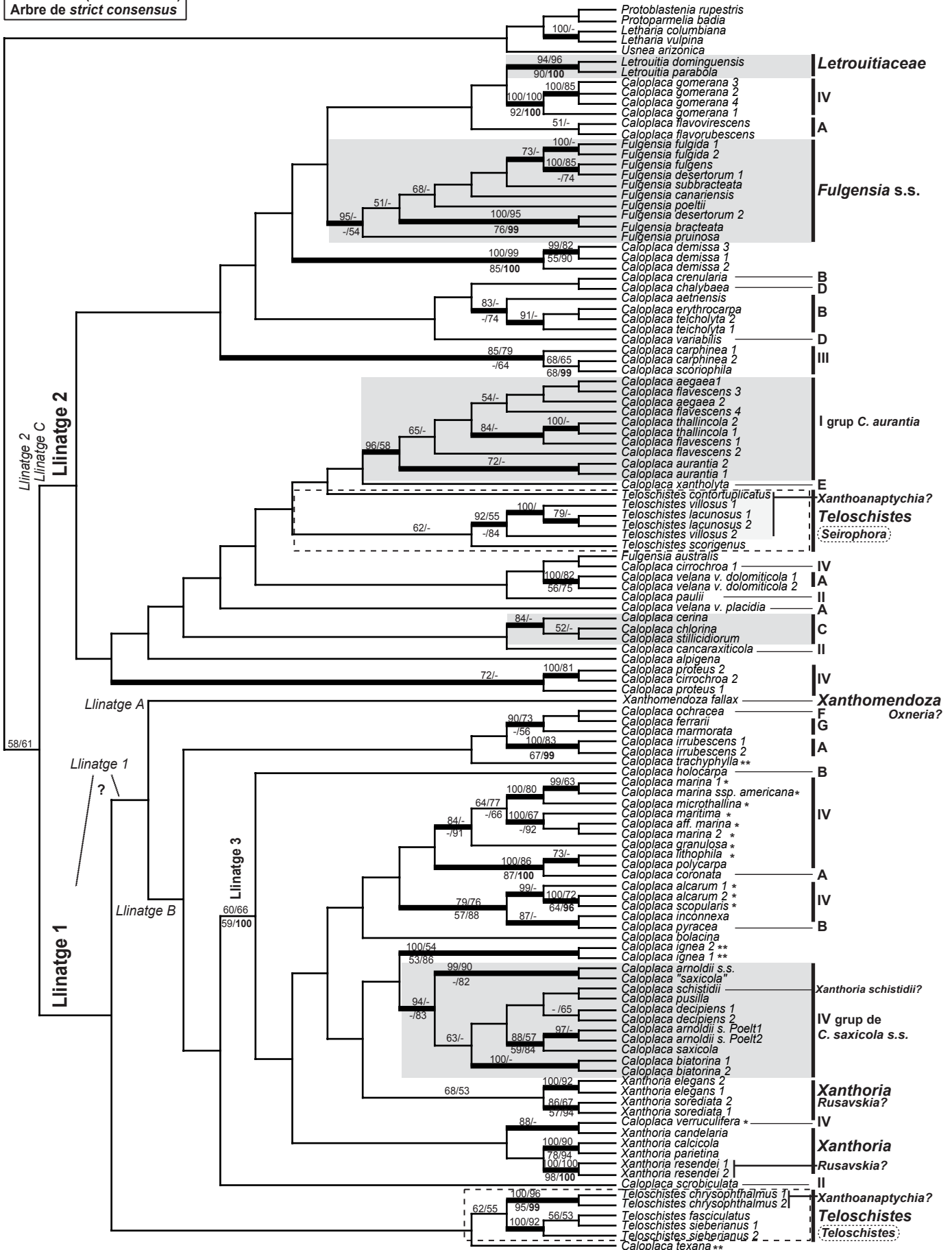
II - grup de *C. aurea*

III - grup de *C. carphinea*

IV - grup de *C. saxicola* s.l.

ITS nrDNA
121 OTUs
Anàlisi MP3 (=MP+INA+arc)
Arbre de strict consensus

Figura 6.1



Taula 6.1. Informació d'herbari dels exemplars i número d'accés al Genbank quan aquest es disposa per les 121 seqüències d'ITS nrDNA incloses en aquest estudi. Les seqüències obtingudes directament del Genbank s'indiquen amb un asterisc (*) precedint el nom del tàxon; la resta són seqüències que han estat generades per a aquest estudi.

Tàxon	Voucher	Número d'accés al Genbank
<i>C. aegaea</i> Sipman 1	ESPANYA: Andalusia: Almeria, 08.2000, leg. U. Søchting "9655" (BCC-lich. 13796)	AY233218
<i>C. aegaea</i> 2	ESPANYA: Catalunya: prov. Girona, Cap de Creus, Llançà, Cau del Llop, paret orientació N, inclinació 10°-30°, 3-5 msm, 11.01.2001, leg. E. Gaya 248 i X. Llimona (BCC-lich.)	
<i>C. aetnensis</i> B. de Lesd.	ESPANYA: Catalunya: prov. de Girona, Alt Empordà, Castell de Quermançó (Vilajuïga), Parc del Cap de Creus, orient. S, incl. 80°, granit meteoritzat, 23.01.2001, leg. X. Llimona (BCC-lich.)	
<i>C. alcarum</i> Poelt 1	GROENLÀNDIA : SWn, Disko: Godhavn, Qeqertarsuaq, 69° 15' N, 53° 32' W, 29.07.1996, leg. & det. Eric Steen Hansen 228 (C 11185)	
<i>C. alcarum</i> 2	ISLÀNDIA: Náttúrufræðistofnun Íslands, Akureyri: 2844 V.-Bard, Hrísnes, fjörúklettar undir fuglatoppi, 5.07.1994, leg. Hördur Kristinsson 9556 (C)	
* <i>C. alpigena</i> Poelt ined.[= <i>C. macrocarpa</i> (Anzi) Zahlbr.]	U. Arup and M. Grube, U355	AF353956
<i>C. arnoldii</i> s.s. (Wedd.) Zahlbr.	FRANÇA: Vaucluse, Apt (Rocsalère), prope "Rocher des Druides" ad calcarias rupes arenaceas, 4.03.1955, leg. G. Clauzade (MARSSJ, herb. G. Clauzade, holotypus)	
<i>C. arnoldii</i> sensu Poelt 1	ÀUSTRIA: Steiermark: Nördliche Kalkalpen, Hochschwab-Gruppe: Griesmauer E oberhalb von Eisenerz, Schrofen kurz NE ober dem Hirschebgsattel, ca. 1800 m, 47°32'25"N/ 14°58'25"E, MTB 8455/4; mesozoische Kalke auf SW-exponierten Steiflächen, 17.08.1998, leg. J. Hafellner (GZU)	
* <i>C. arnoldii</i> sensu Poelt 2	ÀUSTRIA, U. Arup (Herb. Arup, L97312), U. Arup and M. Grube	AF353952
<i>C. aurantia</i> (Pers.) Heilb. 1	ESPANYA: Catalunya: prov. Lleida, Segarra, Torà, llomes del costat dret de la carretera a Solsona, Km 13, enfront de l'ermita de Sant Miquel de Fontanet, 41° 49' 20" N, 1° 25' 10" E, 31TCG6831, 450-550 m, blocs de gres carbonatat, sotabosc de <i>Quercus faginea</i> , 23.02.1999, leg. P. Navarro-Rosinés i X. Llimona (BCC-lich. 13326)	<i>C. aurantia</i> 2

<i>C. aurantia</i> 2	ESPANYA: Catalunya: prov. Tarragona, Conca de Barberà, Vimbodí, sota el pic de l'Àliga, prop de Roca de les Abelles, 31TCF3980, 900-1000 m, balmes de roca carbonatada, 18.01.2001, leg. E. Gaya 230 i X. Limona (BCC-lich. 13681)	AY233219
* <i>C. biatorina</i> (A. Massal.) J. Steiner 1	U. Arup and M. Grube	
<i>C. biatorina</i> 2	ESPANYA: Catalunya: prov. Girona, Ripollès, Queralbs, Vall de Núria, entre el Torrent de Noucreus i la Coma de les Mulleres, 31TDG3195-3295, 2200-2400 m, superfícies descalcificades de blocs de calcoesquists, 2.09.2000, leg. P. Navarro-Rosinés i E. Gaya 195 (BCC-lich. 13685)	
<i>C. bolacina</i> (Tuck.) Herre	MÈXIC: Baja California sur: Sta Rosalia – Gerrero Negro, Desierto de Vizcaino, Llano El Angel, N of San Ignacio, 3,5 km from highway 1 alongroad to Punta Abreojos, 27°15'N, 113°11'W, Altitud: 60-260 m, volcanic rocks, 21.02.1993, leg. P. Navarro-Rosinés (BCC-lich. 13532)	
<i>C. cancaraxiticola</i> Nav.-Ros., Egea & Limona	ESPANYA: Castilla-La Mancha: prov. Albacete, between Agramón and Cáncarix (Sierra de las Cabras), 30SXH2353, 671 m alt., on cancarixite, 03.1981, leg. X. Limona & J.M. Egea (MUB, holotipus)	
<i>C. carphinea</i> (Fr.) Jatta 1	ESPANYA: Castilla y León: prov. Zamora, HS, Perilla de Castro 30TTM6621, 780 m, sobre cuarcita, 24.04.98, leg. & det. A. Terrón (LEB 4552)	
<i>C. carphinea</i> 2	ESPANYA: Catalunya: prov. de Girona, Alt Empordà, Roses, prop del Puig del Gall, sobre el Mas de la Torre del Sastre, carretera de Jóncois, 31TEG1777, 200-300 m alt., blocs de quars, 11.01.2001, leg. E. Gaya 201, X. Limona & M. De Caceres (BCC-lich. 13714)	
* <i>C. cerina</i> (Ehrh. ex. Hedw.) Th. Fr.	U. Arup and M. Grube	AF353958
<i>C. chalybaea</i> [<i>C. variabilis</i> f. <i>chalybaea</i> (Fr.) Clauzade & Cl. Roux]	ESPANYA: Catalunya: prov. Tarragona, Terra Alta, L'Horta de Sant Joan, Riu de l'Estret (Serra dels Ports), 31TBF7327-BF7427, roca carbonatada, orient. SW, incl. 45-90°, 500-600 m alt., 9.02.1991, leg. N.L. Hladun & P. Navarro-Rosinés (BCC-lich. 10054)	AY233224
* <i>C. chlorina</i> (Flot.) Sandst.	U. Arup and M. Grube	AF353959
<i>C. cirrochroa</i> (Ach.) Th. Fr. 1	ESPANYA: Castilla y León: prov. de León, León, Hoces del Vegacervera, río Torío, 1060 n, parets verticals de roca carbonatada, orient. N, 3.11.2000, leg. E. Gaya 210 (BCC-lich. 13712)	
<i>C. cirrochroa</i> 2	ESPANYA: Catalunya: prov. Tarragona, Conca de Barberà, Vimbodí, sota el pic de l'Àliga, 31TCF3980, 900-1000 m, balmes de roca carbonatada, 7.04.2000, leg. P. Navarro-Rosinés, E. Gaya 209 i N. Hladun (BCC-lich. 13711)	
<i>C. coronata</i> (Kremp. ex Körb.) J. Steiner	ESPANYA: Catalunya: prov. Lleida, Segarra, Torà, blocs calcaris assolats, 1.09.2000, leg. E. Gaya 394 (BCC-lich.)	

<i>*C. crenularia</i> (With.) Laundon	U. Arup and M. Grube	AF353965
<i>C. decipiens</i> (Arnold) Blomb. & Forss. 1	ESPANYA: Catalunya: prov. Lleida, Segarra, Cervera, a uns 100 m a l'W del Castell, prop de la Torre del Moro, 31TCG5514, 500 m, lloses calcàries margoses, superfícies planes, a 10-20 cm del sòl, 29.12.2000, leg. P. Navarro-Rosinés (BCC-lich. 13692)	
<i>C. decipiens</i> 2	ESTATS UNITS: Nebraska: Sioux County, Agate Fossil Beds National Monument: Stenomylus Quarry unit SE of main park unit. Bluffs with sandstone cap. elev. 4620 ft. Sec. 12, T28N, R55W, 42°24'38"N, 103°41'38"W, 8.07.1997, leg. C. Wetmore 77865, det. C. Wetmore (MIN)	
<i>*C. demissa</i> (Körb.) Arup & Grube 1	Europe, U. Arup and M. Grube	AF353960
<i>*C. demissa</i> 2	North America, U. Arup and M. Grube	AF353961
<i>*C. demissa</i> 3	Europe, U. Arup and M. Grube	AF353962
<i>C. erythrocarpa</i> (Pers.) Zwackh	ESPANYA: Catalunya: prov. Lleida, Segarra, Cervera, a uns 100 m a l'W del Castell, prop de la Torre del Moro, 31TCG5514, 500 m alt., lloses calcàries margoses, superfícies planes, a 10-20 cm del sòl, 29.12.2000, leg. P. Navarro-Rosinés (BCC-lich. 13691)	
<i>C. ferrarii</i> (Bagl.) Jatta	ESPANYA: Aragó: prov. de Zaragoza, Escatrón, Mocatero, 30TYL27-37, 190 m alt., areniscas carbonatades, 22.05.1989, P. Navarro-Rosinés (BCC-lich. 13509)	
<i>C. flavescens</i> (Huds.) J. R. Laundon 1	ESPANYA: Catalunya: Prov. Tarragona, Conca de Barberà, Vimbodí, la Pena (Serra de Prades), 31TCF4181-4281, 700-900 m, parets i balms de roca carbonatada, orient. NE, 18.01.2001, leg. E. Gaya 229 i X. Limona (BCC-lich. 13679)	
<i>C. flavescens</i> 2	ESPANYA: Illes Balears: Menorca, Cala Pilar, orient. N, roques silícies amb capa carbonatada, 100 m alt., 3.11.2001, leg. E. Gaya 368 (BCC-lich.)	
<i>C. flavescens</i> 3	ESPANYA: València: Castelló: Ares del Maestre. Barranc dels Horts. Alrededores del Roure gran, 30TYK4776, 930 m, roca caliza, 14.09.1999, leg. S. Fos & I. Queral (BCC-lich. 10375)	
<i>C. flavescens</i> 4	FRANÇA: Còrsega: 08.1999, leg. M. Viñas (BCC-lich. s.n.)	
<i>*C. flavorubescens</i> (Huds.) J. R. Laundon	SUÈCIA, M. Wedin 6140 (BM)	AF279887
<i>*C. flavovirescens</i> (Wulfen) DT. & Sarnth	U. Arup and M Grube	AF353966
<i>C. gomerana</i> J. Steiner [= <i>C. gloriæ</i> Limona & Werner] 1	ESPANYA: Almeria, Cabo de Gata, San José, playa del Mónsul, 30SWF7565, roca volcànica, alt. 15 m, 16.09.2000, leg. V. Calatayud (BCC-lich.)	
<i>C. gomerana</i> 2	ESPANYA: Islas Canarias: prov. de Tenerife, Añica, San Miguel de Tajao, rambla al mar, vertiente N, parte superior de rocas, ormitocoprófila, 28RCS5510, 30-60 m alt., 2.03.1993, leg. N.L. Hladun	AY233220

	& A. Gómez-Bolea (BCC-lich. 13793)		
* <i>C. gomerana</i> 3		ESPANYA: Islas Canarias: Tenerife, Güimar, Malpais de Güimar, 50 m alt., colada basáltica, orient. W, 20.03.1997, leg. X. Llimona (BCC-lich. 13177)	AF101281
<i>C. gomerana</i> 4		ESPANYA: Islas Canarias: Tenerife, Güimar, Malpais de Güimar, 50 m alt., colada basáltica, orient. W, 20.03.1997, leg. X. Llimona (BCN-lich. 14848)	
<i>C. granulosa</i> (Müll. Arg.) Jatta		ESPANYA: Catalunya: prov. Tarragona, Conca de Barberà, Vimbodí, sota el Pic de l'Àliga, prop de la Roca de les Abelles, 31TCF3980, 900-1000 m alt., degotalls de les parets verticals de roca carbonatada, 18.01.2001, leg. E. Gaya 223 i X. Llimona (BCC-lich. 13702)	
<i>C. holocarpa</i> (Ach.) A.E. Wade		ESPANYA: Mallorca: Parc de S'Albufera, Canal d'en Pep, a l'encreuament amb el camí d'en Pujol. Latitud: N39°46'49,8", Long.: E3°6'31,4", sobre <i>Populus alba</i> , 2.11.2001, leg. A. Gómez-Bolea (BCC-lich.)	
* <i>C. ignea</i> Arup 2	U. Arup and M. Grube		
<i>C. ignea</i> 1		MEXICO: Baja California Norte: San Quintin, Cerro Kenton, a volcanic hill, elev. 30-200 m, 30°28'N, 116°00'W, 24.02.1993, leg. C. Wetmore 72440, det. C. Wetmore (MIN)	
<i>C. inconnexa</i> (Nyl.) Zahlbr. [= <i>C. tenuatula</i> ssp. <i>inconnexa</i> (Nyl.) Clauzade & Cl. Roux]		FRANÇA: Provença: prov. de Bouches-du-Rhône, Mimet, Col d'Ange, 500 m E de Pilon-du-Roi, 600-670 m alt., kalka petro, parazita al <i>Aspicilia calcarea</i> , 10.04.1993, leg. C. Roux & P. Navarro-Rosinés (BCC-lich. 13372)	
* <i>C. irrubescens</i> (Arnold) Zahlbr. [donada al Genbank com a <i>C. subsoluta</i> (Nyl. ex Wedd.) Zahlbr.] 1	U. Arup and M. Grube		
<i>C. irrubescens</i> 2		FRANÇA: Auvergne: Haute Loire, Bresle, environ 1,2 km à l'E-SE du village, 650 m alt., long. E=0,942 gr. lat. 50,352 gr., orgues de basalte, 28.08.1993, leg. X. Llimona, A. Gómez-Bolea et P. Navarro-Rosinés (BCC-lich. 8457)	
* <i>C. lithophila</i> H. Magn.	U. Arup and M. Grube		AF353945
* <i>C. marina</i> ssp. <i>americana</i> Arup	U. Arup and M. Grube		AF353947
* <i>C. marina</i> ssp. <i>marina</i> (Wedd.) Zahlbr. 1	U. Arup and M. Grube		AF353946
<i>C. marina</i> ssp. <i>marina</i> 2	ESPANYA Catalunya: prov. Girona, Cap de Creus, Llançà, Cau del Llop, paret orientació N, inclinació 10°-30°, 3-5 msm, 11.01.2001, leg. E. Gaya 248b i X. Llimona (BCC-lich.)		

* <i>C. maritima</i> B. de Lesd.	U. Arup and M. Grube	AF353948
<i>C. marmorata</i> (Bagl.) Jatta	FRANÇA: Provença: Var, Massif de la Ste. Baume, Plan d'Aups, entre l'Hostellerie de la Ste. Baume et le Vallon de Castelette, roques calcàries assolades, 10.06.2002, leg. E. Gaya 416 i C. Gueidan (BCC-lich.)	
<i>C. microthallina</i> (Wedd.) Zahlbr.	ESPANYA: Galicia: A Capelada, Cedeira, saliente rocoso próximo a Lugar Pequeno, 29TNJ7537, 150 m alt., sobre anfibolita, 15.05.1995, leg. M.J. Sánchez-Biezma, G. Paz & M.E. López de Silanes, det. M.J. Sánchez-Biezma (SANT-Lich. 9025)	
<i>C. ochracea</i> (Schaer.) Flagey	ESPANYA: Catalunya: prov. Tarragona, Terra Alta, L'Horta de Sant Joan, Riu de l'Estret (Serra dels Ports), 31TBF7327-BF7427, 500-600 m alt., roca carbonatada, orient. SW, incl. 45-90°, 9.02.1991, leg. N.L. Hladun i P. Navarro-Rosinés (BCC-lich. 10053)	
<i>C. pauilii</i> Poelt	ESPANYA: Catalunya: prov. Girona, Ripollès, Queralbs, Vall de Núria, entre el Torrent de Noucreus i la Coma de les Mulleres, 31TDG3195-3295, 2200-2400 m alt., superfícies descalcificades de blocs de calcoesquists, orient. NO, 2.09.2000, leg. E. Gaya 183 (BCC-lich.)	
<i>C. polycarpa</i> (A. Massal.) Zahlbr. [=C. tenuatula ssp. <i>verrucariarum</i> (Clauzade & Cl. Roux) Clauzade & Cl. Roux]	FRANÇA: Provença: prop d'Apt, entre Rocsalrière i Les Claperèdes, 500 m alt., capdamunt de paret calcària, superfície horitzontal assolada, orient. E, 11.06.2002, leg. E. Gaya 399, C. Roux i P. Navarro-Rosinés (BCC-lich.)	
<i>C. proteus</i> Poelt 1	ÀUSTRIA: Steiermark: Bez. Bruck a.d. Mur, Hochschwabgruppe, Endriegelgraben NE Schwabenbartl, N Aflenz, 820-950 m, Abbrüche (Hauptdolomit), Gehölzgruppen, 6.06.1993, leg. J. Poelt (GZU)	
<i>C. proteus</i> 2	ESPANYA: Catalunya: prov. Tarragona, Conca de Barberà, Vimbodí, la Pena (Serra de Prades), 31TCF4181-4281, 700-900 m, parets i balms de roca carbonatada, orient. NE, 18.01.2001, leg. E. Gaya 215 i X. Llimona (BCC-lich. 13706)	
<i>C. pusilla</i> (A. Massal.) Zahlbr.	Prov. Tarragona, Conca de Barberà, Vimbodí, 31TCF3980, sota el pic de l'Àliga, prop de la Roca de les Abelles, 900-1000 m, balms de roca carbonatada, 18.01.2001, leg. E. Gaya 226 i X. Llimona (BCC-lich. 13696)	
* <i>C. pyracea</i> (Ach.) Th. Fr.	U. Arup and M. Grube	AF353949
* " <i>C. saxicola</i> " [=C. <i>tegularis</i> ?]	U. Arup and M. Grube	AF353951
<i>C. saxicola</i> s.str. (Hoffm.) Nordin 334	ESTATS UNITS: Wyoming: Park County, Yellowstone National Park. Pebble Creek Campground. Along Pebble Creek on rocks and cliffs in limestone canyon, elev. 7100 ft. 44°55'02"N, 110°06'45"W, 25.07.1998, leg. C. Wetmore 81256 (MIN)	

<i>C. schistidii</i> (Anzi) Zahlbr.	ESPANYA: Catalunya: prov. Lleida, Alt Urgell, Coll de Nargó, el Pujol, prop del riu Segre, 31TCG6171, ca. 550 m, roques i blocs calcaris, 14.04.2000, leg. E. Gaya 245 i X. Llimona (BCC-lich. 13794)	AY233225 ^a
<i>C. scopularis</i> (Nyl.) Lettau	ESCÒCIA: West Ross (VC 105): Torrison, Rubha na h-Airde Glaise, and coast to north, locally abundant on rocky hevalland?, grid. 18/80.56, 24.06.1994, leg. B. J. Coppins 16458, A. M. O'Dare & A. M. Fryday (E 126410)	
<i>C. scoriophila</i> (A. Massal.) Zahlbr.	ESPANYA: Islas Canarias: prov. de Tenerife, Arica, San Miguel de Tajao, rambia al mar, vertiente N, parte superior de rocas, ornitocoprofíla, 28RCS5510, 30-60 m alt., 2.03.1993, leg. N.L. Hladun y A. Gómez-Bolea (BCC-lich.)	
<i>C. scrobiculata</i> H. Magn. (= <i>C. anularis</i> Clauzade & Poelt)	PAKISTAN (Northern Areas): Baltistan, Haramosh Range, Tormik Valley above Dasu, to "Alm" Pakora, 35°41'N, 75°21'E, dry rocky slopes, 3200-3300 m, 1.07.1991, leg. J. Poelt K91-107 (GZU), sub <i>C. scrobiculata</i> rev. E. Hinteregger	
<i>C. sp.</i> (<i>C. aff. marina</i>) 1	ESPANYA: Catalunya: prov. de Girona, Alt Empordà, Cadaqués, Cap de Creus, Riera de Jonquet, 31TEG2384, 30-50 m alt., saxicola, a 5 cm de l'aigua de la riera, 13.02.2001, leg. X. Llimona, M. Barbero i A. Gómez-Bolea (BCC-lich.)	
<i>C. stillicidiorum</i> (Vahl) Lynge [= <i>C. cerina</i> var. <i>chloroleuca</i> (Sm.) Th. Fr.]	FRANÇA: Provença: Rhône-Alpes, Haute-Savoie, Plateau des Gilières - La Commanderie, falaise au NE de la Maison de pays, 1500 m alt., falaise calcaire, orient. S, déclin. 90°, 21.08.2001, leg. C. Gueidan (BCC-lich)	
<i>C. teicholyta</i> (Ach.) J. Steiner 1	ESPANYA: Castilla y León: prov. Zamora, HS, Arroyo del Zape, 30TTM6592, 700 m, sobre mortero, 7.09.1998, leg. & det. A. Terrón (LEB 4401)	
<i>C. teicholyta</i> 2	ESPANYA: Catalunya: prov. Lleida, Segarra, Torà, per sobre de la Font de Can Porta, carretera a Solsona, 41°49'05"N, 1°25'05"E, 31TCG6830, 550-650 m alt., blocs exposats de gres carbonatats, 1.09.2000, E. Gaya 203 i P. Navarro-Rosinés (BCC-lich. 13695)	
<i>C. texana</i> Wetmore & Kärnefelt	MEXICO: Baja California Sur: north-facing cliffs below top of Sierra Agua Verde (part of the Sierra San Francisco). In an open oak woodland with shrubs, elev. 1200 m. 27°35'26"N, 113°01'11"W, a shade form growing back in crevices at the base of the cliffs, 1.01.1998, leg. C. Wetmore 79365 (BCC-lich. 13817, C. Wetmore: <i>Teloschistaceae</i> exsiccati no. 8)	
<i>C. thallicola</i> (Wedd.) Du Rietz 1	DINAMARCA: Bornholm. 4 km SE of Gudhjem, Himmerigspørt, 15:00'E, 55:11,5'N, maritime rocks, 6.04.2002, leg. U. Søchting (BCC-lich., US 9773, dupl.)	
<i>C. thallicola</i> 2	ESPANYA: Galicia: Pont, illa de Cortegada, Praia Pia. Cortelos, paragneis, Om, 29TNH1818, 12.09.1996, leg. G. Paz Bermúdez (SANT 9619)	

<i>C. trachyphylla</i> (Tuck.) Zahlbr.	PAKISTAN (Northern Areas): Northwestern Himalaya: rocky slopes in the gorge W above Jutial (near Gilgit), ±1900 m, 20.07.1991, leg. J. Poelt (GZU)	
* <i>C. variabilis</i> (Pers.) Müll. Arg. 1	U. Arup and M. Grube	AF353963
* <i>C. velana</i> var. <i>dolomiticola</i> (Hue) Clauzade & Cl. Roux [donada al Genbank com a <i>C. dolomiticola</i> (Hue) Zahlbr.] 1	U. Arup and M Grube	
<i>C. velana</i> var. <i>dolomiticola</i> 2	FRANÇA: Provença: Var dept. Plan d'Aups, Massif de la Ste. Baume. Cole St Pilon, 900 m alt., orient. N, incl. 80°, roca calcària, 10.06.2002, leg. E. Gaya 409 i C. Gueidan (BCC-lich.)	
<i>C. velana</i> var. <i>placidia</i> (A. Massal.) Clauzade & Cl. Roux	FRANÇA: Provença: Var, Plan d'Aups, Massif de la Ste. Baume, Hostellerie de la Ste. Baume, prop de la creu, bloc calcari, 10.06.2002, leg. E. Gaya 408 i C. Gueidan (BCC-lich.)	
<i>C. verruculifera</i> (Vain.) Zahlbr.	ENGLAND: South Devon, Peartree Point (1.5 km WSW of Start Point. On coastal schist rocks, locally abundant. Ca. 50°13'N, 4°20'W, 16.08.1997, leg. I. Kärnefelt 970701, det. I. Kärnefelt (BCC-lich. 13820, C. Wetmore: <i>Teloschistaceae</i> exsiccati no. 11)	
<i>C. xantholyta</i> (Nyl.) Jatta	ESPANYA: Catalunya: prov. Tarragona, Conca de Barberà, Vimbodí, Prades, carretera de Rojals, base de paret calcària a l'ombra, 18.01.2001, leg. E. Gaya 219 i X. Llimona (BCC-lich.)	
<i>Fulgensia australis</i> (Arnold) Poelt	ESPANYA: Catalunya: prov. Lleida, Alta Ribagorça, Parc Nacional d'Aiguestortes, reserva integral Pleia d'Erdo, Bony del Graller, 31TCH2910, en fissures de blocs de roca carbonatada, 2260 m alt., 18.10.1999, leg. E. Gaya 239 i A. Gómez-Bolea (BCC-lich.)	AY233223
* <i>F. bracteata</i> (Hoffm.) Räsänen	Estònia, R. Moberg (UPS 54693)	AF277666
<i>F. canariensis</i> Follmann & Poelt	ESPANYA: Islas Canarias: La Palma, Cumbres de La Caldera de Taburiente (Parque Nacional), 2200 m alt., codesar más o menos denso, 07.2001, leg. P.L. Pérez de Paz & C. Hernández-Padrón, det. C. Hernández-Padrón & D. Sicilia (TFC Lich: 3593, duplic.)	
<i>F. desertorum</i> (Tomlin) Poelt 1	ESPANYA: Catalunya: prov. Lleida, Segarra, Torà, timoneda per sobre el poble, Lo Calvari, costat antena, orient. E, 27.04.2002, leg. E. Gaya 395, J. Torra, A. Pérez i M. Galvany (BCC-lich.)	
* <i>F. desertorum?</i> 2	Norway, R. Haugan and E. Timdal 8123 (O)	AF277672
<i>F. fulgida</i> (Nyl.) Szatala 1	ESPANYA: Catalunya: prov. Tarragona, Conca de Barberà, Vimbodí, sota el Pic de l'Àliga, prop de la Roca de les Abelles, 31TCF3980, balmes de roca carbonatada, 900-1000 m alt., 18.01.2001, leg. E. Gaya 240 i X. Llimona (BCC-lich. 13792)	AY233221
<i>F. fulgida</i> 2	FRANÇA: Provença: prov. de Bouches-du-Rhône, Mimet, Col d'Ange, 500 m E de Pilon-du-Roi, blocs carbonatats, fissures, 600-700 m alt., 10.04.1993, leg. C. Roux et P. Navarro-Rosinés	AY233222

	(BCC-lich. 13791)		
* <i>F. fulgens</i> (Sw.) Elenkin 2	Italy, F. Ceni and A. Vezda (BM)		AF278770
<i>F. poeetii</i> Llimona	ESPANYA: Catalunya: prov. Lleida, entre Ponts i Torà, passat l'encreuament de Guissona, Mas d'en Bruc, entre Cal Perxa i Casanova de la Garriga, paret de guix, orient. S. 27.04.2002, leg. E. Gaya 400 (BCC-lich.)		
* <i>F. pruinosa</i> (Köerb.) Poelt 1	ÀUSTRIA, A. Wiffling and M. Mösinger (GZU)		AF279879
* <i>F. subbracteata</i> (Nyl.) Poelt	GRÈCIA, U. Trinkaus and M. Grube (GZU)		AF279883
* <i>Teloschistes chrysophthalmus</i> (L.) Th. Fr. 1	ESPANYA: Catalunya: Sant Llorenç del Munt, barranc de la Font Freda, sobre <i>Quercus ilex</i> , 23.04.1997, leg. A. Gómez-Bolea (BCC-Lich 13258)		
<i>T. chrysophthalmus</i> 2	ESPANYA: Catalunya: prov. Tarragona, Conca de Barberà, Vimbodí, Barranc de Castellfolit, 31TCF3780-3781, 550-650 m alt., epífit de <i>Quercus ilex</i> ssp. <i>rotundifolia</i> , 18.01.2001, leg. E. Gaya 200b i X. Llimona (BCC-lich. 13687).		
<i>T. contortuplicatus</i> (Ach.) Clauzade & Rondon	ESPANYA: Catalunya: prov. Girona, Ripollès, Querolbs, Vall de Núria, entre el Torrent de Noureus i la Coma de les Mulleres, 31TDG3195-3295, 2200-2400 m alt., superfícies descalcificades de blocs de calcoesquists, orient. NO, 2.09.2000, leg. P. Navarro-Rosinés i E. Gaya 199 (BCC-lich. 13686)		
<i>T. fasciculatus</i> Hillmann	AUSTRÀLIA: Victoria. Basalt Hill, Alpine National Park, Bogong High Plains, 20 km south-east of Mt. Beauty, 36°53'S, 147°18'E. Growing on rock crevices in exposed alpine grasslands with basalt outcrops and siutherly aspect; elevation 1650 m, 17.02.1994, leg. J. Elix 40388 & H. Streimann (DUKE 297)		
<i>T. lacunosus</i> (P. Rupr.) Savicz 1	ESPANYA: Alacant: Les Salines d'Eida, llacuna de les Salines, 30SXH86, 500 m alt., llacuna salina de caràcter estacional, 28.03.2002, leg. A. Pérez (BCN-lich., herb. Gaya 391)		
* <i>T. lacunosus</i> 2	ESPANYA: Aragó, El Ciervo, La Retuerta de Pina, 28.01.1997, leg. X. Llimona (BCC-lich. 13173)		AF098405
<i>T. scorigenus</i> (Mont.) Vain.	ESPANYA: Islas Canarias, Tenerife: gesellig an offenen Stirnflächen rauher Lavafelsen des oberen Arohalins im Caloplacion marinae KLEM., 100 m, NW, pH 6.9, Punta Tamadite nahe Playa Fajana nordöstlich Bajamar, 12.1973, leg. et det. L. Gallo, test. G. Follmann (DUKE, G. Follmann: Lichenes exsiccati selecti a museo historiae naturalis casselensi editi)		

<i>T. sieberianus</i> (Laurer) Hillmann 1	AUSTRÀLIA: New South Wales. Weddin state Forest, 14 Km south-west of Grenfell, 34°00'S, 148°01'E. Growing on <i>Callitris columellaris</i> in Callitris woodland; elevation 300m, 17.10.1984, leg. J. A. Elix 17672 & H. Steimann (DUKE, J.A. Elix: Lichenes Australasici Exsiccati)	
<i>T. sieberianus</i> 2	AUSTRÀLIA: New South Wales, secus viam ad "Coreys Cave" ducentem, 2 km ad septentriones et orientem a Wee Jasper (35°06' austr., 148°40' orient.), 400 m s. m. In ramulis silva (<i>Eucalyptus</i>). 12.08.1991, leg. H. T. Lumbsch & H. Streimann (DUKE, A. Vezda: Lichenes rarores exsiccati 30)	
<i>T. villosus</i> (Ach.) Norman 1	ESPANYA: Catalunya: prov. Lleida, Segarra, Torà, timoneda per sobre el poble, Lo Calvari, costat antena, orient. W, 27.04.2002, leg. E. Gaya 392, J. Torra, A. Pérez i M. Galvany (BCC-lich.).	
<i>T. villosus</i> 2	Desert de Neguev, 1999, leg. F. Lutzoni (DUKE)	
* <i>Xanthomendoza fallax</i> (Hepp.) Søchting, Kárnfelt & S. Y. Kondr.	U. Arup and M. Grube	AF353955
<i>X. candelaria</i> (L.) Th. Fr.	FRANÇA: Auvergne, Puy de Dôme, Chastreix: Puy Gros, 1793 m alt. Long E=0,530 gr. lat. 50,578 gr. Pelouses au N (cirque de la Fontaine Salée) et au sud, barre rocheuse exp. N et S., 30.08.1993, leg. X. Llimona, A. Gómez-Bolea et P. Navarro-Rosinés (3b) (BCC-lich. 8444)	
<i>Xanthoria elegans</i> (Link) Th. Fr. 1	ESPANYA: Catalunya: prov. Lleida, Alt Urgell, Figols i Alinyà, Collada de l'Estany , prop de la Cadolla Verda, 31TCG7167, 1700- 1800 m, roques i blocs calcaris assolellats, 14.04.2000, leg. E. Gaya 192 (BCC-lich.)	
* <i>X. elegans</i> 2	Estats Units: Wyoming, P. S. Dyer and G. J. Murtagh	AF279768
<i>X. parietina</i> (L.) Th. Fr.	ESPANYA: Catalunya: prov. Girona, Alt Empordà, Roses, prop del Puig del Gall, Torre del Sastre, blocs de quars, 11.01.2001, leg. E. Gaya 198 X. Llimona i M. De Caceres (BCC-lich.)	
* <i>X. calcicola</i> Oxner [= <i>X. parietina</i> ssp. <i>calcicola</i> (Oxner) Clauzade & Cl. Roux 2]	U. Arup and M. Grube	AF353944
* <i>X. resendei</i> Poelt & Tav. 1	ESPANYA: Illes Canàries, Tenerife, Güimar, colada basàltica, 20.03.1997, leg. X. Llimona (BCC-lich. 13175)	AF101283
<i>X. resendei</i> 2	ESPANYA: Islas Canarias: prov. de Tenerife, Arico, San Miguel de Tajao, rambla al mar, vertiente N, parte superior de rocas, oritocoprófilas, 28RCS5510, 30-60 m alt., 2.03.1993, leg. N.L. Hladun i A. Gómez-Bolea (BCC-lich.)	
<i>X. sorediata</i> (Vain.) Poelt 1	ESPANYA: Catalunya: prov. Lleida, Pallars Sobirà, Parc Nacional d'Aigüestortes, Els Encantats, UTM 3715, 2725 m, leg. E. Gaya 367, A. Gómez-Bolea i X. Ariño (BCC-lich.)	

* <i>X. soreciata</i> 2	Suècia, Tehtler 7883 (S)	AF224348
<i>Letroiitia dominguisis</i> (Pers.) Hafellner & Bellem.	PANAMÀ: prov. Panamá, alto de Campana, hasta pepetidor y sendero interpretativo, 800-1000 m alt. (Pan, Pan), tronco indeterminado, 1.08.2001, leg. C. Chang, J. Etayo & N. Salazar, det. J. Etayo (Herb. Etayo 18801)	
<i>L. parabola</i> (Nyl.) R. Sant. & Hafellner	TAIWAN: Pingtung County. Kenting Forest Recreation Area, near guesthouse. alt. 200 m. 21°57'36"N-120°48'53"E 51QTE743300 TWN: 230.0-429.3. On <i>Ficus</i> , 17.10.2001, leg. A. Aptroot 53298, det. A. Aptroot (ABL, herb. Aptroot)	
* <i>Letharia columbiana</i> (Nutt.) J. W. Thomson	British Columbia, Thell and Veer BC 96245 (LD)	AF115762
* <i>L. vulpina</i> (L.) Hue	British Columbia, Y. Yamamoto BC1 (UC)	AF228470
<i>Protoblastenia rupestris</i> (Scop.) J. Steiner	FRANÇA: Provença: Var, Massif de la Ste. Baume, Plan d'Aups, entre l'Hostellerie de la Ste. Baume et le Vallon de Castelette, roques calcàries assoladales, 10.06.2002, leg. E. Gaya 415 i C. Gueidan (BCC-lich.)	
* <i>Protoparmelia badia</i> (Hoffm.) Hafellner	U. Arup and M. Grube	AF070023
<i>Usnea arizonica</i> Mot.	Napa Co., California (USA), Kroken, S.	AF297732

‘...de todas maneras la interpretación correcta de un hecho natural era imposible, porque a medida que iba aumentando el conocimiento aumentaba también el lado oscuro de las cosas.’

Juan José Saer, 1997

CAPÍTOL 7

CONCLUSIONS GENERALS

7. CONCLUSIONS GENERALS

7.1. TAXONOMIA I MORFOLOGIA DEL GRUP DE *C. SAXICOLA*:

1. A partir de la revisió taxonòmica i morfològica del grup de *C. saxicola*, els següents tàxons han quedat inclosos en aquest grup: *C. arnoldii* (Wedd.) Zahlbr., *C. biatorina* (A. Massal.) J. Steiner, *C. clauzadeana* Gaya, Nav.-Ros. & Cl. Roux, *C. decipiens* (Arnold) Blomb. & Forssell, *C. nana* Gaya & Nav.-Ros., *C. pseudofulgensia* Gaya & Nav.-Ros.; *Caloplaca pusilla* (A. Massal.) Zahlbr., *C. rouxii* Gaya, Nav.-Ros. & Llimona *C. saxicola* (Hoffm.) Nordin, *C. schistidii* (Anzi) Zahlbr. i *C. tegularis* sensu auct. Per altra banda, se n'han exclòs *C. cirrochroa* (Ach.) Th. Fr., *C. saxicola* ssp. *laceratula* (Arnold ex Poelt) Clauzade & Cl. Roux, *C. obliterans* (Nyl.) Blomb. & Forssell i *C. proteus* Poelt.

2. Com a resultat d'aquest estudi es proposen 3 espècies noves inèdites: *C. clauzadeana* Gaya, Nav.-Ros. & Cl. Roux, *C. nana* Gaya & Nav.-Ros., *C. pseudofulgensia* Gaya & Nav.-Ros.; i un nom nou, *C. rouxii* Gaya, Nav.-Ros. & Llimona (= *C. saxicola* ssp. *miniata* (Hoffm.) Clauzade & Cl. Roux).

3. *C. arnoldii* ha resultat un tàxon heterogeni segons el concepte adoptat pels diferents autors. En aquest treball, s'ha redilimitat *C. arnoldii* s.str. en base al concepte original de Weddell (1876), i s'ha inclòs com a sinònim d'aquest, *C. saxicola* ssp. *biatorinoides* Clauzade & Cl. Roux. El concepte de *C. arnoldii* sensu autors britànics correspon en realitat a *C. tegularis* (morfotipus *C. miniatula*) presentat en aquest treball. *C. arnoldii* en el concepte de Poelt tampoc no coincideix amb *C. arnoldii* s.str. Considerem que es tracta d'un tàxon morfològicament diferenciat, per al qual caldrà trobar un nom nou. El material de *C. arnoldii* procedent d'Àsia, estudiat per Poelt & Hinteregger (1993), presenta caràcters que no coincideixen ni amb *C. arnoldii* s.str. ni amb *C. arnoldii* en el sentit de Poelt. Malgrat tot, els caràcters microscòpics l'acosten més a *C. arnoldii* s.str. Caldrà examinar més material d'aquest territori per confirmar-ne la identitat.

4. *C. biatorina*, cal considerar-la una espècie ben caracteritzada, tot i haver estat confosa amb *Xanthoria elegans* per alguns autors. *C. biatorina* var. *baumgartneri* (Zahlbr.) Poelt, considerada típica de substrats silícics, per manca de caràcters morfològics que la diferenciessin, ha estat inclosa en un concepte típic de l'espècie.

5. *C. saxicola* ha estat tractada per diversos autors en un sentit molt ampli que englobava pràcticament la majoria de tàxons ara reconeguts en el grup de *C. saxicola*. El concepte estricte de l'espècie s'ha delimitat en base al neotipus de *C. saxicola*, també lectotipus de *C. murorum*, designats per Nordin. L'acceptació d'aquest nom

comporta molts problemes nomenclaturals i taxonòmics de difícil resolució. Tenint en compte l'ús extès del nom de *C. saxicola*, s'ha considerat que el més adient seria proposar aquest binomi com a *nomen conservandum*.

6. Entre els tàxons separats de *C. saxicola* tenim *Caloplaca pusilla* (A. Massal.) Zahlbr., una espècie clarament diferenciada morfològicament. Amb l'estudi del material tipus de *Caloplaca pusilla* (= *Physcia pusilla* A. Massal.), de *Caloplaca saxicola* ssp. *pulvinata* (A. Massal.) Clauzade & Cl. Roux, de *Physcia pusilla* var. *turgida* A. Massal. i de *Physcia pusilla* var. *turgida* f. *euphora* A. Massal., s'ha pogut concloure que es tracta tot de la mateixa espècie i, per tant, se les ha considerat sinònims; essent *pusilla* l'epítet que té preferència.

7. *C. rouxii* és un nom nou per a *C. saxicola* ssp. *miniata*. S'ha considerat que, pel conjunt de caràcters morfològics que presenta, pot ser considerada una espècie a part de *C. saxicola*.

8. Sota el nom de *C. tegularis* sensu auct. s'hi ha inclòs un conjunt de tàxons de morfologia diversa i de delimitació poc clara, que creix principalment sobre substrats silícics. En espera de poder resoldre nomenclaturalment aquest tàxon, s'ha considerat convenient deixar per ara un nom que, malgrat no ser vàlid, es correspon amb el concepte general que es té d'aquesta espècie.

9. Amb l'estudi del tipus de *C. biatorina* ssp. *gyalolechioides* (Mül. Arg.) Clauzade & Cl. Roux, s'ha pogut constatar que aquest és heterogeni. En el material tipus s'hi troba *C. biatorina* i *C. pusilla*, entre d'altres *Caloplaca*. Davant la impossibilitat d'assignar-li amb seguretat cap dels tàxons observats, s'ha considerat oportú deixar-lo com a dubtós.

10. *Caloplaca saxicola* ssp. *laceratula* ha resultat ser un tàxon descrit a partir de dues espècies diferents. El tal·lus correspon a *Xanthoria candelaria* i els apotecis a *C. arnoldii* s.str.

11. A partir de l'estudi morfològic, posteriorment recolzat per les dades moleculars, podem concloure que *Fulgensia schistidii* ha de ser considerada novament una *Caloplaca*.

12. Amb l'estudi de *C. alcarum* i *C. scopularis*, dos tàxons molt pròxims pels caràcters microscòpics, s'ha considerat la possibilitat que *C. alcarum* es tracti d'un forma reduïda de *C. scopularis*.

7.2. FILOGÈNIA DEL GRUP DE *C. SAXICOLA*:

13. La filogènia per al grup de *C. saxicola* que es presenta en aquest estudi és la primera que es reconstrueix per a aquest grup i també per a un nombre important de tàxons del subgènere *Gasparrinia*. Aquesta filogènia proveeix d'un marc per a posteriors estudis sistemàtics, biogeogràfics i evolutius en el grup de *C. saxicola*.

14. En aquest treball es confirma la delimitació monofilètica del grup de *C. saxicola* i la relació germana amb *C. ignea* i tres espècies de *Xanthoria*. Les anàlisis filogenètiques recolzen la delimitació de diverses espècies incloses en el grup, malgrat que són poc concloents respecte les relacions interespecífiques.

15. En l'estudi de la filogènia morfològica, la posició filogenètica i les relacions entre els membres del grup *C. saxicola* romanen força incertes. En ser analitzades separatament, les dades morfològiques no confirmen el monofiletisme del grup estudiat. Es pot concloure també d'aquesta filogènia morfològica que els caràcters sinapomòrfics sols no proporcionen suficient informació per a circumscriure les espècies. Per aquest motiu, l'aproximació més pràctica inclou la combinació de sinapomorfies amb d'altres trets morfològics que puguin ser usats per a definir les espècies.

16. Les topologies basades només en dades d'ITS sí que confirmen el monofiletisme del grup de *C. saxicola* i revelen, en sentit ampli, les mateixes relacions entre grups que en l'anàlisi combinada.

17. Les dades morfològiques i moleculars no han resultat, en general, significativament incongruents. La seva combinació proporciona una de les millors estimacions de les relacions filogenètiques del grup. Si bé la inclusió de caràcters morfològics no ha implicat un increment significatiu en el nombre d'internodes recolzats, sí que ha permès un augment de la resolució, que en alguns casos ha afectat a relacions interespecífiques que no quedaven resoltes només amb les dades moleculars (p.e. *C. saxicola* s.str. + *C. rouxii*).

18. Contràriament a estudis previs, el mètode de màxima versemblança (ML), amb el nivell d'incertesa filogenètica calculat amb l'aproximació bayesiana, no ha mostrat tenir un poder més gran a l'hora de resoldre la filogènia del grup de *C. saxicola*. I el nombre d'internodes recolzats significativament ha estat menor en comparació a les anàlisis de parsimònia que incorporaven els caràcters INAASE.

19. Els estudis empírics que s'han realitzat pel que fa a la idoneïtat del model de substitució a les anàlisis de màxima versemblança demostren que les dades presenten robustesa al model triat.

20. En avaluar la delimitació morfològica de les espècies del grup de *C. saxicola* estudiades en l'apartat de taxonomia i morfologia, s'ha trobat concordança completa

amb la filogènia combinada per a set espècies acceptades en el grup: *C. arnoldii* sensu Poelt, *C. biatorina*, *C. decipiens*, *C. saxicola* s.str., *C. schistidii*, *C. rouxii* i *C. pusilla*. En canvi, *C. tegularis* sensu auct., *C. arnoldii* s.str. i les espècies provisionals, *C. clauzadeana* i *C. nana*, han quedat sense resoldre.

21. Així, doncs, la regió ITS, amb la inclusió dels caràcters INAASE i de la morfologia no han permès delimitar filogenèticament la totalitat de morfoespècies que s'han avaluat, però sí que n'han confirmat un nombre considerable. Amb els resultats obtinguts es pot concloure que per guanyar confiança en les relacions existents entre els membres d'aquest grup no serà suficient afegir nous tàxons i exemplars, sinó que caldrà, probablement, incloure caràcters moleculars addicionals.

7.3. FILOGÈNIA DE LA FAMÍLIA TELOSCHISTACEAE I LA SEVA RELACIÓ AMB LETROUITIACEAE:

22. La filogènia obtinguda en aquest treball per a la família *Teloschistaceae* és la primera que es reconstrueix amb un mostreig tan extens. Els resultats de les nostres anàlisis filogenètiques coincideixen a grans trets amb els estudis filogenètics previs de la família. Si es donen inconsistències filogenètiques, aquestes no resulten significatives.

23. Les nostres anàlisis han recolzat el polifiletisme tant del gènere *Caloplaca* com dels gèneres *Fulgensia*, *Teloschistes* i *Xanthoria*, que es reparteixen en dos llinatges principals. També s'ha recolzat el monofiletisme de certs grups d'espècies prèviament reconeguts, però no s'han arribat a extreure resultats concloents pel que fa a les relacions entre la majoria de grups delimitats.

24. *Caloplaca* subgènere *Gasparrinia* presenta novament orígens diversos. Es pot confirmar que les espècies tradicionalment incloses en aquest subgènere, i caracteritzades per la presència de tal·lus lobulats i, en general, d'antraquinones tant en el tal·lus com en els apotecis, no formen una entitat monofilètica. Els grups de *C. aurantia*, *C. carphinea* i *C. saxicola* s.str. semblen ser els únics que es recuperen com a entitats monofilètiques, tot i que amb els resultats obtinguts no és possible inferir les relacions filogenètiques que estableixen amb la resta de tàxons. D'aquesta manera, la delimitació del grup de *C. saxicola* s.l. no presenta concordança filogenètica. Tampoc es presenta concordança filogenètica amb la circumscripció morfològica del grup de *C. aurea* i de les espècies sorediades del grup de *C. saxicola*. Entre aquestes, s'ha confirmat que *C. decipiens* comparteix un antecessor comú més recent amb els tàxons del grup de *C. saxicola* s.str. Per altra banda, s'ha pogut

confirmar amb dades filogenètiques la proximitat morfològica de *C. alcarum* i *C. scopularis*, apuntada en l'apartat de taxonomia i morfologia.

25. A part del subgènere *Gasparrinia*, els subgèneres *Caloplaca* i *Pyrenodesmia* s'han presentat polifilètics. En el subgènere *Caloplaca*, els grups de *C. citrina* i *C. ferruginea*, s'han revelat polifilètics, mentre que el grup de *C. cerina*, ha resultat l'únic monofilètic. Amb una sola espècie inclosa en el nostre estudi, no s'han pogut extreure conclusions pel que fa als subgèneres *Leptoplaca* i *Xanthocarpia*.

26. Amb l'addició de nous tàxons de *Fulgensia*, ha quedat de nou confirmat el polifiletisme d'aquest gènere. Les afiliacions dels tres grups independents de *Fulgensia* prèviament mostrats encara romanen incertes, amb excepció de la confirmació que *C. schistidii* queda inclosa en el grup de *C. saxicola* s.str.

27. En referència al gènere *Teloschistes*, també polifilètic, si el considerem com a part del llinatge 1, suposant que l'espècie tipus en formi part, serà necessari donar un nom genèric diferent als *Teloschistes* inclosos en el llinatge 2. La proposta del gènere *Seirophora* (Frödén & Lassen 2004) resultaria vàlida si es pogués demostrar el monofiletisme d'aquestes espècies, que per ara no ha estat confirmada.

28. Pel que fa a *Xanthoria*, amb l'escàs mostreig taxonòmic de què disposem, podem extreure poques conclusions sobre les relacions filogenètiques d'aquest grup d'espècies, excepte pel que fa a la confirmació de l'existència de diversos llinatges. Per aquest motiu, seran necessaris nous estudis, basats en un mostreig més ampli de les espècies d'aquest gènere polifilètic, per tal d'entendre les relacions de parentiu que tenen amb la resta de tàxons de les *Teloschistaceae*.

29. En aquest estudi, s'ha acceptat la separació del grup de *Xanthoria fallax* en un gènere a part: *Xanthomendoza*. La persistència d'aquest grup en presentar, en els diferents estudis, un origen independent de la resta d'espècies de *Xanthoria*, confirma la seva delimitació anticipada pels caràcters morfològics.

30. Pel que fa al gènere *Letrouitia* (*Letrouitiaceae*) no s'ha recuperat com a un grup a part de la circumscripció filogenètica de les *Teloschistaceae*. Si les afiliacions obtingudes en la nostra topologia apareixen novament en futurs treballs, i es troben recolzades, caldrà reconsiderar la família *Letrouitiaceae* i la possible inclusió del gènere *Letrouitia* en les *Teloschistaceae*.

31. En el nostre estudi, s'ha observat que el llinatge 2 continua presentant-se extremadament heterogeni. En aquest llinatge apareixen diverses espècies tipus: *C. cerina* (*Caloplaca*), *F. fulgens* (*Fulgensia*), *L. dominguensis* (*Letrouitia*), i un grup d'espècie de *Teloschistes*. El llinatge 1 també resulta força heterogeni, més del que prèviament s'havia suposat. Una possible solució per a aquest llinatge 1 seria considerar-lo com a part integrant del redefinit gènere *Xanthoria*, seguint la proposta de Søchting & Lutzoni (2003), però també es podrien mantenir els gèneres

Teloschistes i *Xanthomendoza*, i redefinir *Xanthoria* a partir de la resta de tàxons d'aquest llinatge. Finalment, es podria reconèixer *Xanthoria* a partir del clade 3, i establir gèneres independents per a la resta de clades exclosos. Aquesta opció suposaria un problema per a les espècies de posició no resolta. La presència de tanta heterogeneïtat i incertesa en ambdós llinatges, juntament amb la manca de resolució en la reconstrucció dels internodes més basals, fa encara complicat el poder establir-ne el rang taxonòmic. Per aquests motius, hem optat per no realitzar modificacions nomenclaturals i esperar que en futurs estudis s'aportin més dades que ajudin a establir una classificació filogenètica més coherent.

32. En aquest estudi, la inclusió de senyal filogenètic a partir de les regions alineades ambigüament a màxima parsimònia (caràcters recodificats INAASE i ARC) ha donat lloc a la millor reconstrucció de la filogènia. Es confirma que la utilització de la inferència bayesiana, que sembla ser més potent estadísticament per provar el nivell d'incertesa filogenètica, no és superior al fet d'emprar els caràcters recodificats a parsimònia. Això és probable que sigui cert per alineaments amb un alt percentatge de posicions que es troben alineades ambigüament.

33. S'ha comprovat, a més, que aquests caràcters també poden ser útils en filogènies a escala més gran, com en el cas de les *Teloschistaceae*. Només quan hem afegit els caràcters INAASE i ARC s'ha aconseguit el nivell de resolució i recolzament de la família que aquí s'ha mostrat. Malgrat tot, amb l'ampli mostreig taxonòmic, la inclusió d'aquests caràcters no ha resultat suficient per a aconseguir una resolució completa de les relacions filogenètiques. Tanmateix, es pot afirmar que la regió ITS pot ser usada no només en estudis de nivells taxonòmics baixos. Fins a un cert punt, ha permès resoldre la filogènia de la família, i a partir d'ara caldrà afegir nous caràcters que recuperin la significació perduda en les relacions més basals.

‘Aquesta llum d’agost que tot el dia
ha fet dansar abusiva els seus dimonis,
ara la lassitud la venç i cau
aplomada, desfeta, vespre avall,
cap a un mar de tenebra que la salva
de l’excés de certesa.
Jo amb ella també caic. Lent, m’esllavisso
—mentre una lluna minvant, mig despectiva,
ho vol emmelar tot amb ironia plàcida—
i m’enfonso en les aigües profundes dels meus dubtes.’

Narcís Comadira, 1990

CAPÍTOL 8

REFERÈNCIES BIBLIOGRÀFIQUES

8. REFERÈNCIES BIBLIOGRÀFIQUES

- ABBAYES, H. D. 1951. *Traité de Lichenologie*. Paul Lechevalier, Paris. 217 pp.
- ABOITIZ, F. 1987. Nonhomologous views of a terminology muddle. *Cell* 51(4): 515-516
- AHMADJIAN, V. 1993. *The Lichen Symbiosis*. John Wiley and Sons, New York. 250 pp.
- AKAIKE, H. 1973. Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. In: B. N. Petrov and F. Csaki [eds.], *Second International Symposium on Information Theory*: 267-281. Budapest. Akademiai Kiado.
- AKAIKE, H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* 19 (6): 716-723
- AKAIKE, H. 1978. A Bayesian analysis of the minimum AIC procedure. *Annals of the Institute Statistical Mathematics* 30: 9-14
- ALFARO, M. E., ZOLLER, S. & LUTZONI, F. 2003. Bayes or bootstrap? A simulation study comparing the performance of bayesian markov chain monte carlo sampling and bootstrapping in assessing phylogenetic confidence. *Molecular biology and evolution*. 20(2): 255-66
- ALMBORN, O. 1963. Studies in the lichen family *Teloschistaceae* I. *Botaniska Notiser* 116(2): 161-171
- ALON, G. & GALUN, M. 1971. The genus *Caloplaca* in Israel. *Israel Jour. Bot.* 20: 273-292
- APTRoot, A. 1991. A monograph of the *Pyrenulaceae* (Excluding *Anthracotheicum* and *Pyrenula*) and the *Requienellaceae*, with Notes on the *Pleomassariaceae*, the *Trypetheliaceae* and *Mycomicrothelia* (Lichenized and Non-lichenized Ascomycetes). In: V. Wirth and J. Poelt [eds.], *Bibliotheca Lichenologica* 44: 178. J. Cramer, Berlin, Stuttgart.
- ARNOLD, N. & POELT, J. 1995. Über Anthrachinone-Pigmente bei einigen Arten der Flechtengattung *Xanthoria*, insbesondere aus der Verwandtschaft von *Xanthoria elegans* (*Teloschistaceae*). In: J. G. Knoph, K. Schrüfer and H. E. Sipman [eds.], *Bibliotheca Lichenologica. Studies in Lichenology with Emphasis on Chemotaxonomy, Geography and Phytochemistry. Festschrift Christian Leuckert* 57: 49-58. J. Cramer, Berlin, Stuttgart.
- ARUP, U. 1990. *Caloplaca glomerata*, a new calcicolous lichen species from Sweden. *Annales Botanici Fennici* 27: 329-333
- ARUP, U. 1992a. *Caloplaca marina* and *C. rosei*, two difficult species in North America. *Bryologist* 95(2): 148-160

- ARUP, U. 1992b. *Caloplaca stantonii* sp. nov. and its relationship to *Caloplaca bolacina* and other lobate to squamulose species in North America. *Bryologist* 95(4): 449-457
- ARUP, U. 1993a. *Caloplaca flavogranulosa* sp. nov. and *C. citrina*, two sorediate species on seashore rocks in Western North America. *Bryologist* 96(4): 598-603
- ARUP, U. 1993b. *Caloplaca luteominia* and *C. bolanderi* in western North America. *Bryologist* 96(3): 463-470
- ARUP, U. 1994. The Genus *Caloplaca* on Seashore Rocks in Eastern North America. *Bryologist* 97(4): 377-392
- ARUP, U. 1995a. Littoral species of *Caloplaca* in North America: a summary and a key. *Bryologist* 98(1): 129-140
- ARUP, U. 1995b. Eight species of *Caloplaca* in coastal western North America. *Bryologist* 98(1): 92-111
- ARUP, U. 1995c. Littoral species of the lichen genus *Caloplaca* in North America. PhD thesis, University of Lund.
- ARUP, U. 1997a. *Caloplaca maritima*, a misunderstood species in western Europe. *Lichenologist* 29: 503-512
- ARUP, U. 1997b. Correction of reports of two *Caloplaca* species from North America. *Bryologist* 100(4): 516-516
- ARUP, U. & EKMAN, S. 1991. *Caloplaca ulcerosa* new to Sweden. *Graphis Scripta* 3(2): 46-48
- ARUP, U. & GRUBE, M. 1998. Molecular systematics of *Lecanora* subgenus *Placodium*. *Lichenologist* 30: 415-425
- ARUP, U. & GRUBE, M. 1999. Where does *Lecanora demissa* (Ascomycota, Lecanorales) belong? *Lichenologist* 31(5): 419-430
- ARUP, U. & GRUBE, M. 2000. Is *Rhizoplaca* (Lecanorales, lichenized Ascomycota) a monophyletic genus? *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne de Botanique* 78(3): 318-327
- AVISE, J. C. 1994. Molecular markers, natural history, and evolution. Chapman and Hall, New York.
- AVISE, J. C. & WOLLENBERG, K. 1997. Phylogenetics and the origin of species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94(15): 7748-7755
- BAKER, R. H. & DESALLE, R. 1997. Multiple sources of character information and the phylogeny of Hawaiian Drosophilids. *Systematic Biology* 46(4): 654-673
- BAKER, R. H. & GATESY, J. 2002. Is morphology still relevant? In: R. DeSalle, G. Giribet and W. Wheeler [eds.], *Molecular systematics and evolution: Theory and practice* 163-174. Birkhäuser Verlag, Basel, Switzerland.
- BARAL, H. O. 1992. Vital versus herbarium taxonomy - Morphological differences between living and dead cells of Ascomycetes, and their taxonomic implications. *Mycotaxon* 44(2): 333-390

- BARKER, F. K. & LUTZONI, F. 2002. The utility of the incongruence length difference test. *Systematic Biology* 51(4): 625-637
- BARRENO, E. & RICO, V. 1984. Sobre la biología de los líquenes I. Anatomía, morfología y estructuras vegetativas. *Anales de Biología (Sección Especial, 1)*: 161-195
- BARRETT, M., DONOGHUE, M. J. & SOBER, E. 1991. Against Consensus. *Systematic Zoology* 40(4): 486-493
- BAUM, D. A., SYTSA, K. J. & HOCH, P. C. 1994. A phylogenetic analysis of *Epilobium* (*Onagraceae*) based on nuclear ribosomal DNA-sequences. *Systematic Botany* 19(3): 363-388
- BELLEMÈRE, A. 1977. L'appareil apical de l'asque chez quelques Discomycètes: étude ultrastructurale comparative. *Revue de Mycologie* 41: 233-264
- BELLEMÈRE, A. 1994. Asci and ascospores in ascomycete systematics. In: D. E. Hawksworth [ed.], *Ascomycete Systematics. Problems and Perspectives in the Nineties* 111-126. NATO Advanced Science Institutes Series, Plenum Press, New York.
- BELLEMÈRE, A. & LETROUIT-GALINOU, M. A. 1981. The lecanoralean ascus: an ultrastructural preliminary study. In: D. R. Reynolds [ed.], *Ascomycete Systematics. The Luttrellian Concept* 54-70. Springer-Verlag, New York, Heidelberg, Berlin.
- BELLEMÈRE, A. & LETROUIT-GALINOU, M. A. 1982. Le développement des asques et des ascospores chez le *Caloplaca marina* Wedd. et chez quelques lichens de la famille des *Teloschistaceae* (*Caloplaca*, *Fulgensia*, *Xanthoria*): étude ultrastructurale. *Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie* 3(2): 95-137
- BELLEMÈRE, A. & LETROUIT-GALINOU, M. A. 1987. Differentiation of lichen asci including dehiscence and sporogenesis: an ultrastructural survey. In: E. Peveling [ed.], *Bibliotheca Lichenologica. Progress and Problems in Lichenology in the Eighties* 25: 137-161. J. Cramer, Berlin-Stuttgart.
- BELLEMÈRE, A. & LETROUIT-GALINOU, M. A. 1988. Asci, ascospores, and ascomata. In: M. Galun [ed.], *CRC Handbook of Lichenology. Volume I*: 161-179. CRC Press, Boca Raton.
- BELLEMÈRE, A., HAFELLNER, J. & LETROUIT-GALINOU, M. A. 1986. Ultrastructure et mode de déhiscence des asques chez les lichens des genres *Teloschistes* et *Apatoplaca* (*Teloschistaceae*). *Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie* 7: 189-211
- BERBEE, M. L. & TAYLOR, J. W. 1993. Dating the evolutionary radiations of the true fungi. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne de Botanique* 71(8): 1114-1127
- BERBEE, M. L. & TAYLOR, J. W. 2001. Fungal molecular evolution: gene trees and geologic time. In: D. J. McLaughlin, E. G. McLaughlin and P. A. Lemke [eds.], *The Mycota VII, Part B*: 229-245. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- BERRY, V. & GASCUEL, O. 1996. On the interpretation of bootstrap trees: appropriate threshold of clade selection and induced gain. *Molecular Biology and Evolution* 13(7): 999-1011
- BOHMAN, G. 1969. Anthraquinones from the genus *Caloplaca*. *Phytochemistry* 8: 1829-1830

- BREUSS, O. 1989. Zur Unterscheidung von *Caloplaca carphinea* und *C. scoriophila* (Lichenes, Teloschistaceae). *Linzer Biologische Beiträge* 21(2): 583-590
- BREUSS, O. 2001. Über *Caloplaca canariensis* (Lichenisierte Ascomyceten, Teloschistaceae). *Österreichische Zeitschrift für Pilzkunde* 10: 83-86
- BRIDGE, P. D. & ARORA, D. K. 1998. Interpretation of PCR methods for species definition. In: P. D. Bridge, D. K. Arora, R. P. Reddy and R. P. Elander [eds.], *Applications of PCR in Mycology*: 63-84. CAB International, Wallingford.
- BRUNS, T. D., WHITE, T. J. & TAYLOR, J. W. 1991. Fungal molecular systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 525-564
- BRUNS, T. D., VILGALYS, R., BARNS, S. M., GONZALEZ, D., HIBBETT, D. S., LANE, D. J., SIMON, L., STICKEL, S., SZARO, T. M., WEISBURG, W. G. & SOGIN, M. L. 1992. Evolutionary relationships within the fungi: analyses of nuclear small subunit rRNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 1(3): 231-241
- BUCKLEY, T. R. 2002. Model misspecification and probabilistic tests of topology: Evidence from empirical data sets. *Systematic Biology* 51(3): 509-523
- BUCKLEY, T. R. & CUNNINGHAM, C. W. 2002. The effects of nucleotide substitution model assumptions on estimates of nonparametric bootstrap support. *Molecular Biology and Evolution* 19: 394-504
- BUCKLEY, T. R., SIMON, C. & CHAMBERS, G. K. 2001. Exploring among-site rate variation models in a maximum likelihood framework using empirical data: Effects of model assumptions on estimates of topology, branch lengths, and bootstrap support. *Systematic Biology* 50(1): 67-86
- BUCKLEY, T. R., ARENSBURGER, P., SIMON, C. & CHAMBERS, G. K. 2002. Combined data, Bayesian phylogenetics, and the origin of the New Zealand cicada genera. *Systematic Biology* 51(1): 4-18
- BÜDEL, B. 1987. Zur Biologie und Systematik der Flechtengattungen *Heppia* und *Peltula* im südlichen Afrika. In: V. Wirth and J. Poelt [eds.], *Bibliotheca Lichenologica* 23: 1-105. J. Cramer, Berlin, Stuttgart.
- BÜDEL, B. 1990. Anatomical adaptations to the semiarid/arid environment in the lichen genus *Peltula*. In: H. M. Jahns [ed.], *Bibliotheca Lichenologica* 38: 47-61. J. Cramer, Berlin, Stuttgart.
- BÜDEL, B. & LANGE, O. L. 1994. The role of cortical and epinecral layers in the lichen genus *Peltula*. *Cryptogamic Botany* 4: 262-269
- BÜDEL, B. & SCHEIDEGGER, C. 1996. Thallus morphology and anatomy. In: T. H. Nash III [ed.], *Lichen biology*: 37-64. Cambridge University Press, Cambridge.
- BULL, J. J., HUELSENBECK, J. P., CUNNINGHAM, C. W., SWOFFORD, D. L. & WADDELL, P. J. 1993. Partitioning and combining data in phylogenetic analysis. *Systematic Biology* 42(3): 384-397

- BURNHAM, K. P. & ANDERSON, D. R. 1998. Model selection and inference: A practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York.
- BUTLER, D. K. & METZENBERG, R. L. 1989. Premeiotic change of nucleolus organizer size in *Neurospora*. *Genetics* 122(4): 783-791
- CALINSKI, T. & HARABASZ, J. 1974. A dendrite method for cluster analysis. *Communications in Statistics* 3: 1-27
- CAVALLI-SFORZA, L. L. & EDWARDS, A. W. 1967. Phylogenetic analysis: Models and estimation procedures. *American Journal of Human Genetics* 19(3): 233-257
- CHADEFAUD, M. 1960. Les végétaux non vasculaires (Cryptogamie). In: M. Chadeffaud and L. Emberger [eds.], *Traité de Botanique Systématique*. Tome I: xv + 1018. Masson and Cie Editeurs, Paris.
- CHADEFAUD, M. 1969. Remarques sur les parois, l'appareil apical et les réserves nutritives des asques. *Österreichische Botanische Zeitschrift* 116: 181-202
- CHADEFAUD, M. 1973. Les asques et la systématique des Ascomycètes. *Bulletin de la Société Mycologique de France* 89: 127-170
- CHADEFAUD, M., LETROUIT-GALINOÛ, M. A. & FAVRE, M. C. 1963. Sur l'évolution des asques du type archaéasce chez les Discomycètes de l'ordre des *Lecanorales*. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* 257: 4003-4005
- CHIPPINDALE, P. T. & WIENS, J. J. 1994. Weighting, partitioning, and combining characters in phylogenetic analysis. *Systematic Biology* 43(2): 278-287
- CLAUZADE, G. & RONDON, Y. 1959. Les lichens calcicoles de couleur vive (jaune, orangée, rouge) en Provence, au-dessous de 1000 mètres d'altitude. *Bulletin de la Société Linnéenne de Provence* 22: 18-35
- CLAUZADE, G. & ROUX, C. 1975. Étude écologique et phytosociologique de la végétation lichénique des roches calcaires non altérées dans les régions méditerranéenne et subméditerranéenne du Sud-Est de la France. *Bulletin du Museum d'Histoire Naturelle Marseille* 35: 153-208
- CLAUZADE, G. & ROUX, C. 1985. Likenoj de Okcidenta Europo. *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest, Nouvelle série - Numéro Spécial* 1: 1-893
- CLAUZADE, G. & ROUX, C. 1987. Likenoj de Okcidenta Europo. Suplemento 2a. *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest* 18: 177-214
- CLAUZADE, G. & ROUX, C. 1989. Likenoj de Okcidenta Europo. Suplemento 3a. *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest* 40: 73-110
- CLEMENTS, F. & SHEAR, C. 1931. The genera of Fungi. M.W. Wilson, New York. 456 pp.
- CLERC, P. 1998. Species concepts in the genus *Usnea* (lichenized Ascomycetes). *Lichenologist* 30(4-5): 321-340
- CODDINGTON, J. A. & SCHARFF, N. 1996. Problems with "soft" polytomies. *Cladistics-the International Journal of the Willi Hennig Society* 12(2): 139-145

- COPPINS, B. & FLETCHER, A. 2001. *Caloplaca* Th. Fr. In: Seaward, MRD [ed]: Lichen Atlas of the British Isles. Fascicle 6. *Caloplaca*. British Lichen Society, London. 287 pp.
- CRESPO, A. & ATIENZA, V. 1989. Sobre la flora y vegetación líquénica epifítica de las formaciones fruticosas de saladar. *Lazaroa* 11: 135-139
- CRESPO, A. & CUBERO, O. F. 1998. A molecular approach to the circumscription and evaluation of some genera segregated from *Parmelia* s. lat. *Lichenologist* 30: 369-380
- CRESPO, A., GAVILÁN, R., ELIX, J. A. & GUTIÉRREZ, G. 1999. A comparison of morphological, chemical and molecular characters in some parmelioid genera. *Lichenologist* 31: 451-460
- CRESPO, A., MOLINA, M. C., BLANCO, O., SCHROETER, B., SANCHO, L. G. & HAWKSWORTH, D. L. 2002. rDNA ITS and beta-tubulin gene sequence analyses reveal two monophyletic groups within the cosmopolitan lichen *Parmelia saxatilis*. *Mycological Research* 106: 788-795
- CUBERO, O. F. & CRESPO, A. 1998. IGS variability in species of the genus *Physconia*. In: M. Grube and M. Wedin [eds], *Process in molecular studies of lichens. Programme and Abstracts*: 11. Karl-Franzens-Universität, Graz.
- CUBERO, O. F., BRIDGE, P. D. & CRESPO, A. 2000. Terminal-sequence conservation identifies spliceosomal introns in ascomycete 18S RNA genes. *Molecular biology and evolution*. 17(5): 751-756
- CUBERO, O. F., CRESPO, A., ESSLINGER, T. L. & LUMBSCH, H. T. 2004. Molecular phylogeny of the genus *Physconia* (Ascomycota, Lecanorales) inferred from a Bayesian analysis of nuclear ITS rDNA sequences. *Mycological Research* 108: 498-505
- CULBERSON, C. F. 1986. Biogenetic Relationships of the Lichen Substances in the Framework of Systematics. *Bryologist* 89(2): 91-98
- CUMMINGS, M. P., HANDLEY, S. A., MYERS, D. S., REED, D. L., ROKAS, A. & WINKA, K. 2003. Comparing bootstrap and posterior probability values in the four-taxon case. *Systematic Biology* 52(4): 477-487
- CUNNINGHAM, C. W. 1997. Can three incongruence tests predict when data should be combined? *Molecular Biology and Evolution* 14(7): 733-740
- DAHL, E. 1952. On the use of lichen chemistry in lichen systematics. *Revue Bryologique et Lichénologique* 21(1-2): 119-134
- DAMGAARD, J. & SPERLING, F. A. H. 2001. Phylogeny of the water strider genus *Gerris* Fabricius (Heteroptera: Gerridae) based on COI mtDNA, EF-1 alpha nuclear DNA and morphology. *Systematic Entomology* 26(2): 241-254
- DARLU, P. & LECOINTRE, G. 2002. When does the incongruence length difference test fail? *Molecular Biology and Evolution* 19(4): 432-437

- DE CÁCERES, M., OLIVA, F. & FONT, X. 2003. A multivariate analysis program oriented towards distance-based classifications. In: CARME - Correspondence Analysis and Related Methods: Barcelona.
- DE QUEIROZ, A. 1993. For consensus (sometimes). *Systematic Biology* 42(3): 368-372
- DE QUEIROZ, A., DONOGHUE, M. J. & KIM, J. 1995. Separate versus combined analysis of phylogenetic evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 657-681
- DESALLE, R. & BROWER, A. V. Z. 1997. Process partitions, congruence, and the independence of characters: Inferring relationships among closely related Hawaiian *Drosophila* from multiple gene regions. *Systematic Biology* 46(4): 751-764
- DODGE, C. 1948. Lichens and lichen parasites. *Report of the British Australia New Zeland Antarctic Research Expedition, Series B., 7: 1-276*
- DODGE, C. 1971. Some lichens of tropical Africa. V. *Lecanoraceae to Physciaceae. Beihefte zur Nova Hedwigia* 38: 1-225
- DODGE, C. 1973. Lichen flora of the antarctic continent and adjacent islands. Phoenix Publishing Co., Canaan, New Hampshire. xii + 389 pp.
- DODGE, C. W. & BAKER, G. E. 1938. The second byrd antarctic expedition. Botany. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 25: 515-718
- DOLPHIN, K., BELSHAW, R., ORME, C. D. L. & QUICKE, D. L. J. 2000. Noise and incongruence: Interpreting results of the incongruence length difference test. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17(3): 401-406
- DOUADY, C. J., DELSUC, F., BOUCHER, Y., DOOLITTLE, W. F. & DOUZERY, E. J. P. 2003a. Comparison of Bayesian and maximum likelihood bootstrap measures of phylogenetic reliability. *Molecular Biology and Evolution* 20(2): 248-254
- DOUADY, C. J., DOSAY, M., SHIVJI, M. S. & STANHOPE, M. J. 2003b. Molecular phylogenetic evidence refuting the hypothesis of Batoidea (rays and skates) as derived sharks. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26(2): 215-221
- DOYLE, J. J. 1992. Gene trees and species trees - Molecular systematics as one-character taxonomy. *Systematic Botany* 17(1): 144-163
- DOYLE, J. J. & DAVIS, J. I. 1998. Homology in molecular phylogenetics: a parsimony perspective. In: P. S. Soltis, D. E. Soltis and J. J. Doyle [eds.], *Molecular systematics of plants*: 101-131. Chapman and Hall, New York.
- DU RIETZ, G. 1924. Die Soredien und Isidien der Flechten. *Svensk Botanisk Tidskrift Utgifven of Svenska Botaniska Föreningen* 18: 371-396
- DUGHI, R. 1952. Un problème de lichénologie non résolu: l'origine et la signification de l'apothécie lecanorine. *Annales de la Faculté des Sciences de Marseille, ser. II* 21(3): 219-243

- DYER, P. S. & MURTAGH, G. J. 2001. Variation in the ribosomal ITS-sequence of the lichens *Buellia frigida* and *Xanthoria elegans* from the Vestfold Hills, eastern Antarctica. *Lichenologist* 33(2): 151-159
- EERNISSE, D. J. & KLUGE, A. G. 1993. Taxonomic congruence versus total evidence, and Amniote phylogeny inferred from fossils, molecules, and morphology. *Molecular Biology and Evolution* 10(6): 1170-1195
- EFRON, B. 1979. Bootstrap methods: another look at the jackknife. *Annals of Statistics* 7: 1-26
- EFRON, B., HALLORAN, E. & HOLMES, S. 1996. Bootstrap confidence levels for phylogenetic trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 93(14): 7085-7090
- EGAN, R. 1987. A fifth checklist of the lichen-forming, lichenicolous and allied fungi of the continental United States and Canada. *Bryologist* 90(2): 77-173
- EGEA, J. M. 1984. Contribución al conocimiento del género *Caloplaca* Th. Fr. en España: especies saxícolas. *Collectanea Botanica* 15: 173-204
- EKMAN, S. & JORGENSEN, P. M. 2002. Towards a molecular phylogeny for the lichen family Pannariaceae (Lecanorales, Ascomycota). *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne de Botanique* 80(6): 625-634
- ELIX, J. A. 1996. Biochemistry and secondary metabolites. In: T. H. Nash III [ed.], *Lichen biology*: 154-180. Cambridge University Press, Cambridge.
- ERIKSSON, O. E. 1999. Outline of Ascomycota - 1999. *Myconet* 3: 1-88
- ERIKSSON, O. E. 2005. Outline of Ascomycota - 2005. *Myconet* 11: 1-113
- ERIKSSON, O. E. & HAWKSWORTH, D. L. 1985. Outline of the Ascomycetes -1985. *Systema Ascomycetum* 4: 1-79
- ERIKSSON, O. E. & HAWKSWORTH, D. L. 1986. Systema Ascomycetum. *Systema Ascomycetum*. 5. Umeå.
- ERIKSSON, O. E. & HAWKSWORTH, D. L. 1991. Notes on Ascomycete systematics - Nos 1252-1293. *Systema Ascomycetum* 10(2): 135-149
- ERIKSSON, O. E., BARAL, H. O., CURRAH, R. S., HANSEN, K., KURTZMAN, C. P., RAMBOLD, G. & LAESSOE, T. 2001. Outline of Ascomycota - 2001. *Myconet* 7: 1-88
- ERIKSSON, O. E., BARAL, H. O., CURRAH, R. S., HANSEN, K., KURTZMAN, C. P., RAMBOLD, G. & LAESSOE, T. 2003. Outline of Ascomycota - 2003. *Myconet* 9: 1-89
- ERIKSSON, O. E., BARAL, H. O., CURRAH, R. S., HANSEN, E. S., KURTZMAN, C. P., RAMBOLD, G. & LAESSØE, T. 2004. Outline of Ascomycota - 2004. *Myconet* 10: 1-99
- ERIXON, P., SVENBLAD, B., BRITTON, T. & OXELMAN, B. 2003. Reliability of Bayesian posterior probabilities and bootstrap frequencies in phylogenetics. *Systematic Biology* 52(5): 665-673
- ERTL, L. 1951. Über die Lichtverhältnisse in Laubflechten. *Planta* 39(3): 245-270

- ESSLINGER, T. L. 1977. A chemosystematic revision of the brown *Parmeliae*. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 42: 1-211
- FARRIS, J. S. 1970. Methods for computing Wagner trees. *Systematic Zoology* 19(1): 83-92
- FARRIS, J. S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. In: N. I. Platnik and V. A. Funk, *Advances in Cladistics. Proceedings of the Second Meeting of the Willi Hennig Society*: 7-36. N. Y. Columbia University Press.
- FARRIS, J. S. 1999. Likelihood and inconsistency. *Cladistics-the International Journal of the Willi Hennig Society* 15(2): 199-204
- FARRIS, J. S., KÄLLERSJÖ, M., KLUGE, A. G. & BULT, C. 1994. Testing significance of incongruence. *Cladistics-the International Journal of the Willi Hennig Society* 10(3): 315-319
- FARRIS, J. S., ALBERT, V. A., KÄLLERSJÖ, M., LIPSCOMB, D. & KLUGE, A. G. 1996. Parsimony jackknifing outperforms neighbor-joining. *Cladistics-the International Journal of the Willi Hennig Society* 12(2): 99-124
- FELSENSTEIN, J. 1978. Cases in which parsimony and compatibility will be positively misleading. *Systematic Biology* 27: 401-410
- FELSENSTEIN, J. 1981a. A likelihood approach to character weighting and what it tells us about parsimony and compatibility. *Biological Journal of the Linnean Society* 16: 183-196
- FELSENSTEIN, J. 1981b. Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach. *Journal of the Molecular Evolution* 17(6): 368-376
- FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791
- FELSENSTEIN, J. 1988. Phylogenies from molecular sequences: inference and reliability. *Annual Review of Genetics* 22: 521-565
- FELSENSTEIN, J. & KISHINO, H. 1993. Is there something wrong with the Bootstrap on phylogenies - A reply to Hillis and Bull. *Systematic Biology* 42(2): 193-200
- FILSON, R. B. 1984. *Xanthoria elegans* and its synonyms in Antarctica. *Lichenologist* 16:311-312
- FINK, B. 1910. The lichens of Minnesota. *Contributions from the United States National Herbarium* 14(1): 1-xvii, 1-269
- FITCH, W. M. 1966. An improved method of testing for evolutionary homology. *Journal of Molecular Biology* 16(1): 9-16
- FITCH, W. M. 1970. Distinguishing homologous from analogous proteins. *Systematic Zoology* 19(2): 99-113
- FITCH, W. M. 1971. Toward defining course of evolution - Minimum change for a specific tree topology. *Systematic Zoology* 20(4): 406-416
- FOLLMANN, G. 1963. Observaciones acerca de la distribución de los líquenes chilenos. Parte I. *Xanthopeltis rupicola* Sant. *Revista Universitaria [Universidad Católica de Chile]* 47: 33-37

- FRANC, N. & KÄRNEFELT, E. I. 1998. Phylogeny of *Xanthoria calcicola* and *X. parietina*, based on ITS sequences. *Graphis scripta* 9(2): 49-54
- FRELIN, C. & VUILLEUMIER, F. 1979. Biochemical methods and reasoning in systematics. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 17(1): 1-10
- FREUDENSTEIN, J. V. & CHASE, M. W. 2001. Analysis of mitochondrial *nad1b-c* intron sequences in *Orchidaceae*: Utility and coding of length-change characters. *Systematic Biology* 26: 643-657
- FREY, E. 1936. Vorarbeiten zu einer Monographie der Umbilicariaceen. *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft* 45: 198-230
- FRIES, T. 1860. Lichenes Arctoi Europae Groenlandiaeque hactenus cogniti. *Nova Acta Regia Societatis Scientiarum Upsaliensis, ser. 3, 3*: 1-298
- FRIES, T. 1871. Lichenographia Scandinavica sive dispositio lichenum in Dania, Suecia, Norvegia, Fennia, Lapponia Rossica hactenus collectorum. Vol. I Archilichenes discocarpos continens. Pars. I. Uppsala. 324 pp.
- FRÖDÉN, P. & LINDBLOM, L. 2003. *Josefpoeltia parva*, a new combination in *Josefpoeltia* (Teloschistaceae). *Bryologist* 106(3): 447-450
- FRÖDÉN, P. & LASSEN, P. 2004. Typification and emendation of *Seiropora* Poelt to include species segregated from *Teloschistes* Norman. *Lichenologist* 36(5): 289-298
- GALLOWAY, D. J. & APTROOT, A. 1995. Bipolar lichens: a review. *Cryptogamic Botany* 5: 184-191
- GARDES, M. & BRUNS, T. D. 1993. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes - Application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Molecular Ecology* 2: 113-118
- GARGAS, A., DEPRIEST, P. T., GRUBE, M. & TEHLER, A. 1995. Multiple origins of lichen symbioses in fungi suggested by SSU rDNA phylogeny. *Science* 268(5216): 1492-1495
- GATESY, J. & ARCTANDER, P. 2000. Hidden morphological support for the phylogenetic placement of *Pseudoryx nghetinhensis* with bovine bovids: A combined analysis of gross anatomical evidence and DNA sequences from five genes. *Systematic Biology* 49(3): 515-538
- GATESY, J., AMATO, G., NORELL, M., DESALLE, R. & HAYASHI, C. 2003. Combined support for wholesale taxic atavism in gavialine crocodylians. *Systematic Biology* 52(3): 403-422
- GAYA, E. 2000. Introducció a l'estudi del gènere *Caloplaca* (Teloschistaceae, Líquens). Aproximació a la diferenciació morfològica dels tàxons dels grups de *Caloplaca saxicola* i *C. biatorina*. Màster en Biologia Experimental. Barcelona. 75 pp.
- GAYA, E., NAVARRO-ROSINÉS, P. & LLIMONA, X. 1999. Primera aproximación a la diferenciació morfològica de los tàxones de los grupos *Caloplaca saxicola* y *C. biatorina*. Abstracts, XIII Simposio de botánica criptogámica. In: *XIII Simposio de botánica criptogámica*: 116. Madrid
- GAYA, E., NAVARRO-ROSINÉS, P., ROUX, C. & LLIMONA, X. 2000. *Caloplaca biatorinoides* (Clauz. et C. Roux) Gaya, Nav.-Ros. et C. Roux comb. nov. an overlooked taxon of the group of

- C. saxicola*. Abstracts, The Fourth IAL Simposium, Progress and problems at the turn of the millenium. In: *The Fourth IAL Simposium, Progress and problems at the turn of the millenium*: 23. Barcelona
- GAYA, E., LUTZONI, F., ZOLLER, S. & NAVARRO-ROSINÉS, P. 2003. Phylogenetic study of *Fulgensia* and allied *Caloplaca* and *Xanthoria* species (*Teloschistaceae*, lichen-forming ascomycota). *American Journal of Botany* 90(7): 1095-1103
- GILBERT, O. L. 1971. Studies along the edge of a lichen desert. *Lichenologist* 5: 11-17
- GILBERT, O. L. 1978. *Fulgensia* in the British Isles. *Lichenologist* 10(1): 33-45
- GIRALT, M., NIMIS, P. L. & POELT, J. 1992. Studien über den Formenkreis von *Caloplaca flavorubescens* in Europa. *Cryptogamie, Bryologie-Lichénologie* 13(2): 261-273
- GIRALT, M., NIMIS, P. L. & POELT, J. 1993. Studien über einige Arten der Flechtengattung *Xanthoria* mit isidiiformen vegetativen Diasporen. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 74: 271-285
- GIRIBET, G. 2001. Exploring the behavior of POY, a program for direct optimization of molecular data. *Cladistics-the International Journal of the Willi Hennig Society* 17(1 Pt 2): S60-S70
- GIRIBET, G. & WHEELER, W. C. 1999. On gaps. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 13(1): 132-143
- GIRIBET, G. & WHEELER, W. 2002. On bivalve phylogeny: a high-level analysis of the Bivalvia (Mollusca) based on combined morphology and DNA sequence data. *Invertebrate Biology* 121(4): 271-324
- GIRIBET, G., EDGEcombe, G. D. & WHEELER, W. C. 2001. Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology. *Nature* 413: 157-161
- GLADSTEIN, D. S. & WHEELER, W. C. 1997. POY: the optimization of alignment characters. <ftp.amnh.org/pub/wheeler/programs/poy>. American Museum of Natural History, New York.
- GLÜCK, H. 1899. Entwurf zu einer vergleichenden Morphologie der Flechtenspermogonien. *Verhandlungen de Naturhistorish-Medizinischen Vereins zu Heidelberg N.F.* 6(2): 81-216
- GOFFINET, B. & MIADLIKOWSKA, J. 1999. *Peltigera phyllidiosa* (*Peltigeraceae*, Ascomycotina), a new species from the Southern Appalachians corroborated by its sequences. *Lichenologist* 31: 247-256
- GOLDMAN, N. 1993. Statistical tests of models of DNA substitution. *Journal of molecular evolution* 36: 182-198
- GOLDMAN, N., ANDERSON, J. P. & RODRIGO, A. G. 2000. Likelihood-based tests of topologies in phylogenetics. *Systematic biology* 49: 652-670
- GOLENBERG, E. M., CLEGG, M. T., DURBIN, M. L., DOEBLEY, J. & MA, D. P. 1993. Evolution of a noncoding region of the chloroplast genome. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 2(1): 52-64

- GRAHAM, S. W., KOHN, J. R., MORTON, B. R., ECKENWALDER, J. E. & BARRETT, S. C. H. 1998. Phylogenetic congruence and discordance among one morphological and three molecular data sets from Pontederiaceae. *Systematic Biology* 47(4): 545-567
- GRAYBEAL, A. 1998. Is it better to add taxa or characters to a difficult phylogenetic problem? *Systematic biology*. 47(1): 9-17
- GRONER, U. & LAGRECA, S. 1997. The 'Mediterranean' *Ramalina panizzei* north of the Alps: Morphological, chemical and rDNA sequence data. *Lichenologist* 29: 441-454
- GRUBE, M. 1998. Classification and phylogeny in the *Arthoniales* (lichenized ascomycetes). *Bryologist* 101(3): 377-391
- GRUBE, M. & ARUP, U. 2001. Molecular and morphological evolution in the *Physciaceae* (*Lecanorales*, lichenized Ascomycotina), with special emphasis on the genus *Rinodina*. *Lichenologist* 33: 63-72
- GRUBE, M. & KROKEN, S. 2000. Molecular approaches and the concept of species and species complexes in lichenized fungi. *Mycological Research* 104: 1284-1294
- GRUBE, M. & WINKA, K. 2002. Progress in understanding the evolution and classification of lichenized ascomycetes. *Mycologist* 16(2): 67-76
- GRUBE, M., GUTMANN, B., ARUP, U., DE LOS RIOS, A., MATTSSON, J. E. & WEDIN, M. 1999. An exceptional group-I intron-like insertion in the SSU rDNA of lichen mycobionts. *Current Genetics* 35(5): 536-541
- GRUBE, M., BALOCH, E. & ARUP, U. 2004. A phylogenetic study of the *Lecanora rupicola* group (*Lecanoraceae*, Ascomycota). *Mycological Research* 108: 506-514
- HAFELLNER, J. 1981. Monographie der Flechtengattung *Letrouitia* (*Lecanorales*, *Teloschistineae*). *Nova Hedwigia* 35: 645-729
- HAFELLNER, J. 1984. Studien in Richtung einer natürlicheren Gliederung der Sammelfamilien *Lecanoraceae* und *Lecideaceae*. In: H. Hertel and F. Oberwinkler [eds.], *Beiheft zur Nova Hedwigia. Beiträge zur Lichenologie. Festschrift J. Poelt* 79: 241-371. J. Cramer, Vaduz.
- HAFELLNER, J. 1988. Principles of classification and main taxonomic groups. In: M. Galun [ed.], *CRC Handbook of Lichenology. Volume III*: 41-52. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- HAFELLNER, J. 1994. Problems in *Lecanorales* systematics. In: D. L. Hawksworth [ed.], *Ascomycete Systematics: problems and perspectives in the nineties* A269: 315-320. NATO Advanced Science Institutes Series, Plenum Press, New York.
- HAFELLNER, J. & BELLEMÈRE, A. 1981a. Elektronenoptische Untersuchungen an Arten der Flechtengattung *Letrouitia* gen. nov. *Nova Hedwigia* 35: 263-312
- HAFELLNER, J. & BELLEMÈRE, A. 1981b. Elektronenoptische Untersuchungen an Arten der Flechtengattung *Bombyliospora* und die taxonomischen Konsequenzen. *Nova Hedwigia* 35: 207-235

- HAFELLNER, J. & POELT, J. 1979. Die Arten der Gattung *Caloplaca* mit pluriloculären Sporen (*Meroplacis*, *Triophthalmidium*, *Xanthocarpia*). *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 46: 1-41
- HAFELLNER, J., MAYRHOFER, H. & POELT, J. 1979. Die Gattungen der Flechtenfamilie *Physciaceae*. *Herzogia* 5: 39-79
- HAFELLNER, J., HERTEL, H., RAMBOLD, G. & TIMDAL, E. 1994. *Discussion 4: Lecanorales*. In: D. L. Hawksworth [ed.], *Ascomycete Systematics: problems and perspectives in the nineties* A269: 379-387. NATO Advanced Science Institutes Series, Plenum Press, New York.
- HALE, M. 1976. Lichen structure viewed with the scanning electron microscope. In: D. H. Brown, D. L. Hawksworth and R. H. Bailey [eds.], *Lichenology: Progress and Problems* 1-15. Academic Press, London.
- HALE, M. 1981. Pseudocyphellae and pored epicortex in the *Parmeliaceae*: their delimitation and evolutionary significance. *Lichenologist* 13: 1-10
- HALE, M. 1983. *The Biology of Lichens*. Third Edition. A. Willis and M. Sleight. A series of student texts in contemporary biology. Edward Arnold, London. 190 pp.
- HANNEMANN, B. 1973. Anhangsorgane der Flechten, ihre Strukturen und ihre systematische Verteilung. *Bibliotheca Lichenologica* 1. J. Cramer, Lehre. 123 pp.
- HANSEN, E. 2001. Lichens and lichenicolous fungi from Washington Land, western North Greenland. *Folia Cryptogamica Estonica* 38: 1-8
- HANSEN, E. 2002. Lichens from Inglefield Land, NW Greenland. *Willdenowia* 32: 105-125
- HANSEN, E., POELT, J. & SØCHTING, U. 1987. Die Flechtengattung *Caloplaca* in Grönland. *Meddelelser om Gronland, Bioscience* 25: 1-52
- HARMAND, J. 1913. *Lichens de France. Catalogue systématique et descriptif*. Bd. 5: Crustacés (Pannariés, Heppiés, Lécanorés, Pertusariés, Thélotrémés). Librairie des sciences naturelles Paul Klincksieck. Léon Lhomme Succ., Paris. 1185 pp.
- HASEGAWA, M., KISHINO, H. & YANO, T. 1985. Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. *Journal of molecular evolution*. 22(2): 160-174
- HASTINGS, W. K. 1970. Monte-Carlo sampling methods using Markov chains and their applications. *Biometrika* 57(1): 97-109
- HAUSCHILD, G. 1970. Die Anthraquinone von *Caloplacaceae* und *Teloschistaceae* (Lichenes). Dissertation. Rheinischen Friederich-Wilhelms-Universität Bonn. 98 pp.
- HAUSCHILD, G., STEINER, M. & GLOMBITZA, K. W. 1971. Quantitative Bestimmungen der Anthrachinone einiger Flechten. *Planta Medica* 20(1): 1-7
- HAWKSWORTH, D. L. 1988. Conidiomata, conidiogenesis, and conidia. In: M. Galun [ed.], *CRC Handbook of Lichenology. Volume I*: 181-193. CRC Press, Boca Raton.
- HAWKSWORTH, D. L. & ERIKSSON, O. E. 1986. The names of accepted orders of ascomycetes. *Systema Ascomycetum* 5(1): 175-184

- HAWKSWORTH, D. L. & HILL, D. J. 1984. The lichen-forming fungi. Blackie, Glasgow and London. 158 pp.
- HAWKSWORTH, D. L., KIRK, P. M., SUTTON, B. C. & PEGLER, D. N. 1995. Dictionary of the Fungi. 8th edition. CAB International, Wallingford. 616 pp.
- HEIDMARSSON, S. 2003. Molecular study of *Dermatocarpon miniatum* (Verrucariales) and allied taxa. *Mycological Research* 107: 459-468
- HELMS, G., FRIEDL, T. & RAMBOLD, G. 2003. Phylogenetic relationships of the *Physciaceae* inferred from rDNA sequence data and selected phenotypic characters. *Mycologia* 95(6): 1078-1099
- HENSSEN, A. & JAHNS, H. M. 1974. Lichenes. Georg Thieme Verlag, Stuttgart. 467 pp.
- HENSSEN, A., KEUCK, G., RENNER, B. & VOBIS, G. 1981. The lecanoralean centrum. In: D. R. Reynolds [ed.], *Ascomycete Systematics. The Luttrellian Concept* 138-234. Springer-Verlag, New York, Heidelberg, Berlin.
- HIBBET, D. S. & VILGALYS, R. 1993. Phylogenetic relationships of *Lentinus* (Basidiomycotina) inferred from molecular and morphological characters. *Systematic Botany* 18: 409-433
- HILLIS, D. M. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 23-42
- HILLIS, D. M. 1994. Homology in molecular biology. In: B. K. Hall [ed.], *Homology: The Hierarchical Basis of Comparative Biology*: 339-367. Academic Press, New York.
- HILLIS, D. M. 1996. Inferring complex phylogenies. *Nature* 383(6596): 130-131
- HILLIS, D. M. 1998. Taxonomic sampling, phylogenetic accuracy, and investigator bias. *Systematic biology*. 47(1): 3-8
- HILLIS, D. M. & BULL, J. J. 1993. An empirical-test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. *Systematic Biology* 42(2): 182-192
- HILLIS, D. M. & WIENS, J. J. 2000. Molecules versus morphology in systematics: Conflicts, artifacts, and misconceptions. In: J. J. Wiens [ed.], *Phylogenetic analysis of morphological data*: 1-19. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- HILLIS, D. M., HUELSENBECK, J. P. & CUNNINGHAM, C. W. 1994. Application and accuracy of molecular phylogenies. *Science* 264(5159): 671-677
- HILLIS, D. M., MORITZ, C. & MABLE, B. K. 1996. Molecular Systematics. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. 655 pp.
- HILLMANN, J. 1930. Studien über die Flechtengattung *Teloschistes* Norm. *Hedwigia* 69: 303-343
- HOFFMANN, G. F. 1784. Enumeratio lichenum iconibus et descriptionibus illustrata. Fasc. I (unicus). cum tab. aen. 22. W. Walther, Erlangen.
- HÖGBERG, N., KROKEN, S., THOR, G. & TAYLOR, J. W. 2002. Reproductive mode and genetic variation suggest a North American origin of European *Letharia vulpina*. *Molecular Ecology* 11(7): 1191-1196

- HOLDER, M. & LEWIS, P. O. 2003. Phylogeny estimation: traditional and bayesian approaches. *Nature Reviews Genetics* 4(4): 275-284
- HONEGGER, R. 1978. The ascus apex in lichenized fungi I. The *Lecanora*-, *Peltigera*- and *Teloschistes*-types. *Lichenologist* 10: 47-67
- HONEGGER, R. 1982a. Ascus structure and function, ascospore delimitation, and phycobiont cell wall types associated with the *Lecanorales* (lichenized ascomycetes). *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 52: 417-429
- HONEGGER, R. 1982b. The ascus apex in lichenized fungi III. The *Pertusaria*-type. *Lichenologist* 14: 205-217
- HONEGGER, R. 1983. The ascus apex in lichenized fungi IV. *Baeomyces* and *Icmadophila* in comparison with *Cladonia* (*Lecanorales*) and the non-lichenized *Leotia* (*Helotiales*). *Lichenologist* 15: 57-71
- HONEGGER, R. 1984. Ultrastructural studies on conidiomata, conidiophores, and conidiogenous cells in six lichen-forming ascomycetes. *Canadian Journal of Botany* 62: 2081-2093
- HONEGGER, R. 1991. Haustoria-like structures and hydrophobic cell wall surface layers in lichens. In: K. Mendgen and D. Lesemann [eds.], *Electron microscopy of plant pathogens*: 277-290. Springer-Verlag, Berlin.
- HONEGGER, R. 1998. The lichen symbiosis - what is so spectacular about it? *Lichenologist* 30(3): 193-212
- HONEGGER, R. 2001. The Symbiotic phenotype of lichen-forming ascomycetes. In: B. Hock [ed.], *The Mycota IX. Fungal Associations*: 165-188. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- HUELSENBECK, J. P. 1995. Performance of phylogenetic methods in simulation. *Systematic Biology* 44(1): 17-48
- HUELSENBECK, J. P. 1997. Is the Felsenstein zone a fly trap? *Systematic Biology* 46(1): 69-74
- HUELSENBECK, J. P. & BULL, J. J. 1996. A likelihood ratio test to detect conflicting phylogenetic signal. *Systematic Biology* 45(1): 92-98
- HUELSENBECK, J. P. & CRANDALL, K. A. 1997. Phylogeny estimation and hypothesis testing using maximum likelihood. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 437-466
- HUELSENBECK, J. P. & HILLIS, D. M. 1993. Success of phylogenetic methods in the 4-taxon case. *Systematic Biology* 42(3): 247-264
- HUELSENBECK, J. P. & RONQUIST, F. 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics. Applications Note* 17(8): 754-755
- HUELSENBECK, J. P., BULL, J. J. & CUNNINGHAM, C. W. 1996. Combining data in phylogenetic analysis. *Trends in Ecology and Evolution* 11(4): 152-158
- HUELSENBECK, J. P., RANNALA, B. & MASLY, J. P. 2000. Accommodating phylogenetic uncertainty in evolutionary studies. *Science* 288(5475): 2349-2350
- HUELSENBECK, J. P., RONQUIST, F., NIELSEN, R. & BOLLECK, J. P. 2001. Bayesian inference of phylogeny and its impact on evolutionary biology. *Science* 294: 2310-2314

- HUELSENBECK, J. P., LARGET, B., MILLER, R. E. & RONQUIST, F. 2002. Potential applications and pitfalls of Bayesian inference of phylogeny. *Systematic Biology* 51(5): 673-88
- IHLEN, P. G. & EKMAN, S. 2002. Outline of phylogeny and character evolution in *Rhizocarpon* (*Rhizocarpaceae*, lichenized Ascomycota) based on nuclear ITS and mitochondrial SSU ribosomal DNA sequences. *Biological Journal of the Linnean Society* 77(4): 535-546
- IVANOVA, N. V. & HAFELLNER, J. 2002. Searching for the correct placement of *Megaspora* by use of ITS1 and ITS2 rDNA sequence data. In: X. Llimona, H. T. Lumbsch and S. Ott [eds.], *Bibliotheca Lichenologica. Progress and Problems in Lichenology at the Turn of the Milenium* 82: 113-122. J. Cramer, Berlin, Stuttgart.
- IVANOVA, N. V., DEPRIEST, P. T., BOBROVA, V. K. & TROITSKY, A. V. 1999. Phylogenetic analysis of the lichen family *Umbilicariaceae* based on nuclear ITS1 and ITS2 rDNA sequences. *Lichenologist* 31: 477-489
- JAHNS, H. M. 1970. Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Cladoniaceen unter besonderer Berücksichtigung des Podetien-Problems. *Nova Hedwigia* 20(1): 1-vi, 1-177
- JAHNS, H. M. 1973. Anatomy, morphology and development. In: V. Ahmadjian and M. E. Hale [eds.], *The Lichens*: 3-58. Academic Press, New York and London.
- JAHNS, H. M. 1988. The lichen thallus. In: M. Galun [ed.], *Handbook of Lichenology. Volume I*: 95-143. CRC Press, Inc., Boca Raton.
- JATTA, A. 1909-11. Flora italica cryptogama III Lichenes. 3. Tip. Cappelli, Rocca di S. Casciano, 958 pp.
- JENNER, R. A. 2004. Accepting partnership by submission? Morphological phylogenetics in a molecular millennium. *Systematic biology*. 53(2): 333-42
- JENNER, R. A. & SCHRAM, F. R. 1999. The grand game of metazoan phylogeny: rules and strategies. *Biological Reviews* 74(2): 121-142
- JONES, T. R., KLUGE, A. G. & WOLF, A. J. 1993. When theories and methodologies clash - a phylogenetic reanalysis of the North-American Ambystomatid Salamanders (Caudata, Ambystomatidae). *Systematic Biology* 42(1): 92-101
- KALB, K. 2001. New or otherwise interesting Lichens. In: P. M. McCarthy, G. Kantvilas and Louwhoff, S.H.J.J. [eds.], *Bibliotheca Lichenologica*: 141-167. J. Cramer, Berlin, Stuttgart.
- KAPPEN, L. 1988. Ecophysiological relationships in different climatic regions. In: M. Galun [ed.], *Handbook of Lichenology. Volume II*: 37-100. CRC Press, Inc., Boca Raton.
- KAPPEN, L. & STRAKA, H. 1988. Pollen and spores transport into the Antarctic. *Polar Biology* 8(3): 173-180
- KÄRENLAMPI, L. 1965. Suomen loistojakalien (*Caloplaca*, alasuku *Gasparrinia*) maarityskaava. *Luonnon Tutkija* 69: 178-180
- KÄRNEFELT, I. 1987. A new species of *Caloplaca* from southern Africa. *Bothalia* 17: 41-43

- KÄRNEFELT, I. 1988a. Morphology and biogeography of saxicolous *Caloplaca* in southern Africa. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 25: 439-452
- KÄRNEFELT, I. 1988b. Two closely related species of *Caloplaca* (*Teloschistaceae*, Lichenes) from Namib Desert. *Bothalia* 18: 51-56
- KÄRNEFELT, I. 1989. Morphology and phylogeny in the *Teloschistales*. *Cryptogamic Botany* 1: 147-203
- KÄRNEFELT, I. 1990. Isidiate taxa in the *Teloschistaceae* and their ecological and evolutionary significance. *Lichenologist* 22(3): 307-320
- KÄRNEFELT, I. 1991. Evolutionary rates in the *Teloschistaceae*. In: D. Galloway [ed.], *Tropical Lichens: Their Systematics, Conservation, and Ecology* 43: 105-122. The Systematics Association Special Volume, Clarendon Press, Oxford.
- KÄRNEFELT, I. 1994. Discussion 6. *Caliciales*, *Graphidales*, and *Teloschistales*. Leaders: Aptroot, A., Kärnefelt, I. and Tibell, L. In: D. L. Hawksworth [eds.], *Ascomycete Systematics: problems and perspectives in the nineties* A269: NATO Advanced Science Institutes Series, Plenum Press, New York.
- KÄRNEFELT, I. 1998. Problems related to the marine lobate and subfruticose species of *Caloplaca* [Mariinsete holmiste ja poolpoosasjate kuldsamblike (*Caloplaca*) liikidega seotud probleemid]. *Folia Cryptogamica Estonica* 32: 27-35
- KÄRNEFELT, I. 2003. Three species of *Caloplaca* in Australia with different reproductive models. In: M. Jensen [ed.], *Bibliotheca Lichenologica. Lichenological Contributions in Honour of G.B. Feige*: 341-350. J. Cramer, Berlin, Stuttgart.
- KÄRNEFELT, I., MATTSSON, J. E. & THELL, A. 1992. Evolution and phylogeny of cetrarioid Lichens. *Plant Systematics and Evolution* 183(1-2): 113-160
- KÄRNEFELT, I., KONDRATYUK, S., SØCHTING, U., FRÖDÉN, P. & ARUP, U. 2002. Two new species of *Caloplaca* (*Teloschistaceae*) from the southern hemisphere. *Bryologist* 105(3): 301-309
- KASALICKY, T., DÖRING, H., RAMBOLD, G. & WEDIN, M. 2000. A comparison of ITS and LSU nrDNA phylogenies of *Fulgensia* (*Teloschistaceae*, *Lecanorales*), a genus of lichenised ascomycetes. *Canadian Journal of Botany* 78: 1580-1589
- KAUFF, F. & LUTZONI, F. 2002. Phylogeny of the *Gyalectales* and *Ostropales* (Ascomycota, Fungi): among and within order relationships based on nuclear ribosomal RNA small and large subunits. *Molecular phylogenetics and evolution*. 25(1) :138-56
- KAUFF, F., MIADLIKOWSKA, J. & LUTZONI, F. 2003. ARC - a program for Ambiguous Regions Coding. <http://www.lutzonilab.net/pages/download.shtml>. v.1.5. Durham, Duke University, USA.
- KHODOSOVTSSEV, A., KONDRATYUK, S. & KÄRNEFELT, I. 2002. *Caloplaca albopustulata*, a new saxicolous lichen from Crimea Peninsula, Ukraine. *Graphis Scripta* 13: 5-8

- KHODOSOVTSSEV, A. Y., KONDRATYUK, S., MAKAROVA, I. & OXNER, A. 2004. Handbook of the lichens of Russia. 9. *Fuscideaceae, Teloschistaceae*. Hayka. 338 pp.
- KILIAS, H. 1985. *Cephalophysis* (Hertel) Kiliias gen. nov., eine weitere Gattung der *Teloschistaceae* mit einzelligen Sporen. *Herzogia* 7(1-2): 181-190
- KILIAS, H. 1981. Revision gesteinsbewohnender Sippen der Flechtengattung *Catillaria* Massal. in Europa. *Herzogia* 5: 209-448
- KIM, J. H. 1996. General inconsistency conditions for maximum parsimony: Effects of branch lengths and increasing numbers of taxa. *Systematic Biology* 45(3): 363-374
- KIRK, P. M. & ANSELL, A. E. 1992. Authors of Fungal Names: A list of authors of scientific names of fungi, with recommended standard forms of their names, including abbreviations. Index of Fungi, Supplement, C.A.B. International, Wallingford. 95 pp.
- KIRK, P. M., CANNON, P. F., DAVID, J. C. & STALPERS, J. A. 2001. Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi. CAB International, Wallingford. 655 pp.
- KISHINO, H. & HASEGAWA, M. 1989. Evaluation of the maximum-likelihood estimate of the evolutionary tree topologies from DNA-sequence data, and the branching order in Hominoidea. *Journal of Molecular Evolution* 29(2): 170-179
- KLEMENT, O. 1955. Prodröm der mitteleuropäischen Flechtengesellschaften. *Feddes Repert. Beih.* 135 (Beitrage zur Vegetationskunde): 5-194
- KLOMPEN, J. S. H., BLACK, W. C., KEIRANS, J. E. & NORRIS, D. E. 2000. Systematics and biogeography of hard ticks, a total evidence approach. *Cladistics-the International Journal of the Willi Hennig Society* 16(1): 79-102
- KLUGE, A. G. 1983. Cladistics and the classification of the great apes. In: R. L. Ciochan and R. S. Corruccini [eds.], *New interpretations of ape and human ancestry* 151-177. Plenum, New York.
- KLUGE, A. G. 1989. A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among Epicrates (Boidae, Serpentes). *Systematic Zoology* 38(1): 7-25
- KLUGE, A. G. & FARRIS, J. S. 1969. Quantitative phyletics and evolution of Anurans. *Systematic Zoology* 18(1): 1-32
- KLUGE, A. G. & WOLF, A. J. 1993. Cladistics - What's in a Word? *Cladistics-the International Journal of the Willi Hennig Society* 9(2): 183-199
- KOLACZKOWSKI, B. & THORNTON, J. W. 2004. Performance of maximum parsimony and likelihood phylogenetics when evolution is heterogeneous. *Nature* 431(7011): 980-984
- KONDRATYUK, S. & KÄRNEFELT, I. 1997. *Josefpoeltia* and *Xanthomendoza*, two new genera in the *Teloschistaceae* (lichenized Ascomycotina). In: R. Türk and R. Zorer [eds.], *Bibliotheca Lichenologica. Progress and Problems in Lichenology in the Nineties*: 19-44. J. Cramer, Berlin, Stuttgart.
- KONDRATYUK, S. & KÄRNEFELT, I. 2003. Revision of three natural groups of xanthorioid lichens (*Teloschistaceae*, Ascomycota). *Ukrainian Botanic Journal* 60(4): 427-437

- KONDRATYUK, S. & POELT, J. 1997. Two new Asian *Xanthoria* species (*Teloschistaceae*, lichenized Ascomycotina). *Lichenologist* 29(2): 173-190
- KONDRATYUK, S. & ZELENKO, S. 2002. New lichens and lichenicolous fungi from Israel and the near east. *Ukrainian Botanic Journal* 59(5): 598-606
- KONDRATYUK, S., SØCHTING, U. & KÄRNEFELT, I. 1996. *Caloplaca oxneri* (*Teloschistaceae*), a new lichen species from east Asia. *Natural History Research* 4(1): 17-20
- KONDRATYUK, S., SØCHTING, U., KHODOSOVTSSEV, O. Y. & KÄRNEFELT, I. 1998. *Caloplaca scythica*, a new species from southern Ukraine. *Graphis Scripta* 9: 15-19
- KREMPELHUBER, A. 1868. Exotische Flechten aus dem Herbar des K. K. botanischen Hofkabinetes in Wien. *Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien* 18: 303-330
- KROKEN, S. & TAYLOR, J. W. 2001. A gene genealogical approach to recognize phylogenetic species boundaries in the lichenized fungus *Letharia*. *Mycologia* 93(1): 38-53
- KUHNER, M. K. & FELSENSTEIN, J. 1994. A simulation comparison of phylogeny algorithms under equal and unequal evolutionary rates. *Molecular Biology and Evolution* 11(3): 459-468
- LAGRECA, S. 1999. A phylogenetic evaluation of the *Ramalina americana* chemotype complex (Lichenized Ascomycota, *Ramalinaceae*) based on rDNA ITS sequence data. *Bryologist* 102(4): 602-618
- LAMB, I. M. 1948. New, rare or interesting lichens from the southern hemisphere I. *Lilloa* 14: 203-251
- LAMBOY, W. F. 1994. The accuracy of the maximum parsimony method for phylogeny reconstruction with morphological characters. *Systematic Botany* 19(4): 489-505
- LANAVE, C., PREPARATA, G., SACCONI, C. & SERIO, G. 1984. A new method for calculating evolutionary substitution rates. *Journal of molecular evolution*. 20(1): 86-93
- LANYON, S. M. 1993. Phylogenetic frameworks - Towards a firmer foundation for the comparative approach. *Biological Journal of the Linnean Society* 49(1): 45-61
- LARGET, B. & SIMON, D. L. 1999. Markov Chain Monte Carlo algorithms for the Bayesian analysis of phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* 16: 750-759
- LARSON, A. 1994. The comparison of morphological and molecular data in phylogenetic systematics. In: B. Schierwater, B. Streit, G. P. Wagner and R. DeSalle [eds.], *Molecular ecology and evolution: approaches and applications*: 371-390. Birkhauser Verlag, Berlin.
- LAUNDON, J. R. 1974. *Leproplaca* in the British Isles. *Lichenologist* 6: 102-105
- LAUNDON, J. R. 1992. New British Species of *Caloplaca*. *Lichenologist* 24(1): 1-5
- LAWREY, J. D. 1983. Lichen herbivore preference: a test of two hypotheses. *American Journal of Botany* 70: 1188-1194
- LAWREY, J. D. 1986. Biological role of lichen substances. *Bryologist* 89(111-122)

- LEACHE, A. D. & REEDER, T. W. 2002. Molecular systematics of the Eastern Fence Lizard (*Sceloporus undulatus*): A comparison of parsimony, likelihood, and Bayesian approaches. *Systematic Biology* 51(1): 44-68
- LEE, M. S. Y. 2001. Unalignable sequences and molecular evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 16(12): 681-685
- LETROUIT-GALINOU, M. A. 1966. Recherches sur l'ontogénie et l'anatomie comparées des apothécies de quelques discolichens. *Revue Bryologique et Lichenologique* 34: 413-588
- LETROUIT-GALINOU, M. A. 1973. Les asques des lichens et le type archaeascé. *Bryologist* 76: 30-47
- LEWIS, P. O. 1998. Maximum likelihood as an alternative to parsimony for inferring phylogeny using nucleotide sequence data. In: D. E. Soltis, P. S. Soltis and J. J. Doyle [eds.], *Molecular Systematics of Plants II*: 132-163. Kluwer, Boston.
- LEWIS, P. O. 2001a. A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Systematic Biology* 50(6): 913-925
- LEWIS, P. O. 2001b. Phylogenetic systematics turns over a new leaf. *Trends in Ecology & Evolution* 16(1): 30-37
- LEWIS, P. O. & HOLDER, M. 2003. Examining the effects of branch length priors on clade support. Phylogenetics Methods/Theory I, Session 7e. In: *Evolution meeting*. California State University, Chico.
- LEWIS, P. O., HOLDER, M. T. & HOLSINGER, K. E. 2005. Polytomies and Bayesian phylogenetic inference. *Systematic Biology* 54(2): 241-253
- LI, S. Y. 1996. Phylogenetic tree construction using Markov Chain Monte Carlo. Ph.D. dissertation. Ohio State University. Columbus, USA.
- LI, S. Y., PEARL, D. K. & DOSS, H. 2000. Phylogenetic tree construction using Markov chain Monte Carlo. *Journal of the American Statistical Association* 95(450): 493-508
- LI, W. & ZHARKIKH, A. 1994. What is the bootstrap technique? *Systematic biology* 43: 424-430
- LINDBLOM, L. 1997. The genus *Xanthoria* (Fr.) Th. Fr. in North America. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 83: 75-171
- LINDBLOM, L. & EKMAN, S. 2005. Molecular evidence supports the distinction between *Xanthoria parietina* and *X. aureola* (Teloschistaceae, lichenized Ascomycota). *Mycological Research* 109: 187-199
- LINDSAY, W. L. 1859. Memoir on the spermogones and pycnides of filamentous, fruticulose and foliaceous Lichens. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 22: 101-303
- LINDSAY, W. L. 1872. Memoir on the spermogones and pycnides of crustaceous lichens. *Transactions of the Linnean Society of London* 28: 189-309
- LLIMONA, X. 1974. Las comunidades de líquenes de los yesos de España. Universitat de Barcelona.

- LLIMONA, X. & HLADUN, N. 2001. Checklist of the lichens and lichenicolous fungi of the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Bocconeia* 14: 1-581
- LLIMONA, X. & WERNER, R. G. 1975. Quelques lichens nouveaux ou intéressants de la Sierra de Gata (Almería, SE de l'Espagne). *Acta Phytotaxonomica Barcinonensia* 16: 1-32
- LLOYD, D. G. & CALDER, V. L. 1991. Multi-residue gaps, a class of molecular characters with exceptional reliability for phylogenetic analyses. *Journal of Evolutionary Biology* 4(1): 9-21
- LOHTANDER, K., KÄLLERSJÖ, M. & TEHLER, A. 1998a. Dispersal strategies in *Roccellina capensis* (Arthoniales). *Lichenologist* 30: 341-350
- LOHTANDER, K., MYLLYS, L., SUNDIN, R., KÄLLERSJÖ, M. & TEHLER, A. 1998b. The species pair concept in the lichen *Dendrographa leucophaea* (Arthoniales): Analyses based on ITS sequences. *Bryologist* 101(3): 404-411
- LOHTANDER, K., KÄLLERSJÖ, M., MOBERG, R. & TEHLER, A. 2000. The family *Physciaceae* in Fennoscandia: phylogeny inferred from ITS sequences. *Mycologia* 92(4): 728-735
- LOHTANDER, K., OKSANEN, I. & RIKKINEN, J. 2002. A phylogenetic study of *Nephroma* (lichen-forming Ascomycota). *Mycological Research* 106: 777-787
- LUMBSCH, H. T. & TEHLER, A. 1998. A cladistic analysis of the genus *Diploschistes* (Ascomycotina, *Thelotremataceae*). *Bryologist* 101(3): 398-403
- LUMBSCH, H. T., SCHMITT, I., PALICE, Z., WIKLUND, E., EKMAN, S. & WEDIN, M. 2004. Supraordinal phylogenetic relationships of Lecanoromycetes based on a Bayesian analysis of combined nuclear and mitochondrial sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31(3): 822-832
- LUMBSCH, H. T., SCHMITT, I., LINDEMUTH, R., MILLER, A., MANGOLD, A., FERNANDEZ, F. & HUHDORF, S. 2005. Performance of four ribosomal DNA regions to infer higher-level phylogenetic relationships of inoperculate euascomycetes (Leotiomyceta). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34: 512-524
- LUTZONI, F. 1995. Phylogeny of the lichen- and non-lichen-forming omphalinoid mushrooms and the utility of testing for combinability among multiple data sets. *Systematic Biology* 46: 373-406
- LUTZONI, F. 1997. Phylogeny of lichen- and non-lichen-forming omphalinoid mushrooms and the utility of testing for combinability among multiple data sets. *Systematic biology*. 46(3): 373-406
- LUTZONI, F. & BARKER, F. K. 1999. Sampling confidence envelopes of phylogenetic trees for combinability testing: a reply to Rodrigo. *Systematic biology*. 48(3): 596-603
- LUTZONI, F. & BRODO, I. M. 1995. A generic redelimitation of the *Ionaspis-Hymenelia* complex (Lichenized Ascomycotina). *Systematic Botany* 20(3): 224-258

- LUTZONI, F. & VILGALYS, R. 1995. Integration of morphological and molecular-data sets in estimating fungal phylogenies. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne de Botanique* 73(suppl. 1): S649-S659
- LUTZONI, F., WAGNER, P., REEB, V. & ZOLLER, S. 2000. Integrating ambiguously aligned regions of DNA sequences in phylogenetic analyses without violating positional homology. *Systematic biology*. 49(4): 628-651
- LUTZONI, F., PAGEL, M. & REEB, V. 2001. Major fungal lineages are derived from lichen symbiotic ancestors. *Nature*. 411(6840): 937-940
- LUTZONI, F., KAUFF, F., COX, C. J., MCLAUGHLIN, D., CELIO, G., DENTINGER, B., PADAMSEE, M., HIBBETT, D., JAMES, T. Y., BALOCH, E., GRUBE, M., REEB, V., HOFSTETTER, V., SCHOCH, C., ARNOLD, A. E., MIADLIKOWSKA, J., SPATAFORA, J., JOHNSON, D., HAMBLETON, S., CROCKETT, M., SHOEMAKER, R., HAMBLETON, S., CROCKETT, M., SHOEMAKER, R., SUNG, G. H., LUCKING, R., LUMBSCH, T., O'DONNELL, K., BINDER, M., DIEDERICH, P., ERTZ, D., GUEIDAN, C., HANSEN, K., HARRIS, R. C., HOSAKA, K., LIM, Y. W., MATHENY, B., NISHIDA, H., PFISTER, D., ROGERS, J., ROSSMAN, A., SCHMITT, I., SIPMAN, H., STONE, J., SUGIYAMA, J., YAHR, R. & VILGALYS, R. 2004. Assembling the fungal tree of life: Progress, classification and evolution of subcellular traits. *American Journal of Botany* 91(10): 1446-1480
- MACQUEEN, J. 1967. Some methods for classification and analysis of multivariate observation. In: L. M. Le Cam and J. Neyman. *Proceedings of the fifth Berkeley symposium on mathematical statistics and probability*: 281-297. Berkeley. University of California Press.
- MADDISON, W. P. 1996. Molecular approaches and the growth of phylogenetic biology. In: F. J. D. Ferraris and S. R. Palumbi [eds.], *Molecular zoology: Advances, strategies, and protocols*: 47-63. Wiley-Liss, New York.
- MADDISON, W. P. 1997. Gene trees in species trees. *Systematic Biology* 46(3): 523-536
- MADDISON, W. P. & MADDISON, D. R. 1992. MacClade version 3: Analysis of phylogeny and character evolution. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- MADDISON, W. P. & MADDISON, D. R. 2000. MacClade: Analysis of phylogeny and character evolution. 4.0. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.
- MADDISON, W. P. & MADDISON, D. R. 2001. MacClade Manual: Analysis of phylogeny and character evolution. 4.01. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.
- MAGNE, F. 1946. Anatomie et morphologie comparées des asques de quelques lichens. *Revue Bryologique et Lichénologique* 15: 203-209
- MAGNUSSON, A. H. 1944. Studies in the *ferruginea*-group of the genus *Caloplaca*. *Ret Göteborgska Kungl. Vetenskaps och Witterhets Samhällets Handlingar, Sjätte Följden, ser. 6B* 3(1): 3-71

- MAGNUSSON, A. H. 1946. Lichens from Lycksele Lappmark and adjacent part of Norway. *Arkiv för Botanik utgivet Av k.svenska vetenskapsakademien* 33A(1): 1-146
- MALCOLM, W. & GALLOWAY, D. J. 1997. New Zealand Lichens: Checklist, Key, and Glossary. Museum of New Zealand Te Papa Tongarewa, Wellington. 192 pp.
- MALME, G. 1926. Lichenes blastenospori Herbarii Regnelliani. *Arkiv för Botanik Utgivet av.k.svenska vetenskapsakademien* 20A, Nr. 9: 1-51
- MARSHALL, W. A. 1996. Biological particles over Antarctica. *Nature* 383(6602): 680-680
- MARTIN, M. P., LAGRECA, S. & LUMBSCH, H. T. 2003. Molecular phylogeny of *Diploschistes* inferred from ITS sequence data. *Lichenologist* 35: 27-32
- MARTIN, M. P., WINKA, K., LLIMONA, X. & LUMBSCH, H. T. 2000. Evaluation of morphological variation in the lichen *Diploschistes ocellatus* (Ascomycota, Ostropales): Evidence from nuclear rDNA ITS sequence data. *Plant Biology* 2(5): 571-577
- MASON-CRAMER, R. J. & KELLOGG, E. A. 1996. Testing for phylogenetic conflict among molecular data set in the tribe *Triticiae* (Gramineae). *Systematic Biology* 45: 524-545
- MASSALONGO, A. 1852a. Ricerche sull'autonomia dei licheni crostosi e materiali pella loro naturale ordinazione. Tip. Frizerio, Verona. xiv, 2-207 pp.
- MASSALONGO, A. 1852b. Synopsis lichenum blastenosporum. *Flora (Regensburg)\Flora* 35: 561-576
- MASSALONGO, A. 1853a. Monografia dei Licheni blastenospori. *Atti dell' J. R. Istituto di Scienze, Lettere ed Arti* T. III, IV(2): 5-131
- MASSALONGO, A. 1853b. Alcuni generi di Licheni nuovamente limitati e descritti. Tip. Antonellianis, Verona. 1-44 pp.
- MASSALONGO, A. 1853c. Memorie lichenografiche con un' appendice alle ricerche sull'autonomia dei licheni crostosi. VIII. H.F. Münster, Verona. 1-183 pp.
- MASSALONGO, A. 1855a. Schedulae criticae in Lich. exsicc. Italiae. Tip. Antonellianis, Veronae. 188 pp.
- MASSALONGO, A. 1855b. Symmicta lichenum novorum vel minus cognitorum. Tip. Antonellianis, Verona. 136 pp.
- MATTERN, M. Y. & MCLENNAN, D. A. 2000. Phylogeny and speciation of felids. *Cladistics-the International Journal of the Willi Hennig Society* 16(2): 232-253
- MATTICK, F. 1951. Wuchs- und Lebensformen, Bestand- und Gesellschaftsbildung der Flechten. *Botanischen Jahresbericht* 75(3): 378-424
- MATTSSON, J. E. 1993. A monograph of the genus *Vulpicida* (Parmeliaceae, Ascomycetes). *Opera Botanica* 119: 1-61
- MATTSSON, J. E. & WEDIN, M. 1998. Phylogeny of the *Parmeliaceae* - DNA data versus morphological data. *Lichenologist* 30: 463-472
- MAU, B. 1996. Bayesian phylogenetic inference via Markov Chain Monte Carlo methods. Ph.D dissertation. University of Wisconsin. Madison, USA.

- MCCUNE, B., CAMACHO, F. & PONZETTI, J. 2002. Three new species of *Trapeliopsis* on soil in western North America. *Bryologist* 105(1): 78-85
- MCDONALD, T., MIADLIKOWSKA, J. & LUTZONI, F. 2003. The lichen genus *Sticta* in the Great Smoky Mountains: A phylogenetic study of morphological, chemical, and molecular data. *Bryologist* 106(1): 61-79
- MEIER, F., SCHERRER, S. & HONEGGER, R. 2002. Faecal pellets of lichenivorous mites contain viable cells of the lichen-forming ascomycete *Xanthoria parietina* and its green algal photobiont, *Trebouxia arboricola*. *Biological Journal of the Linnean Society* 76: 259-268
- METROPOLIS, N., ROSENBLUTH, A. W., ROSENBLUTH, M. N., TELLER, A. H. & TELLER, E. 1953. Equation of state calculations by fast computing machines. *Journal of Chemical Physics* 21(6): 1087-1092
- MIADLIKOWSKA, J. & LUTZONI, F. 2000. Phylogenetic revision of the genus *Peltigera* (lichen-forming Ascomycota) based on morphological, chemical, and large subunit nuclear ribosomal DNA data. *International Journal of Plant Sciences* 161(6): 925-958
- MIADLIKOWSKA, J. & LUTZONI, F. 2004. Phylogenetic classification of peltigeralean fungi (*Peltigerales*, Ascomycota) based on ribosomal RNA small and large subunits. *American Journal of Botany* 91(3): 449-464
- MIADLIKOWSKA, J., MCCUNE, B. & LUTZONI, F. 2002. *Pseudocyphellaria perpetua*, a new lichen from Western North America. *Bryologist* 105(1): 1-10
- MIADLIKOWSKA, J., LUTZONI, F., GOWARD, T., ZOLLER, S. & POSADA, D. 2003. New approach to an old problem: Incorporating signal from gap-rich regions of ITS and rDNA large subunit into phylogenetic analyses to resolve the *Peltigera canina* species complex. *Mycologia* 95(6): 1181-1203
- MICKEVICH, M. F. 1978. Taxonomic Congruence. *Systematic Zoology* 27(2): 143-158
- MICKEVICH, M. F. & FARRIS, J. S. 1981. The implications of congruence in *Menidia*. *Systematic Zoology* 30(3): 351-370
- MICKEVICH, M. F. & MITTER, C. 1981. Treating polymorphic character in systematics: A phylogenetic treatment of electrophoretic data. In: V. A. Funk and D. R. Brooks [eds.], *Advances in Cladistics. Proceedings of the First Meeting of the Will Hennig Society*: 45-58. The New York Botanical Garden, New York.
- MILLER, J. S., BROWER, A. V. Z. & DESALLE, R. 1997. Phylogeny of the neotropical moth tribe *Josiini* (Notodontidae: Diptinae): Comparing and combining evidence from DNA sequences and morphology. *Biological Journal of the Linnean Society* 60(2): 297-316
- MITCHISON, G. J. 1999. A probabilistic treatment of phylogeny and sequence alignment. *Journal of Molecular Evolution* 49(1): 11-22
- MIYAMOTO, M. M. & FITCH, W. M. 1995. Testing species phylogenies and phylogenetic methods with congruence. *Systematic Biology* 44(1): 64-76

- MOLINA, M. D., CRESPO, A., BLANCO, O., HLADUN, N. & HAWKSWORTH, D. L. 2002. Molecular phylogeny and status of *Diploicia* and *Diplotomma*, with observations on *Diploicia subcanescens* and *Diplotomma rivas-martinezii*. *Lichenologist* 34: 509-519
- MOLINA, M. D., CRESPO, A., BLANCO, O., LUMBSCH, H. T. & HAWKSWORTH, D. L. 2004. Phylogenetic relationships and species concepts in *Parmelia* s.str. (*Parmeliaceae*) inferred from nuclear ITS rDNA and beta-tubulin sequences. *Lichenologist* 36: 37-54
- MUGGIA, L., TRETACH, M. & GRUBE, M. 2004. Genetic and morphological variability in endolithic taxa of *Caloplaca* sect. *Pyrenodesmia*. In: T. Randle and A. Saag [eds.], *Lichens in focus* 19. Tartu University Press, Tartu.
- MÜLLER, J. 1867. *Lichenum* species et varietates aliquot novae. *Flora (Regensburg)\Flora* 50(28): 433-438.
- MULLIS, K. B. & FALOONA, F. A. 1987. Specific synthesis of DNA in vitro via a polymerase-catalyzed chain reaction. *Methods in enzymology*. 155: 335-350
- MUÑOZ, J., FELICISIMO, A. M., CABEZAS, F., BURGAZ, A. R. & MARTINEZ, I. 2004. Wind as a long-distance dispersal vehicle in the Southern Hemisphere. *Science* 304(5674): 1144-1147
- MURRELL, A., CAMPBELL, N. J. H. & BARKER, S. C. 2001. A total-evidence phylogeny of ticks provides insights into the evolution of life cycles and biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 21(2): 244-258
- MURTAGH, G. J., DYER, P. S., FURNEAUX, P. A. & CRITTENDEN, P. D. 2002. Molecular and physiological diversity in the bipolar lichen-forming fungus *Xanthoria elegans*. *Mycological Research* 106: 1277-1286
- MYLLYS, L., KALLERSJO, M. & TEHLER, A. 1998. A comparison of SSU rDNA data and morphological data in Arthoniales (Euastomycetes) phylogeny. *Bryologist* 101(1): 70-85
- MYLLYS, L., LOHTANDER, K., KALLERSJO, M. & TEHLER, A. 1999a. Applicability of ITS data in *Roccellaceae* (Arthoniales, Euascomycetes) phylogeny. *Lichenologist* 31: 461-476
- MYLLYS, L., LOHTANDER, K., KALLERSJO, M. & TEHLER, A. 1999b. Sequence insertions and ITS data provide congruent information on *Roccella canariensis* and *R. tuberculata* (Arthoniales, Euascomycetes) phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12(3): 295-309
- MYLLYS, L., LOHTANDER, K. & TEHLER, A. 2001. Beta-tubulin, ITS and group I intron sequences challenge the species pair concept in *Physcia aipolia* and *P. caesia*. *Mycologia* 93(2): 335-343
- NAKANO, H., KOMIYA, T. & SHIBATA, S. 1972. Anthraquinones of the lichens of *Xanthoria* and *Caloplaca* and their cultivated mycobionts. *Phytochemistry* 11: 3505-3508
- NAVARRO-ROSINÉS, P. & HLADUN, N. L. 1992. *Caloplaca latzelii* y *C. glomerata* (*Teloschistaceae*, Líquenes), dos especies con esporas atípicas. *Cryptogamie, Bryologie-Lichénologie* 13(3): 227-235

- NAVARRO-ROSINÉS, P. & HLADUN, N. L. 1996. Las especies saxícola-calcícolas del grupo de *Caloplaca lactea* (*Teloschistaceae*, líquenes), en las regiones mediterránea y medioeuropea. *Bulletin de la Société Linéenne de Provence* 47: 139-166
- NAVARRO-ROSINÉS, P. & ROUX, C. 1992. Présence de *Caloplaca aquensis* sur le littoral Méditerranéen. *Cryptogamie, Bryologie-Lichénologie* 13(4): 355-358
- NAVARRO-ROSINÉS, P. & ROUX, C. 1993. *Caloplaca tavaresiana* Nav.-Ros. et Roux sp. nov., espèce nouvelle de lichen du littoral de la région méditerranéenne. *Nova Hedwigia* 57(1-2): 169-177
- NAVARRO-ROSINÉS, P. & ROUX, C. 1994a. *Caloplaca cirrochroa* specio ofta sed nur supraje konata. Priskribo de la apoteciohavaj taloj. *Bulletin de la Société Linnéenne de Provence. Hommage scientifique à G. Clauzade* 45: 327-341
- NAVARRO-ROSINÉS, P. & ROUX, C. 1994b. Le *Caloplacetum tavaresianae* Roux et Nav.-Ros. ass. nov., une association lichénique saxicole-calcicole, halophile. *Nova Hedwigia* 59(1-2): 255-264
- NAVARRO-ROSINÉS, P. & ROUX, C. 1995. *Caloplaca navasiana* Nav.-Ros. et Roux sp. nov., espèce nouvelle de lichen du littoral Méditerranéen. *Cryptogamie, Bryologie-Lichénologie* 16(2): 89-97
- NAVARRO-ROSINÉS, P., ARIÑO, X. & ROUX, C. 1996. Sobre la presencia de *Caloplaca glomerata* Arup (*Teloschistales*, líquenes) en Andalucía y Provenza. *Bulletin de la Société Linéenne de Provence* 47: 179-181
- NAVARRO-ROSINÉS, P., EGEA, J. M. & LLIMONA, X. 2000a. *Caloplaca cancarixiticola*, a new species from south-east Spain growing on ultrapotassic rocks. *Lichenologist* 32: 129-138
- NAVARRO-ROSINÉS, P., GAYA, E. & ROUX, C. 2000b. *Caloplaca calcitraba* sp. nov. (*Teloschistaceae*) un nuevo líquen saxícola-calcícola mediterráneo. *Bulletin de la Société Linnéenne de Provence* 51: 145-152
- NAVARRO-ROSINÉS, P., GAYA, E. & HLADUN, N. L. 2001. *Caloplaca nashii* sp. nov. (*Teloschistaceae*, Lichenes), a North American species of the *C. lactea*-group growing in caliche. *Mycotaxon* 79: 29-41
- NEI, M. & KUMAR, S. 2000. Molecular evolution and phylogenetics. Oxford University Press, New York.
- NEWTON, M. A. 1996. Bootstrapping phylogenies: large deviations and dispersion effects. *Biometrika* 83: 315-328
- NICHOLS, R. 2001. Gene trees and species trees are not the same. *Trends in Ecology & Evolution* 16(7): 358-364
- NIMIS, P. L. 1992. Chiavi analitiche del genere *Caloplaca* Th. Fr. in Italia. *Notiziario della Società Lichenologica Italiana* 5: 9-28

- NIMIS, P. L. 1993. The Lichens of Italy. An annotated catalogue. Monografia XII. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino. 897 pp.
- NIMIS, P. L., POELT, J. & TRETIACH, M. 1994. *Caloplaca wetmorei*, a new lichen species from western North America. *Bryologist* 97(2): 182-185
- NIU, Y. & WEI, J. 1993. Variations in ITS sequences of nuclear nrDNA from two *Lasallia* species and their systematic significance. *Mycosystema* 6: 25-29
- NIXON, K. C. & CARPENTER, J. M. 1996. On simultaneous analysis. *Cladistics-the International Journal of the Willi Hennig Society* 12(3): 221-241
- NIXON, K. C. & DAVIS, J. I. 1991. Polymorphic taxa, missing values and cladistic-analysis. *Cladistics-the International Journal of the Willi Hennig Society* 7(3): 233-241
- NORDIN, A. 1972. *Caloplaca* sect. *Gasparrinia* i Nordeuropa. Taxonomiska och Ekologiska Studier. Skriv Service AB, Uppsala. 184 pp.
- NORDIN, A. 2000. Taxonomy and phylogeny of *Buellia* species with pluriseptate spores (Lecanorales, Ascomycotina). *Symbolae Botanicae upsaliensis* 33(1): 1-117
- NORDIN, A. & MATTSSON, J. E. 2001. Phylogenetic reconstruction of character development in Physciaceae. *Lichenologist* 33: 3-23
- NOWAK, J. & TOBOLEWSKI, Z. 1975. Porosty Polskie. Warszawa et Kraków: Państwowe Wydawnictwo Naukowe.
- NYLANDER, W. 1861. Lichenes Scandinaviae (sive Prodrromus Lichenographiae Scandinaviae). *Notiser ur Sällskapetets pro Fauna et Flora Fennica Förhandlingar* 5(1): 1-313
- NYLANDER, W. 1874. Addenda nova ad Lichenographiam europaeam. Continuatio septima decima. *Flora (Regensburg)\Flora* 57: 6-16
- NYLANDER, W. 1883. Addenda nova ad Lichenographiam Europaeam. Continuatio quadragesima. *Flora (Regensburg)\Flora* 66: 97-109
- NYLANDER, W. 1886. Addenda nova ad Lichenographiam Europaeam. Continuatio quadragesima quinta *Flora (Regensburg)\Flora* 69: 97-102
- NYLANDER, W. 1890. Lichenes Japoniae. Accedunt observationibus lichenes insulae Labuan. P. Schmidt, Paris. 122 pp.
- NYLANDER, J. A. A., RONQUIST, F., HUELSENBECK, J. P. & NIEVES-ALDREY, J. L. 2004. Bayesian phylogenetic analysis of combined data. *Systematic Biology* 53(1): 47-67
- OBERHOLLENZER, H. & WIRTH, V. 1984. Beiträge zur Revision der Flechtengattung *Fuscidea*. In: H. Hertel and F. Oberwinkler [eds.], *Beiträge zur Lichenologie. Festschrift J. Poelt. Beiheft zur Nova Hedwigia* 79: 537-595. J. Cramer, Vaduz.
- OBERHOLLENZER, H. & WIRTH, V. 1985. Beiträge zur Revision der Flechtengattung *Fuscidea*. II: *Fuscidea gothoburgensis* (H. Magnusson) V. Wirth and Vezda s.l. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie A* 376: 1-11
- OBERHOLLENZER, H. & WIRTH, V. 1990. Contributions to a revision of the lichen genus *Fuscidea* III: *Fuscidea recens* (Stirton) Hertel, V. Wirth and Vezda. In: H. M. Jahns [ed.],

- Bibliotheca Lichenologica. Contributions to Lichenology in Honour of A. Henssen* 38: 367-375. J. Cramer, Berlin-Stuttgart.
- OHMURA, Y. 2002. Phylogenetic evaluation of infrageneric groups of the genus *Usnea* based on ITS regions in rDNA. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 92: 231-243
- OLECH, M. & SØCHTING, U. 1993. Four new species of *Caloplaca* from Antarctica. *Lichenologist* 25(3): 261-269
- OMLAND, K. E. 1994. Character congruence between a molecular and a morphological phylogeny for dabbling Ducks (*Anas*). *Systematic Biology* 43(3): 369-386
- OTT, S., BRINKMANN, M., WIRTZ, N. & LUMBSCH, H. T. 2004. Mitochondrial and nuclear ribosomal DNA data do not support the separation of the Antarctic lichens *Umbilicaria kappenii* and *Umbilicaria antarctica* as distinct species. *Lichenologist* 36: 227-234
- OXNER, A. 1993. Flora of the Lichens of Ukraine, Vol. 2. Naukova Dumka, Kiev. 541 pp.
- OZENDA, P. 1963. Lichens. In: K. Linsbauer [ed.], *Handbuch de Pflanzenanatomie. Band VI, Teil 9, Abteilung: Spezieller Teil* 1- 199. Borntraeger, Berlin.
- OZENDA, P. & CLAUZADE, G. 1970. Les Lichens. Étude biologique et Flore illustrée. Masson and Cie, Éditeurs, Paris. 801 pp.
- PAGE, R. D. M., CRUICKSHANK, R. & JOHNSON, K. P. 2002. Louse (Insecta: *Phthiraptera*) mitochondrial 12S rRNA secondary structure is highly variable. *Insect Molecular Biology* 11(4): 361-369
- PAGEL, M. & LUTZONI, F. 2002. Accounting for phylogenetic uncertainty in comparative studies of evolution and adaptation. In: M. Laessig and A. Valleriani [eds.], *Biological evolution and statistical physics* 151-164. Springer Verlag, Berlin.
- PATTERSON, C. 1988. Homology in classical and molecular-biology. *Molecular Biology and Evolution* 5(6): 603-625
- PATTERSON, C., WILLIAMS, D. M. & HUMPHRIES, C. J. 1993. Congruence between molecular and morphological phylogenies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 153-188
- PERSOH, D., BECK, A. & RAMBOLD, G. 2004. The distribution of ascus types and photobiontal selection in Lecanoromycetes (Ascomycota) against the background of a revised SSU nrDNA phylogeny. *Mycological Progress* 3(2): 103-121
- PERSOON, C. 1794. Botanische Beobachtungen. *Usteri Annal. der Bot.* 11: 33 (= *Neue Ann.* 5: 15).
- PETERSEN, R. H. & HUGHES, K. W. 1999. Species and speciation in mushrooms. *Bioscience* 49(6): 440-452
- PHILLIPS, A., JANIES, D. & WHEELER, W. C. 2000. Multiple sequence alignment in phylogenetic analysis. *Molecular phylogenetics and evolution* 16: 317-330
- PLATT, J. L. & SPATAFORA, J. W. 1999. A re-examination of generic concepts of baecomycetoid lichens based on phylogenetic analyses of nuclear SSU and LSU ribosomal DNA. *Lichenologist* 31: 409-418

- POE, S. & WIENS, J. J. 2000. Character selection and the methodology of morphological phylogenetics. In: J. J. Wiens [ed.], *Phylogenetic analysis of morphological data* 20-36. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- POELT, J. 1953. Mitteleuropäische Flechten II. *Mitt. Bot. Staatssamml. München* 1(8): 323-332
- POELT, J. 1954. Die Gelappten arten der flechtengattung *Caloplaca* in Europa. *Mitt. Bot. Staatssamml. München* 11: 11-31
- POELT, J. 1963. Flechtenflora und Eiszeit in Europa. *Phyton, Ann. Rei Bot.* 10(3-4): 206-215
- POELT, J. 1965. Über einige Artengruppen der Flechtengattungen *Caloplaca* und *Fulgensia*. *Mitt. Bot. Staatssamml. München* 5: 571-607
- POELT, J. 1969. Bestimmungsschlüssel europäischer Flechten. J. Cramer, Lehre, Vaduz. 757 pp.
- POELT, J. 1970. Das Konzept der Artenpaare bei den Flechten. *Vortrage aus dem Gesamtgebiet der Botanik, N.F., Deutsch. Bot. Ges.* 4: 187-198
- POELT, J. 1972. Die taxonomische Behandlung von Artenpaaren bei den Flechten. *Botaniska Notiser* 125: 77-81
- POELT, J. 1973a. Classification. Appendix A. In: V. Ahmadjian and M. E. Hale [eds.], *The Lichens* 599-632. Academic Press, New York and London.
- POELT, J. 1973b. Systematic evaluation of morphological characters. In: V. Ahmadjian and M. E. Hale [eds.], *The Lichens* 91-111. Academic Press, New York and London.
- POELT, J. 1980. *Physcia opuntiella* spec. nov. und die Lebensform der Sprossenden Flechten. *Flora* 169: 22-31
- POELT, J. 1987. Das Gesetz der relativen standortskonstanz bei den Flechten. *Bot. Jahrb. Syst.* 108 (2/3): 363-371
- POELT, J. 1994. Different species types in lichenized ascomycetes. In: D. L. Hawksworth [eds.], *Ascomycete Systematics: problems and problems in the nineties* 273-278. Plenum Press, New York.
- POELT, J. & HAFELLNER, J. 1980a. *Apatoplaca* genus novum *Teloschistacearum* (Lichenes). *Mitteilungen der Botanischen Staatssammlung München* 16: 503-528
- POELT, J. & HAFELLNER, J. 1980b. Zur Verbreitung und Biologie der Flechte *Caloplaca anularis*. *Studia Geobotanica* 1(1): 223-229
- POELT, J. & HINTEREGGER, E. 1993. Beiträge zur Kenntnis der Flechtenflora des Himalaya VII. Die Gattungen *Caloplaca*, *Fulgensia* und *Ioplaca* (mit englischem Bestimmungsschlüssel). In: V. Wirth and J. Poelt [eds.], *Bibliotheca Lichenologica* 50: 1-247. J. Cramer, Berlin, Stuttgart.
- POELT, J. & KALB, K. 1985. Die Flechte *Caloplaca congregiens* und ihre Verwandten: Taxonomie, Biologie und Verbreitung. *Flora* 176 (1-2): 129-140
- POELT, J. & PELLETER, U. 1984. Zwergstrauchige Arten der Flechtengattung *Caloplaca*. *Plant Systematics and Evolution* 148 (1-2): 51-88

- POELT, J. & PETUTSCHNIG, W. 1992a. *Xanthoria candelaria* und ähnliche Arten in Europa. *Herzogia* 9: 103-114
- POELT, J. & PETUTSCHNIG, W. 1992b. Beiträge zur Kenntnis der Flechtenflora des Himalaya IV. Die Gattungen *Xanthoria* und *Teloschistes* zugleich Versuch einer Revision der *Xanthoria candelaria*-Gruppe. *Nova Hedwigia* 54(1-2): 1-36
- POELT, J. & ROMAUCH, E. 1977. Die Lagerstrukturen placodialer Kusten- und Inlandsflechten. Ein Beitrag zur ökologischen Anatomie der Flechten. In: W. Frey, H. Hurka and F. Oberwinkler [eds.], *Beiträge zur Biologie der niederen Pflanzen. Systematik, Stammesgeschichte, Ökologie*: 141-153. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- POELT, J. & VEZDA, A. 1977. Bestimmungsschlüssel europäischer Flechten. Ergänzungsheft I. *Bibliotheca Lichenologica* 9: 1-258. J. Cramer, Vaduz.
- POELT, J. & VEZDA, A. 1981. Bestimmungsschlüssel europäischer Flechten. Ergänzungsheft II. *Bibliotheca Lichenologica* 16: 1-390. J. Cramer, Vaduz.
- POELT, J. & WUNDER, H. 1967. Über biatorinische und lecanorinische Berandung von Flechtenapothecien untersucht am Beispiel der *Caloplaca ferruginea*-Gruppe. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 86(1-4): 256-265
- POSADA, D. & CRANDALL, K. A. 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics Applications Note* 14: 817-818
- PRAGER, E. M. & WILSON, A. C. 1988. Ancient origin of lactalbumin from lysozyme - Analysis of DNA and amino-acid sequences. *Journal of Molecular Evolution* 27(4): 326-335
- PRENDINI, L. 2001. Species or supraspecific taxa as terminals in cladistic analysis? Groundplans versus exemplars revisited. *Systematic Biology* 50(2): 290-300
- PRINTZEN, C. & LUMBSCH, H. T. 2000. Molecular evidence for the diversification of extant lichens in the Late Cretaceous and tertiary. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17(3): 379-387
- PRINTZEN, C., LUMBSCH, H. T. & ORANGE, A. 2001. *Biatora britannica* sp nov and the occurrence of *Biatora efflorescens* in the British Isles. *Lichenologist* 33(181-187
- PRINTZEN, C., EKMAN, S. & TONSBORG, T. 2003. Phylogeography of *Cavernularia hultenii*: evidence of slow genetic drift in a widely disjunct lichen. *Molecular Ecology* 12(6): 1473-1486
- PURVIS, O. W., COPPINS, B. J., HAWKSWORTH, D. L., JAMES, P. W. & MOORE, D. M. 1992. The Lichen Flora of Great Britain and Ireland. Natural History Museum Publications, London. 710 pp.
- RAMBOLD, G. & TRIEBEL, D. 1992. The Inter-lecanoralean associations. In: V. Wirth and J. Poelt [eds.], *Bibliotheca Lichenologica* 48: 1-201. J. Cramer, Berlin, Stuttgart.
- RAMBOLD, G., SCHUHWERK, F. & TRIEBEL, D. 1991 [1992]. Die grosssystematischen Einheiten der Ordnung Lecanorales (Ascomycetes) und ihre ökologischen Präferenzen. *Mitteilungen der Botanischen Staatssammlung München* 30: 385-400

- RANNALA, B. & YANG, Z. H. 1996. Probability distribution of molecular evolutionary trees: A new method of phylogenetic inference. *Journal of Molecular Evolution* 43(3): 304-311
- RÄSÄNEN, V. 1943. Das System der Flechten. *Acta Botanica Fennica* 33: 1-82
- REEB, V., LUTZONI, F. & ROUX, C. 2004. Contribution of RPB2 to multilocus phylogenetic studies of the euascomycetes (Pezizomycotina, Fungi) with special emphasis on the lichen-forming Acarosporaceae and evolution of polyspory. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32(3): 1036-1060
- REECK, G. R., DEHAEN, C., TELLER, D. C., DOOLITTLE, R. F., FITCH, W. M., DICKERSON, R. E., CHAMBON, P., MCLACHLAN, A. D., MARGOLIAH, E., JUKES, T. H. & ZUCKERKANDL, E. 1987. Homology in proteins and nucleic-acids - A terminology muddle and a way out of it. *Cell* 50(5): 667-667
- REEDER, T. W. 2003. A phylogeny of the Australian *Sphenomorphus* group (Scincidae : Squamata) and the phylogenetic placement of the crocodile skinks (*Tribolonotus*): Bayesian approaches to assessing congruence and obtaining confidence in maximum likelihood inferred relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 27(3): 384-397
- RENOBALES, G. 1996. Contribución al conocimiento de los líquenes calcícolas del occidente de Vizcaya y parte oriental de Cantabria (N-España). *Guineana* 2, Servicio Editorial de la Universidad del País Vasco, Bilbao, 310 pp.
- REUTIMANN, P. & SCHEIDEGGER, C. 1987. Importance of lichen secondary products in food choice of two oribatid mites (Acari) in an alpine meadow ecosystem. *Journal of Chemical Ecology* 13: 363-369
- RICHARDSON, D. H. S. 1970. Ascus and ascocarp structure in lichens. *Lichenologist* 4: 350-361
- RIKKINEN, J. 1995. What's behind the pretty colours? A study on the photobiology of lichens. *Bryobrothera* 4: 1-239
- RODRIGO, A. G., KELLYBORGES, M., BERGQUIST, P. R. & BERGQUIST, P. L. 1993. A randomization test of the null hypothesis that 2 cladograms are sample estimates of a parametric phylogenetic tree. *New Zealand Journal of Botany* 31(3): 257-268
- ROKAS, A., WILLIAMS, B. L., KING, N. & CARROLL, S. B. 2003. Genome-scale approaches to resolving incongruence in molecular phylogenies. *Nature* 425(6960): 798-804
- RONQUIST, F. 2004. Bayesian inference of character evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 19(9): 475-481
- ROUX, C. 1991. Phytogéographie des lichens saxicoles-calcicoles d'Europe méditerranéenne. *Botanika Chronika* 10: 163-178
- RUDOLPH, E. D. 1955. Revisionary studies in the lichen family *Blasteniaceae* in North America north of Mexico. Washington University.
- SAIKI, R. K., GELFAND, D. H., STOFFEL, S., SCHARF, S. J., HIGUCHI, R., HORN, G. T., MULLIS, K. B. & ERLICH, H. A. 1988. Primer-directed enzymatic amplification of DNA with a thermostable DNA polymerase. *Science* 239(4839): 487-491

- SAITOU, N. & NEI, M. 1987. The Neighbor-Joining method - A new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* 4(4): 406-425
- SANDERSON, M. J. 1995. Objections to bootstrapping phylogenies: a critique. *Systematic biology* 44: 299-320
- SANGER, F., NICKLEN, S. & COULSEN, A. R. 1977. DNA sequencing with chain terminating inhibitors. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*: 5463-5468.
- SANTESSON, J. 1970a. Neuere Probleme der Flechtenchemie. *Vorträge aus dem Gesamtgebiet der Botanik, N.F., Deutsch. Bot. Ges.* 4: 5-21
- SANTESSON, J. 1970b. Anthraquinones in *Caloplaca*. *Phytochemistry* 9(10): 2149-2166
- SANTESSON, R. 1949. *Dolichocarpus* and *Xanthopeltis*, two new lichen genera from Chile. *Svensk Botanisk Tidskrift Utgifven of Svenska Botaniska Föreningen* 43(2-3): 547-567
- SANTESSON, R. 1984. The Lichens of Sweden and Norway. Stockholm and Uppsala. Swedish Museum of Natural History, Stockholm, 333 pp.
- SCHANDER, C. & SUNDBERG, P. 2001. Useful characters in gastropod phylogeny: Soft information or hard facts? *Systematic Biology* 50(1): 136-141
- SCHARFF, N. & CODDINGTON, J. A. 1997. A phylogenetic analysis of the orb-weaving spider family Araneidae (Arachnida, Araneae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 120(4): 355-434
- SCHNEIDER, C. 1994. Low-temperature scanning electron microscopy: the localization of free and perturbed water and its role in the morphology of the lichen symbionts. *Cryptogamic Botany* 4: 290-299
- SCHNEIDER, C., MAYRHOFER, H., MOBERG, R. & TEHLER, A. 2001. Evolutionary trends in the Physciaceae. *Lichenologist* 33: 25-45
- SCOTLAND, R. W., OLMSTEAD, R. G. & BENNETT, J. R. 2003. Phylogeny reconstruction: the role of morphology. *Systematic biology*. 52(4): 539-48
- SCUTARI, N., VILMA, R. & SØCHTING, U. 2002. *Caloplaca andina* comb. nov. (Teloschistaceae, Ascomycota), a species close to the genus *Fulgensia*. *Mitteilungen aus den Institut für Allgemeine Botanik Hamburg* 30-32: 213-224
- SÉGUY, E. 1936. Code Universel des Couleurs. *Encyclopédie Pratique du Naturaliste* 30. P. Lechevalier, Paris.
- SHEARD, J. W. 1967. A revision of the lichen genus *Rinodina* (Ach.) Gray in the British Isles. *Lichenologist* 3(3): 328-367
- SHIMODAIRA, H. & HASEGAWA, M. 1999. Multiple comparisons of log-likelihoods with applications to phylogenetic inference. *Molecular Biology and Evolution* 16(8): 1114-1116
- SIBLEY, C. G. & AHLQUIST, J. E. 1987. Avian phylogeny reconstructed from comparisons of the genetic material, DNA. In: C. Patterson [ed.], *Molecules and morphology in evolution: conflict or compromise?*: 95-121. Cambridge University Press, Cambridge.

- SIDDALL, M. E. & WHITING, M. F. 1999. Long-branch abstractions. *Cladistics-the International Journal of the Willi Hennig Society* 15(1): 9-24
- SIMMONS, A. M. & MAYDEN, R. L. 1997. Phylogenetic relationships of the creek chubs and the spine-fins: An enigmatic group of North American cyprinid fishes (Actinopterygii: Cyprinidae). *Cladistics-the International Journal of the Willi Hennig Society* 13: 187-206
- SIMMONS, M. P. & OCHOTERENA, H. 2000. Gaps as characters in sequence-based phylogenetic analyses. *Systematic Biology* 49(2): 369-381
- SIMMONS, M. P., OCHOTERENA, H. & CARR, T. G. 2001. Incorporation, relative homoplasy, and effect of gap characters in sequence-based phylogenetic analyses. *Systematic Biology* 50(3): 454-462
- SIMMONS, M. P., PICKETT, K. M. & MIYA, M. 2004. How meaningful are Bayesian support values? *Molecular Biology and Evolution* 21(1): 188-199
- SIPMAN, H. 1983. A monograph of the lichen family *Megalosporaceae*. *Bibliotheca Lichenologica* 18: 1-241. J. Cramer, Vaduz.
- SIPMAN, H. & RAUS, T. 2002. An inventory of the lichen flora of Kalimnos and parts of Kos (Dodecanisos, Greece). *Willdenowia* 32: 351-392
- SMITH, A. L. 1918. A monograph of the British Lichens. A descriptive catalogue of the species in the department of Botany, British Museum. 1. British Museum, Longmans, Green and Co., London. 519 pp.
- SMITH, A. L. 1921. Lichens. Cambridge University Press, Cambridge. 160 pp.
- SOBER, E. 1989. Reconstructing the past: Parsimony, Evolution, and Inference. MIT Press, Cambridge, Massachusetts.
- SØCHTING, U. 1973. Anatomical and cytological characteristics of unpigmented *Caloplaca verruculifera* from Denmark. *Botanisk Tidsskrift* 68(2): 152-156
- SØCHTING, U. 1989. Lignicolous species of the lichen genus *Caloplaca* from Svalbard. *Opera Botanica* 100: 241-257
- SØCHTING, U. 1992a. *Caloplaca soropelta* (E. S. Hansen, Poelt and Søchting) Søchting comb. nov. *Graphis Scripta* 4(1): 35-36
- SØCHTING, U. 1992b. On the identity and distribution of some Nordic *Caloplaca* species. *Graphis Scripta* 4(2): 91-92
- SØCHTING, U. 1994. *Caloplaca ahtii* Søchting spec. nova and other *Caloplaca* species with greenish-bluish soredia from the northern hemisphere. *Acta Botanica Fennica* 150: 173-178
- SØCHTING, U. 1997. Two major anthraquinone chemosyndromes in *Teloschistaceae*. In: R. Türk and R. Zorer [eds.], *Bibliotheca Lichenologica. Progress and Problems in Lichenology in the Nineties* 68: 135-144. J. Cramer, Berlin, Stuttgart.
- SØCHTING, U. 1999. *Caloplaca alstrupii*, a new lichen species from Denmark. *Graphis Scripta* 10(1/2): 59-64

- SØCHTING, U. 2001. Chemosyndromes with chlorinated anthraquinones in the lichen genus *Caloplaca*. In: P. M. McCarthy, G. Kantvilas and Louwhoff, S.H.J.J. [eds.], *Bibliotheca Lichenologica. Lichenological Contributions in Honour of Jack Elix*. 78: 395-404. J. Cramer, Berlin, Stuttgart.
- SØCHTING, U. & ARUP, U. 2002. Phylogenetic position of the *Caloplaca aurantia* group. Abstracts, Seventh International Mycological Congress Oslo. In: *International Mycological Congress*: 231. Oslo.
- SØCHTING, U. & FRÖBERG, L. 2003. *Caloplaca asserigena*, the correct name for a small lichen with a unique chemistry. In: M. Jensen [ed.], *Bibliotheca Lichenologica. Lichenological Contributions in Honour of G.B. Feige*. 86: 47-51. J. Cramer, Berlin, Stuttgart.
- SØCHTING, U. & FRÖDÉN, P. 2002. Chemosyndromes in the lichen genus *Teloschistes* (Teloschistaceae, Lecanorales). *Mycological Progress* 1(3): 257-266
- SØCHTING, U. & LUTZONI, F. 2003. Molecular phylogenetic study at the generic boundary between the lichen-forming fungi *Caloplaca* and *Xanthoria* (Ascomycota, *Teloschistaceae*). *Mycological Research* 107: 1266-1276
- SØCHTING, U. & OLECH, M. 1995. The lichen genus *Caloplaca* in polar regions. *Lichenologist* 27: 463-471
- SØCHTING, U. & ØVSTEDAL, D. O. 1992. Contributions to the *Caloplaca* Flora of the Western Antarctic Region. *Nordic Journal of Botany* 12(1): 121-134
- SØCHTING, U. & ØVSTEDAL, D. O. 1998. *Caloplaca lewis-smithii*, a new lichen species from continental Antarctica. *Mycotaxon* 69: 447-451
- SØCHTING, U. & TØNSBERG, T. 1997. *Caloplaca xanthostigmoidea* (Räs.) Zahlbr., a common lichen in cool regions of the northern hemisphere. In: L. Tibell and I. Hedberg [eds.], *Lichen Studies Dedicated to Rolf Santesson. Symbolae Botanicae Upsalienses*: 247-253. Acta Universitatis Upsaliensis, Uppsala.
- SØCHTING, U., ZHURBENKO, M. & HANSEN, E. S. 1992. Notes on the genus *Caloplaca* in the Siberian arctic. *Graphis Scripta* 4(1): 30-32
- SØCHTING, U., KARNEFELT, I. & KONDRATYUK, S. 2002. Revision of *Xanthomendoza* (*Teloschistaceae*, *Lecanorales*) based on morphology, anatomy, secondary metabolites and molecular data. *Mitteikungenqsdem Institut für Allgemeine Botanik, Hamburg* 30-32: 225-240
- SORHANNUS, U. 2001. A "total evidence" analysis of the phylogenetic relationships among the photosynthetic stramenopiles. *Cladistics-the International Journal of the Willi Hennig Society* 17(3): 227-241
- SPATAFORA, J. W. & BLACKWELL, M. 1993. Molecular systematics of unitunicate perithecial ascomycetes: The Clavicipitales-Hypocreales connection. *Mycologia* 85: 912-922
- STACH, T. & TURBEVILLE, J. M. 2002. Phylogeny of Tunicata inferred from molecular and morphological characters. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 25(3): 408-428

- STEEL, M. & PENNY, D. 2000. Parsimony, likelihood, and the role of models in molecular phylogenetics. *Molecular Biology and Evolution* 17(6): 839-850
- STEINER, J. 1901. Über die Function und den systematischen Wert der Pycnoconidien der Flechten. In: E. Kainz und R. Liebhart [eds.], *Festschrift zur Feier des zweihundertjährigen Bestandes des K.K. Staatsgymnasiums im VIII. Bezirke Wiens* 38. Wien.
- STEINER, J. 1910: Lichenes Persici coll. a cl. Consule Th. Strauss. *Annales Mycologici* 8: 212-245
- STEINER, M. & HAUSCHILD, G. 1970. Die Anthraquinone von *Caloplacaceae* und *Teloschistaceae* (Lichenes). *Deutsch. Bot. Ges. Neue Folge* 4: 23-24
- STEINER, M. & POELT, J. 1982. *Caloplaca* sect. *Xanthoriella*, sect. nov.: Untersuchungen über die *Xanthoria lobulata*-Gruppe. *Plant Systematics and Evolution* 140(2-3): 151-177
- STENROOS, S. K. & DEPRIEST, P. T. 1998. SSU rDNA phylogeny of cladoniiform lichens. *American Journal of Botany* 85(11): 1548-1559
- STOCKER-WORGOTTER, E., ELIX, J. A. & GRUBE, M. 2004. Secondary chemistry of lichen-forming fungi: Chemosyndromic variation and DNA-analyses of cultures and chemotypes in the *Ramalina farinacea* complex. *Bryologist* 107(2): 152-162
- STUDIER, J. A. & KEPPLER, K. J. 1988. A note on the Neighbor-Joining algorithm of Saitou and Nei. *Molecular Biology and Evolution* 5(6): 729-731
- SUZUKI, Y., GLAZKO, G. V. & NEI, M. 2002. Overcredibility of molecular phylogenies obtained by Bayesian phylogenetics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99(25): 16138-16143
- SWOFFORD, D. L. 2002. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and other methods). 4. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.
- SWOFFORD, D. L., OLSEN, G. J., WADDELL, P. J. & HILLIS, D. M. 1996. Phylogenetic inference. In: D. M. Hillis, C. Moritz and B. K. Mable [eds.], *Molecular Systematics, 2nd edition* 407-514. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- SWOFFORD, D. L., WADDELL, P. J., HUELSENBECK, J. P., FOSTER, P. G., LEWIS, P. O. & ROGERS, J. S. 2001. Bias in phylogenetic estimation and its relevance to the choice between parsimony and likelihood methods. *Systematic Biology* 50(4): 525-539
- TAMURA, K. & NEI, M. 1993. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular biology and evolution*. 10(3): 512-526
- TEHLER, A. 1983. The genera *Dirina* and *Roccellina* (*Roccellaceae*). *Opera Botanica* 70: 1-86
- TEHLER, A. 1990. A new approach to the phylogeny of Euascomycetes with a cladistic outline of Arthoniales focusing on *Roccellaceae*. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne de Botanique* 68(11): 2458-2492

- TEHLER, A. 1993a. The Genus *Sigridea* (Roccellaceae, Arthoniales, Euascomycetidae). *Nova Hedwigia* 57(3-4): 417-435
- TEHLER, A. 1993b. *Schismatomma* and three new or reinstated genera, a reassessment of generic relationships in Arthoniales. *Cryptogamic Botany* 3: 139-151
- TEHLER, A. 1994a. Cladistic analysis in ascomycete systematics: theory and practice. In: D. L. Hawksworth [ed.], *Ascomycete Systematics: Problems and perspectives in the Nineties* 185-197. Plenum Press, New York.
- TEHLER, A. 1994b. The phylogeny of *Roccellina* (Roccellaceae), revisited. *Acta Botanica Fennica* 150: 185-195
- TEHLER, A. 1995a. Morphological data, molecular-data, and total evidence in phylogenetic analysis. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne de Botanique* 73: S667-S676
- TEHLER, A. 1995b. *Arthoniales* phylogeny as indicated by morphological and rDNA sequence data. *Cryptogamic Botany* 5: 82-97
- TEHLER, A. 1996. Systematics, phylogeny and classification. In: T. H. Nash III [ed.], *Lichen Biology* 217-239. Cambridge University Press, New York.
- TEMPLETON, A. R. 1983. Phylogenetic inference from restriction endonuclease cleavage site maps with particular reference to the evolution of humans and the apes. *Evolution* 37(2): 221-244
- THELL, A. & MIAO, V. 1999. Phylogenetic analysis of ITS and intron sequences from European and American samples of cetrarioid lichens. *Annales Botanicae Fennici* 35: 275-286
- THELL, A., BERBEE, M. L. & MIAO, V. 1998. Phylogeny within the genus *Platismatia* based on rDNA ITS sequences (lichenized Ascomycota). *Cryptogamie, Bryologie-Lichenologie* 19(4): 307-319
- THELL, A., STENROOS, S. K. & MYLLYS, L. 2000. A DNA study of the *Cetraria aculeata* and *C. islandica* groups. *Folia Cryptogamica Estonica* 36: 95-106
- THIELE, K. 1993. The holy-grail of the perfect character - the cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics-the International Journal of the Willi Hennig Society* 9(3): 275-304
- THOMAS, M. A., RYAN, D. J., FARNDEN, K. J. F. & GALLOWAY, D. J. 2002. Observation on phylogenetic relationships within *Lobariaceae* Chevall. (*Lecanorales*, Ascomycota) in New Zealand, based on ITS-5.8S molecular sequence data. In: X. Llimona, H. T. Lumbsch and S. Ott [eds.], *Bibliotheca Lichenologica. Progress and Problems in Lichenology at the Turn of the Millenium* 82: 123-138. J. Cramer, Berlin, Stuttgart.
- THORNTON, J. W. & DESALLE, R. 2000. A new method to localize and test the significance of incongruence: detecting domain shuffling in the nuclear receptor superfamily. *Systematic Biology* 49(2): 183-201
- TIBELL, L. 2001a. Photobiont association and molecular phylogeny of the lichen genus *Chaenotheca*. *Bryologist* 104(2): 191-198

- TIBELL, L. 2001b. Morphological variation and ITS phylogeny of *Chaenotheca trichialis* and *C. xyloxena* (Coniocybaceae, lichenized Ascomycetes). *Annales Botanici Fennici* 39(1): 73-80
- TIBELL, L. 2001c. *Cybebe gracilenta* in an ITS/5.8S rDNA based phylogeny belongs to *Chaenotheca* (Coniocybaceae, lichenized Ascomycetes). *Lichenologist* 33: 519-525
- TIMDAL, E. 1991. A monograph of the genus *Toninia* (Lecideaceae, Ascomycetes). *Opera Botanica* 110: 1-137
- TORNABENE, F. 1849. Lichenographia Sicula. Cataniae. *Atti dell Accademia Gioenia di Scienze Naturali di Catania* 2: 1-152
- TSCHERMAK-WOESS, E. 1988. The algal partner. In: M. Galun [ed.], *Handbook of Lichenology. Volume I*: 39-92. CRC Press, Inc., Boca Raton.
- VERSEGHY, K. 1970. Hazai *Gasparrinia* fajok. I. *Botanikai Közlemények*. 57: 23-29
- VERSEGHY, K. 1971. Hazai *Gasparrinia* fajok. II. Rendszertani rez. *Botanikai Közlemények* 58: 21-28
- VERSEGHY, K. 1972. Hazai *Gasparrinia* fajok. III. Rendszertani rez (befejezes). *Botanikai Közlemények* 59: 13-18
- VILGALYS, R. & HESTER, M. 1990. Rapid identification and mapping of enzymatically amplified ribosomal DNA from several *Cryptococcus* species. *Journal of Bacteriology* 172: 4238-4246
- VINUESA, M. D. A., SANCHES-PUELLES, J. M. & TIBELL, L. 2001. Intraspecific variation in *Mycocalicium subtile* (Mycocaliciaceae) elucidated by morphology and the sequences of the ITS1-5.8S-ITS2 region of rDNA. *Mycological Research* 105: 323-330
- VOBIS, G. 1977. Studies on the germination of lichen conidia. *Lichenologist* 9: 131-136
- VOBIS, G. 1980. Bau und Entwicklung der Flechten-Pycnidien und ihrer Conidien. *Bibliotheca Lichenologica* 14: 1-141. J. Cramer, Vaduz.
- VOBIS, G. & HAWKSWORTH, D. L. 1981. Conidial lichen-forming fungi. In: G. T. Cole and B. Kendrick [eds.], *Biology of Conidial Fungi. Volume 1*: 245-273. Academic Press, New York.
- VOGLER, A. P. & DESALLE, R. 1994. Evolution and phylogenetic information-content of the ITS-1 region in the tiger beetle *Cicindela dorsalis*. *Molecular Biology and Evolution* 11(3): 393-405
- WADDELL, P. J., CAO, Y., HAUF, J. & HASEGAWA, M. 1999. Using novel phylogenetic methods to evaluate mammalian mtDNA, including amino acid invariant sites LogDet plus site stripping, to detect internal conflicts in the data, with special reference to the positions of hedgehog, armadillo, and elephant. *Systematic Biology* 48(1): 31-53
- WADDELL, P. J., KISHINO, H. & OTA, R. 2000. Rapid evaluation of the phylogenetic congruence of sequence data using likelihood ratio tests. *Molecular Biology and Evolution* 17(12): 1988-1992

- WADDELL, P. J., KISHINO, H. & OTA, R. 2001. A phylogenetic foundation for comparative mammalian genomics. *Genome informatics series* 12: 141-154
- WADE, A. E. 1965. The Genus *Caloplaca* Th. Fr. in the British Isles. *Lichenologist* 3(1): 1-28
- WADSTEN, T. & MOBERG, R. 1985. Calcium oxalate hydrates on the surface of lichens. *Lichenologist* 17: 239-245
- WALKER, F. J. & JAMES, P. W. 1980. A revised guide to microchemical techniques for the identification of lichen products. *British Lichen Society Bulletin* 46(supplement): 13-29
- WATSON, W. 1953. Census Catalogue of British Lichens. Cambridge Univ. Press. London. 91 pp.
- WEBER, W. 1977. Environmental modification and lichen taxonomy. In: M. R. D. Seaward [eds.], *Lichen Ecology*: 9-29. Academic Press, London.
- WEBER, W. 1989. A new species of *Caloplaca* (Section *Gasparrinia*) from California with notes on some other American *Caloplaca*. *Graphis Scripta* 2(4): 168-170
- WEDDELL, H. A. 1876. Notice monographique sur les *Amphiloma* de la flore française. *Bulletin de la Société Botanique de France* 23(CR des Séanc.): 83-99
- WEDIN, M., DORING, H. & MATSSON, J. E. 1999. A multi-gene study of the phylogenetic relationships of the Parmeliaceae. *Mycological Research* 103: 1185-1192
- WESTBERG, M. & KÄRNEFELT, I. 1998. The genus *Fulgensia* A.Massal. & De Not., a diverse group in the *Teloschistaceae*. *Lichenologist* 30(6): 515-532
- WESTNEAT, M. W. & ALFARO, M. E. 2005. Phylogenetic relationships and evolutionary history of the reef fish family Labridae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 36(2): 370-390
- WETMORE, C. M. 1994. The lichen genus *Caloplaca* in North and Central America with brown or black apothecia. *Mycologia* 86(6): 813-838
- WETMORE, C. M. 1996. The *Caloplaca sideritis* group in North and Central America. *Bryologist* 99(3): 292-314
- WETMORE, C. M. 1997. The typification of *Caloplaca chlorina*. *Bryologist* 100(2): 170-170
- WETMORE, C. M. 1999. Four new species of *Caloplaca* from Mexico. *Bryologist* 102(1): 99-103
- WETMORE, C. M. 2001. The *Caloplaca citrina* group in North and Central America. *Bryologist* 104(1): 1-11
- WETMORE, C. M. & KÄRNEFELT, E. I. 1998. The lobate and subfruticose species of *Caloplaca* in North and Central America. *Bryologist* 101(2): 230-255
- WETMORE, C. M. & KÄRNEFELT, E. I. 1999. What is *Caloplaca cinnabarina*? *Bryologist* 102(4): 683-691
- WHEELER, W. C. 1990. Combinatorial weights in phylogenetic analysis: a statistical parsimony procedure. *Cladistics-the International Journal of the Willi Hennig Society* 6: 269-275
- WHEELER, W. C. 1995. Sequence alignment, parameter sensitivity, and the phylogenetic analysis of molecular data. *Systematic biology* 44: 321-331

- WHEELER, W. C. 1996. Optimization alignment: the end of multiple sequence alignment in phylogenetics? *Cladistics-the International Journal of the Willi Hennig Society* 12: 1-9
- WHEELER, W. C. 1999. Fixed character states and the optimization of molecular sequence data. *Cladistics-the International Journal of the Willi Hennig Society* 15: 379-385
- WHEELER, W. C. 2001a. Homology and DNA sequence data. In: G. P. Wagner [ed.], *The character concept in evolutionary biology* 303-317. Academic Press,
- WHEELER, W. C. 2001b. Homology and the optimization of DNA sequence data. *Cladistics-the International Journal of the Willi Hennig Society* 17: S3-S11
- WHEELER, W. C., GATESY, J. & DESALLE, R. 1995. Elision: a method for accommodating multiple molecular sequence alignments with alignment-ambiguous sites. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 4(1): 1-9
- WHITE, T. J., BRUNS, T. D., LEE, S. B. & TAYLOR, J. W. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: M. A. Innis, D. H. Gelfand, J. J. Sninsky and T. J. White [eds.], *PCR protocols. A guide to methods and applications*: 315-322. Academic Press, New York.
- WHITTINGHAM, L. A., SLIKAS, B., WINKLER, D. W. & SHELDON, F. H. 2002. Phylogeny of the tree swallow genus, *Tachycineta* (Aves: Hirundinidae), by Bayesian analysis of mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 22(3): 430-441
- WIENS, J. J. 1995. Polymorphic characters in phylogenetic systematics. *Systematic Biology* 44: 482-500
- WIENS, J. J. 1998a. Testing phylogenetic methods with tree congruence: Phylogenetic analysis of polymorphic morphological characters in phrynosomatid lizards. *Systematic Biology* 47(3): 427-444
- WIENS, J. J. 1998b. The accuracy of methods for coding and sampling higher-level taxa for phylogenetic analysis: A simulation study. *Systematic Biology* 47(3): 397-413
- WIENS, J. J. 1998c. Does adding characters with missing data increase or decrease phylogenetic accuracy? *Systematic Biology* 47(4): 625-40
- WIENS, J. J. 1998d. Combining data sets with different phylogenetic histories. *Systematic Biology* 47(4): 568-81
- WIENS, J. J. 1999. Polymorphism in systematics and comparative biology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 327-362
- WIENS, J. J. 2000. Coding morphological variation for phylogenetic analysis: Polymorphism and interspecific variation in higher taxa. In: J. J. Wiens [ed.], *Phylogenetic analysis of morphological data*: 115-145. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- WIENS, J. J. 2001. Character analysis in morphological phylogenetics: Problems and solutions. *Systematic Biology* 50(5): 689-699
- WIENS, J. J. 2003. Missing data, incomplete taxa, and phylogenetic accuracy. *Systematic Biology* 52(4): 528-538

- WIENS, J. J. 2004. The role of morphological data in phylogeny reconstruction. *Systematic biology*. 53(4): 653-61
- WIENS, J. J. & HILLIS, D. M. 1996. Accuracy of parsimony analysis using morphological data: A reappraisal. *Systematic Botany* 21(2): 237-243
- WIENS, J. J. & SERVEDIO, M. R. 1997. Accuracy of phylogenetic analysis including and excluding polymorphic characters. *Systematic Biology* 46(2): 332-345
- WIENS, J. J. & SERVEDIO, M. R. 1998. Phylogenetic analysis and intraspecific variation: Performance of parsimony, likelihood, and distance methods. *Systematic Biology* 47(2): 228-253
- WIKLUND, E. & WEDIN, M. 2003. The phylogenetic relationships of the cyanobacterial lichens in the Lecanorales suborder Peltigerineae. *Cladistics-the International Journal of the Willi Hennig Society* 19(5): 419-431
- WILCOX, T. P., ZWICKL, D. J., HEATH, T. A. & HILLIS, D. M. 2002. Phylogenetic relationships of the dwarf boas and a comparison of Bayesian and bootstrap measures of phylogenetic support. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 25(2): 361-371
- WIRTH, V. 1995. Die Flechten Baden-Württembergs. Ulmer, Stuttgart. 527 pp.
- WIRTH, V. & VEZDA, A. 1972. Zur Systematik der *Lecidea cyathoides*-Gruppe. *Beitrage Naturk. Forsch. Südwestdeutschl.* 31: 91-92
- WUNDER, H. 1974. Schwarzfrüchtige, saxicole Sippen der Gattung *Caloplaca* (Lichenes, *Teloschistaceae*) in Mitteleuropa, dem Mittelmeergebiet un Vordersien. *Bibliotheca Lichenologica* 3: 1-186. J. Cramer, Lehre.
- YANG, Z. H. 1996. Phylogenetic analysis using parsimony and likelihood methods. *Journal of Molecular Evolution* 42(2): 294-307
- YANG, Z. H. 1998. On the best evolutionary rate for phylogenetic analysis. *Systematic Biology* 47(1): 125-133
- YANG, Z. H. & RANNALA, B. 1997. Bayesian phylogenetic inference using DNA sequences: A Markov Chain Monte Carlo method. *Molecular Biology and Evolution* 14(7): 717-724
- YOSHIMURA, I. & SHIMADA, R. 1980. Fine structures of lichen plectenchymas viewed with the scanning electron microscope. *Bull. Kochi Gakuen J.College* 11: 13-28
- ZAHLBRUCKNER, A. 1898. Beiträge zur Flechtenflora Niederösterreichs V. - *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien* 48: 349-370
- ZAHLBRUCKNER, A. 1907. Lichenes B. Spezieller Teil. In: A. Engler and K. Prantel (Hrsg.) [eds.], *Die natürlichen Pflanzenfamilien* 1: 1. Leipzig.
- ZAHLBRUCKNER, A. 1926. Lichenes. B. Spezieller Teil. In: A. Engler [ed.], *Die natürlichen Pflanzenfamilien* 2 Aufl., 8: 61-270. Leipzig
- ZAHLBRUCKNER, A. 1931. *Catalogus Lichenum Universalis*. 7. Verlag von Gebrüder Borntraeger, Leipzig. 784 pp.

- Zahlbruckner, A. 1940. *Catalogus Lichenum Universalis*. 10. Verlag von Gebrüder Borntraeger, Berlin. 660 pp.
- Zhurbenko, M. & Søchting, U. 1993. *Caloplaca tornöensis* and *Caloplaca spitsbergensis* (Lichenes), the two lichen species from Taimyr peninsula new to Russia. *Botanicheesleii Journa* 78(2): 118-120
- Zoller, S., Lutzoni, F. & Scheidegger, C. 1999. Genetic variation within and among populations of the threatened lichen *Lobaria pulmonaria* in Switzerland and implications for its conservation. *Molecular ecology*. 8(12): 2049-59
- Zukal, H. 1895. Morphologische und biologische Untersuchungen über die Flechten II. *Sitzb. kais. Akad. Wiss. Wien, Math-nat. Klasse* 104: 1303-1395

ANNEX 1

PHYLOGENETIC STUDY OF *FULGENSIA* AND ALLIED
CALOPLACA AND *XANTHORIA* SPECIES
(TELOSCHISTACEAE, LICHEN-FORMING ASCOMYCOTA)¹

ESTER GAYA,^{2,5} FRANÇOIS LUTZONI,³ STEFAN ZOLLER,^{3,4}
AND PERE NAVARRO-ROSINÉS²

²Departament de Biologia Vegetal (Unitat de Botànica), Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona, Av. Diagonal 645, 08028 Barcelona, Spain; and ³Department of Biology, Duke University, Durham, North Carolina 27708-0338 USA

Fulgensia Massal. & De Not. is a widespread genus with considerable morphological and ecological heterogeneity across species. For this reason, the taxonomic delimitation of this genus has been controversial. Relationships among species of *Fulgensia*, *Caloplaca* Th. Fr., and *Xanthoria* (Fr.) Th. Fr. (*Lecanorales*) were investigated based on a comprehensive phylogenetic analysis of 62 DNA sequences from the nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region using maximum parsimony (MP) and likelihood (ML). Ambiguously aligned (INAASE coded characters) and unambiguously regions were analyzed separately and combined when using MP as the optimization criterion. All our analyses confirm the polyphyly of this genus as three distinct lineages: *Fulgensia* sensu stricto, *F. australis*, and *F. schistidii*. We report here that *Caloplaca*, *Fulgensia*, and *Xanthoria* together form two main sister lineages. One lineage includes *Fulgensia schistidii* (part of the *C. saxicola* group), *Xanthoria*, and most of the lobed *Caloplaca* species belonging to the *Gasparrinia* group. A second main lineage comprises the remaining *Caloplaca* species, *Fulgensia* sensu stricto, and *F. australis*. Therefore, the traditional generic level classification schemes for the family Teloschistaceae appear to be highly artificial. All three genera were found to be nonmonophyletic. We demonstrate here that the ITS is appropriate to resolve relationships across the Teloschistaceae. However, a combination of an MP analysis, in which ambiguously aligned regions are accommodated using INAASE, with an ML analysis, in which phylogenetic confidence is estimated using a Bayesian approach, is needed.

Key words: ambiguous alignments; *Caloplaca*; *Fulgensia*; internal transcribed spacer; lichen-forming fungi; Markov chain Monte Carlo Bayesian inference; molecular phylogenetics; Teloschistaceae; *Xanthoria*.

The lichen-forming genus *Fulgensia* A. Massal. & De Not. includes terricolous, muscicolous, and saxicolous crustose species that are common and widespread on most continents. The species diversity and abundance is particularly important in the Mediterranean region. *Fulgensia* is classified within the family Teloschistaceae (*Lecanorales* Nannf.). Formerly, this family had been classified within the order Teloschistales, which was established as an independent order within the lichenized Ascomycota by Eriksson and Hawksworth (1986).

The genus was described by Massalongo and de Notaris (Massalongo, 1855) based on *Fulgensia fulgens* (Sw.) Elenkin, i.e., mainly comprising taxa with non-polarilocular, mostly simple ascospores, and with more or less pruinose and yellowish thalli containing anthraquinones. Zahlbruckner (1926, 1931) did not recognize *Fulgensia* as a distinct genus and subsumed it within *Caloplaca* Th. Fr. as a separate section. Dodge and Baker (1938), Räsänen (1943), and Rudolph (1955) revived the use of the name *Fulgensia* at the genus level.

Poelt (1965) redefined the previous delimitation of *Fulgen-*

sia by including, in addition to taxa with simple ascospores, taxa with typical one-septate non-polarilocular ascospores. *Fulgensia* sensu Poelt contained 10 species distributed into two subgenera: *Fulgensia* subgen. *Fulgensia* Poelt and subgen. *Candelariopsis* (Sambo) Poelt. The former included six species: *F. delphinensis* Poelt, *F. desertorum* (Tomin) Poelt, *F. bracteata* (Hoffm.) Räsänen, *F. subbracteata* (Nyl.) Poelt, *F. fulgens* (Sw.) Elenkin, and *F. fulgida* (Nyl.) Szatala. This subgenus was characterized mainly by simple or one-septate ascospores, a thallus with a false upper cortical layer, and by their attachment to the substratum with a felt of hyphae (Poelt, 1965). The subgenus *Candelariopsis* included four taxa: *F. australis* (Arnold) Poelt, *F. chanousiae* (Sambo) Poelt, *F. schistidii* (Anzi) Poelt, and *F. pruinosa* (Körb.) Poelt. These species have one-septate ascospores, a thallus with a true upper cortical layer, and are attached to the substratum by hyphal strands or by their lower cortex (Poelt, 1965). Subsequently, three new *Fulgensia* species were described: *F. klementii* Kalb (Kalb, 1970), *F. poeltii* Llimona (Llimona, 1974), and *F. canariensis* Follmann (Follmann and Poelt, 1981).

Gilbert (1978) applied Poelt's concepts to *Fulgensia* populations found in the British Isles. He asserted the complexity of this genus by remarking that most of the species exhibit a large variability, implying the existence of several potential infraspecific taxa. Poelt's circumscription of *Fulgensia* has not always been followed. Some contemporary authors (Nowak and Tobolewski, 1975; Oksner, 1993) still recognize members of the *Candelariopsis* group as being *Caloplaca* species.

Apart from Poelt (1965), no further revision of the group had been made until the work of Westberg and Kärnefelt (1998), who recognized four groups within *Fulgensia*: group A (*F. australis* and *F. chanousiae*), group B (*F. canariensis*),

¹ Manuscript received 29 October 2002; revision accepted 14 February 2003.

The authors thank X. Llimona (Barcelona) and C. Roux (Marseille) for critical comments on the manuscript; V. Reeb for her invaluable help and support in the DNA isolation and sequencing; and N. L. Hladun (Barcelona) for technical support. This work was carried out within the projects DGICYT (PB 96-1115-C04-02), Spanish Government and CIRIT (2001 SGR 00095), Catalan Government. This project was also supported by a grant from the National Science Foundation/Major Research Instrumentation (DBI-9871374) in part to F.L. Support from the Field Museum's Pritzker Laboratory of Molecular Systematics and Evolution, as well as an award from the Scholarship Committee to E.G., is gratefully acknowledged.

⁴ Present address: North Carolina Supercomputing Center, PO Box 12889, Research Triangle Park, North Carolina 27709 USA.

⁵ Author for reprint requests (e-mail: gaya@porthos.bio.ub.es).

group C (*F. schistidii*) and group D (*F. bracteata*, *F. delphinensis*, *F. desertorum*, *F. fulgens*, *F. fulgida*, *F. klementii*, *F. poeltii*, *F. pruinosa*, and *F. subbracteata*). In their study of *Fulgensia* and *Caloplaca*, Poelt (1965) and Kärnefelt (1989) came to the conclusion that species from the *Caloplaca aurea* group (not sampled here) were most similar to *Fulgensia* (*Candelariopsis*), the main differential feature being the type of ascospore septation. Based on the structure of the upper thallus cortex, Kärnefelt (1989) and Westberg and Kärnefelt (1998) proposed close affinities between species from the *C. aurea* group (e.g., *C. paulii* Poelt) and *F. canariensis* and *F. schistidii*. However, Navarro-Rosinés et al. (2000) suggested that *C. aurea* (Schaeer.) Zahlbr. was more similar to subgenus *Fulgensia* than to subgenus *Candelariopsis*. Furthermore, the recently described *C. cancarixitcola* Nav.-Ros., Egea & Llimona shares several morphological features with *F. australis*, *F. canariensis*, and *F. schistidii* (Navarro-Rosinés et al., 2000).

In spite of all these morphological studies and the evident connections between *Fulgensia* and *Caloplaca*, only one molecular phylogenetic study of *Fulgensia* has been carried out (Kasalicky et al., 2000). Unfortunately, only two *Caloplaca* species (*C. flavorubescens* [Huds.] Laundon and *C. cerina* [Hedw.] Th. Fr.) and one *Xanthoria* (Fr.) Th. Fr. species (*X. parietina* [L.] Th. Fr.) were included to represent taxa outside *Fulgensia*. This sampling was sufficient to demonstrate the polyphyletic nature of *Fulgensia*, but was insufficient to reveal relationships of its separate lineages within the broad context of the Teloschistaceae.

During the molecular and morphological revision of the lobate *Caloplaca* (*Gasparrinia* sect.) by the first author, the need to clarify the delimitation between *Caloplaca* and *Fulgensia* became necessary. We report here the results of a phylogenetic study assessing relationships of *Fulgensia* species within the broader context of the Teloschistaceae. The conclusions presented here are based on sequences from the internal transcribed spacer (ITS) region for 58 specimens, representing 33 species (36 taxa) belonging to three genera (*Caloplaca*, *Fulgensia*, and *Xanthoria*) within the Teloschistaceae.

MATERIALS AND METHODS

Taxon sampling—A total of 24 specimens of *Fulgensia* (representing 10 taxa), 26 specimens of *Caloplaca* (representing 21 taxa) regarded as most closely related to *Fulgensia*, and eight specimens of *Xanthoria* (representing five species) were included in this study. Most of the sequences needed for this study were available in GenBank (Arup and Grube, 1999; Kasalicky et al., 2000; Lohtander et al., 2000; Martín and Winka, 2000; Dyer and Murtagh, 2001; Kroken and Taylor, 2001). Eight new ITS sequences were generated for this study. After comparing ITS sequences from a number of species belonging to different families with our alignment of ingroup sequences, four outgroup species were selected: *Protopermatia badia* (Hoffm.) Haf. (Lecanoraceae), *Letharia vulpina* (L.) Hue, *L. columbiana* (Nutt.) J. W. Thomson, and *Usnea arizonica* Mot. (Parmeliaceae). See Supplemental Data accompanying the online version of this paper for voucher information and GenBank accession numbers for the 62 ITS sequences included in this study.

DNA isolation and sequencing—Genomic DNA was obtained from fresh samples and herbarium specimens (the oldest specimen was collected in 1995). DNA was isolated using the Puregene Kit (GENTRA Systems, Minneapolis, Minnesota, USA) following the manufacturer's protocol for filamentous fungi. DNA concentration was determined by visual comparison with positive control (λ 100 ladder, concentration 10, 20, 40 ng) on an ethidium-bromide-stained agarose gel. Symmetric polymerase chain reactions (PCR) were prepared for a 50.0 μ L final volume containing 31.7 μ L of sterile dou-

ble-distilled water, 5.0 μ L of 10 \times *Taq* polymerase reaction buffer (Boehringer-Mannheim, Indianapolis, Indiana, USA), 5.0 μ L of 2.5 mmol/L dNTPs, 0.3 μ L of *Taq* DNA polymerase (Boehringer-Mannheim), 2.5 μ L for each of the 10 μ mol/L primers ITS1F or ITS5 and ITS4 (Gardes and Bruns, 1993; White et al., 1990), 1.5 μ L of 10 mg/mL bovine serum albumin (BSA; BioLabs, Beverly, Massachusetts, USA), 0.5 μ L of 50 mmol/L MgCl₂, and 1 μ L of template genomic DNA. The PCR was performed on Peltier Thermal Cyclers PTC-200 (MJ Research, Boston, Massachusetts, USA) under the following conditions: one cycle of 1 min at 95°C linked to 40 cycles of 1 min at 95°C, 45 s at 52°C, and 2 min at 72°C, with the last step increased by increments of 5 s for the last 15 cycles. A final extension step of 10 min at 72°C was added, after which the samples were kept at 4°C. The PCR products were purified using GELase Agarose Gel-Digesting Preparation (Epicentre Technologies, Madison, Wisconsin, USA) following the manufacturer's instructions or low-binding regenerated cellulose 30000 nominal molecular weight limit (NMWL) filter units (Millipore, Bedford, Massachusetts, USA). Both strands of the purified PCR products were sequenced using PCR primers used for the symmetric amplification and primers 5.8S and 5.8SR (Vilgalys and Hester, 1990). Sequencing reactions were prepared in 10 μ L final volume using BigDye Terminator (ABI PRISM, Perkin-Elmer Biosystems, Wellesley, Massachusetts, USA) and following the manufacturer's instructions. Sequenced products were precipitated with 10 μ L of deionized sterile water, 2 μ L of 3 mol/L sodium acetate, and 50 μ L of 95% ethanol. Polyacrylamide gel electrophoresis was conducted using Long Ranger Singel packs (FMC BioProducts, Rockland, Maryland, USA) and an ABI 377 automated DNA sequencer (Perkin-Elmer, Applied Biosystems, Wellesley, Massachusetts, USA). Sequence fragments were subjected to BLAST searches to verify their identity and assembled using Sequencher version 3.0 (Gene Codes Corporation, Ann Arbor, Michigan, USA).

Sequence alignment—Sequences were aligned using Sequencher 3.0. The manual alignment was carefully inspected for the presence of ambiguously aligned regions caused by the insertion of gaps. The alignment was done separately in two blocks because of the difficulty of aligning two different groups of sequences. *Xanthoria fallax* (Hepp) Arnold was the only species alignable with both groups and was used to facilitate the final and global manual alignment. The delimitation of ambiguous regions, their unequivocal coding, and the elaboration of symmetric step matrices for each of these coded characters were generated using the program INAASE 2.3b (Lutzoni et al., 2000). The alignment is available in a Nexus format upon request to E.G. or FL.

Phylogenetic analyses—All phylogenetic searches were performed with PAUP* 4.0b8 (Swofford, 2001) using maximum parsimony (MP) and maximum likelihood (ML) as optimization criteria. The same program was used for all bootstrap analyses. Constant sites and ambiguously aligned sites were removed from all analyses.

Maximum-parsimony (MP) analyses—Three different MP searches (MP1–MP3) were carried out.

A first MP analysis (MP1) was executed using exclusively unambiguously aligned sites. Changes among character states (including gaps as a fifth character state) were subjected to symmetric step matrices constructed as follows. The options Show character status/full details/hide excluded characters options from the Data menu in PAUP* were implemented. From the resulting table, the column States showing all nucleotide states found at each of the unambiguously aligned and nonconstant sites was saved as a separate text file. This file was used as an input file for the program STMatrix 2.1 (written by S. Zoller and available upon request from S.Z. or FL.), which generates a step matrix (in Nexus format) by calculating frequencies of reciprocal changes from one state to another and converting them into costs of changes using the negative natural logarithm of the frequencies (Felsenstein, 1981; Wheeler, 1990).

The second MP search (MP2) was restricted to unequivocally coded (INAASE) characters replacing ambiguously aligned regions. Only coded characters with no more than 32 character states were subjected to the MP2

search. A total of eight coded characters out of 16 (corresponding to the 16 ambiguously aligned regions we delimited in this ITS alignment) fit this criterion, forming eight new (INAASE) characters. All pair-wise transformation costs were equal for one of these eight characters. The seven other coded characters (with consistent pair-wise sequence comparisons) were each subjected to a specific step matrix taking into account the optimal number of steps to transform one ambiguous sequence into another.

Before combining the unambiguously aligned sites with the eight coded (INAASE) characters for the MP3 analysis, global phylogenetic congruence was assessed for these two data partitions. This was done by inspecting internodes with bootstrap scores above 70% resulting from the separate MP1 and MP2 analyses (Mason-Gamer and Kellogg, 1996). Conflicts between the two data partitions would be considered significant only if the two bootstrap analyses provided support $\geq 70\%$ for two different phylogenetic relationships for the same set of taxa (one being monophyletic and the other being non-monophyletic).

All three MP searches were performed using heuristic searches with 1000 random-addition-sequences (RAS), tree bisection-reconnection (TBR) branch swapping, Multrees option in effect, and collapsing branches with maximum branch length equal to zero. The MP1 and MP2 searches were done in two steps. The goal of the first step was to find the length of the most parsimonious trees. This was done by saving only one tree for each RAS. The goal of the second step was to find all equally most parsimonious trees. This was done by saving all trees only when swapping on a tree equal or shorter than the shortest tree found in the first step. The MP3 was conducted in one step by saving all trees as soon as TBR swapping was initiated. Internode confidence was assessed by bootstrap analyses (Felsenstein, 1985) with full heuristic searches, 10 000 parsimony bootstrap replicates, using two RAS per bootstrap replicate and by saving no more than 10 trees per bootstrap replicate.

Maximum-likelihood (ML) analyses—Selection of the nucleotide substitution model and the estimation of most parameters were done with hierarchical likelihood ratio testing (HLRTs) using the program Modeltest 3.04 PPC (Posada and Crandall, 1998). The ML search was performed using the HKY substitution model (Hasegawa-Kishino-Yano, 1985) with base frequencies (A = 0.1539, C = 0.2704, G = 0.2263, T = 0.3494), ti/tv ratio = 3.2956, and unequal rates among sites. Rates for variable sites assumed to follow a gamma distribution with shape parameter = 1.9549 for an optimal number of rate categories equal to 3. The ML heuristic search was conducted on the same data set subjected to the MP1 search, with 1000 RAS, number of rearrangements limited to 20 000/RAS, TBR branch swapping, Multrees option in effect, and collapsing branches with maximum branch length equal to zero. The ML analysis was divided in three separate searches (300, 300, and 400 RAS, respectively).

We used a Bayesian Markov chain Monte Carlo (B/MCMC) method (Larget and Simon, 1999) to assess the level of confidence for relationships revealed by our ML search. The same model and number of rate categories as used in the ML search was used for the B/MCMC analyses. The tree sampling using this approach was done with MrBayes 1.11 (Huelsenbeck, 2000). The MCMC algorithm ran for 2 000 000 generations with four incrementally heated chains, starting from random trees and sampling one out of every 100th generation with DNA substitution parameters updated during the search. A majority-rule consensus tree was calculated with PAUP* from the last 15 000 out of the 20 000 trees sampled. The first 5000 trees (burnin) were excluded to avoid trees that might have been sampled prior to convergence of the Markov chains.

We repeated the B/MCMC tree sampling as described to confirm the result from the first Bayesian analysis. The final majority-rule consensus tree was obtained by pooling all trees selected from both runs (30 000 trees). The posterior probability of each topological bipartition was estimated by the frequency of these bipartitions across all 30 000 trees sampled. Internodes with posterior probabilities $\geq 95\%$ were considered statistically significant.

RESULTS

The size of the ITS final data matrix for this study of the Teloschistaceae was 62 sequences by 674 sites. A total of 16

ambiguously aligned regions were delimited, resulting in the exclusion of 438 nucleotide sites. Constant sites (170) were excluded as well. Of the remaining 66 characters that were subjected to ML and B/MCMC analyses, 47 were parsimony-informative in MP1 analyses. The eight characters used in the MP2 analysis were derived from the eight ambiguously aligned regions coded with INAASE. These eight characters were combined with the 66 characters of MP1 for a total of 74 nonconstant characters for MP3, 55 of which were parsimony-informative.

The unequally weighted MP1 search revealed 575 equally most parsimonious trees of 288.19 steps (Fig. 1). The unequally weighted MP2 search revealed 5712 equally most parsimonious trees in two islands. One island of 4032 trees was hit 101 times and the second island of 1680 trees was hit 49 times. The score of the best tree was 173.00 steps (Fig. 2).

The MP2 search, based on only the eight INAASE characters, was performed to determine the amount of phylogenetic signal that could be recovered from ambiguously aligned regions and to ensure that this signal was not incongruent with the unambiguously aligned portion of the data matrix. The phylogenetic signal recovered with INAASE provided a surprisingly high level of resolution and support for these eight characters. The phylogenetic signal retrieved from ambiguously aligned regions was most often complementary to the signal provided by nonambiguous sites. Of the 21 internodes with support $\geq 50\%$ generated by the MP2 bootstrap analysis, 11 internodes had bootstrap values increased by an increment of at least 10% when compared to the MP1 bootstrap values, and six of these bootstrap values went from $< 70\%$ to $\geq 70\%$ (Fig. 2). Although topologies obtained from the separate analyses of unambiguous sites and INAASE characters were considerably different, no conflict was detected using the reciprocal 70% bootstrap criterion (see Materials and Methods), and, therefore, the two data sets were combined.

A total of 12 equally most parsimonious trees was found in one island that was hit 1000 times with the MP3 search based on combined unambiguously aligned sites and INAASE characters (Fig. 3). The score of the best tree was 473.70 steps. The inclusion of the eight ambiguously aligned regions as coded characters explains the increase in resolution from 575 to 12 equally most parsimonious trees and the faster computing time when the analysis was performed on the combined data set. The number of internodes with bootstrap support $\geq 70\%$ went from 13, when the analysis was restricted to unambiguously aligned sites (MP1), to 25 when the eight INAASE characters were added to these unambiguous sites (Figs. 1 and 3).

Five equally most likely trees ($-\ln 874.90079$), hit 183 times out of 1000 RAS, resulted from the ML search. The ML analysis generated a more resolved consensus tree with only five equally optimal trees compared to 12 for MP3. However, only 13 internodes have high support values (posterior probability [PP] $\geq 94\%$) with B/MCMC (Fig. 4) compared to 25 (bootstrap proportion [BP] $\geq 70\%$) for MP3 (Fig. 3). This extra level of support comes from the phylogenetic signal that was recovered with the eight INAASE characters from ambiguously aligned portions of the alignment (Fig. 2). When the MP bootstrap analysis was performed on the same data set that was used for the B/MCMC analysis, i.e., without the eight INAASE characters, internodes with high support were virtually the same (compare Fig. 1 with Fig. 4). The B/MCMC approach did provide significant support for two internodes that never received bootstrap support $\geq 70\%$ (Fig. 4).

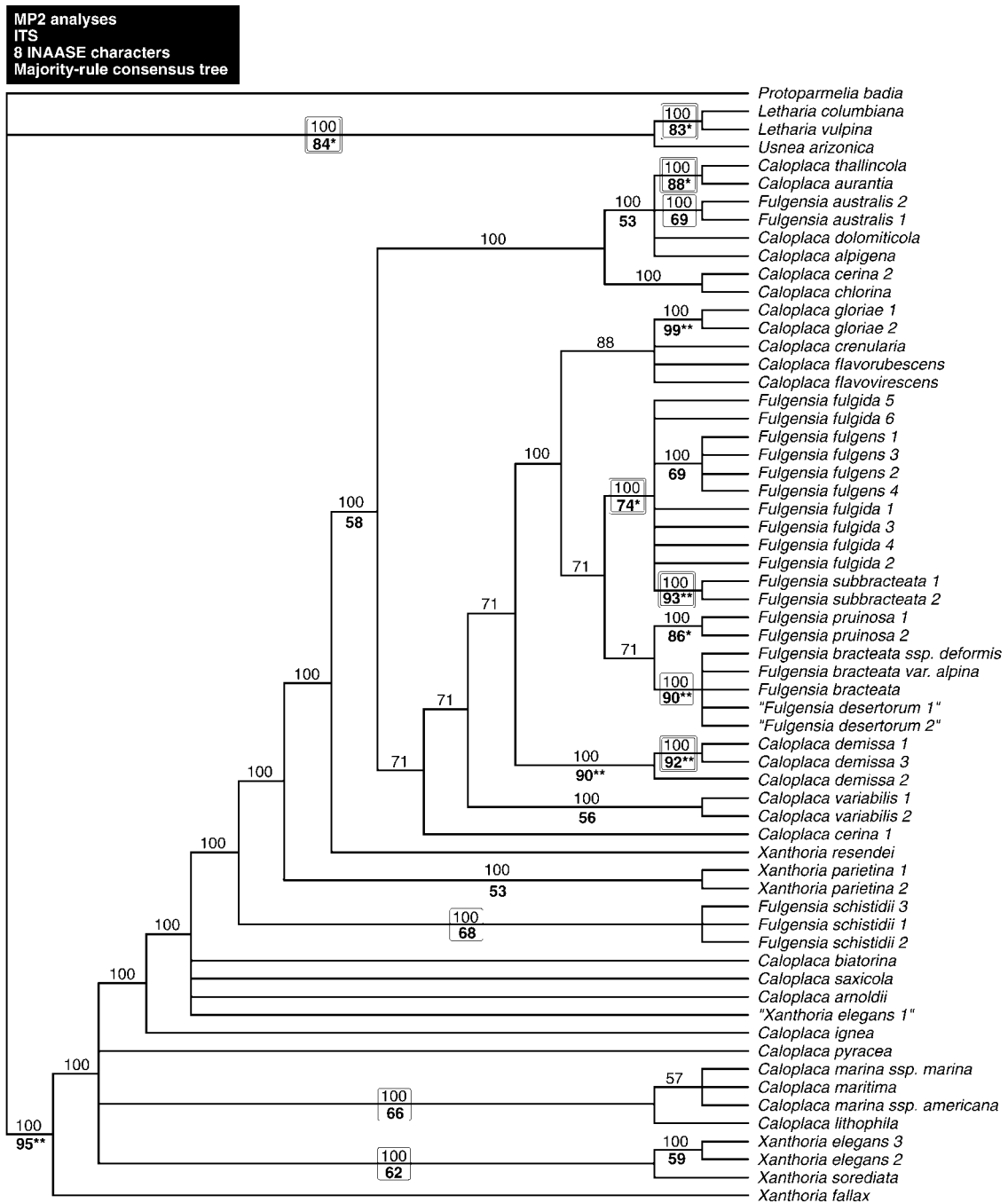


Fig. 2. Relationships among *Fulgensia* species and selected members of *Caloplaca* and *Xanthoria*, based only on eight INAASE characters derived from internal transcribed spacer (ITS) ambiguously aligned regions. Majority-rule consensus tree of 5712 equally most parsimonious trees generated by the maximum parsimony (MP2) analysis. Tree length = 173.00 steps. Numbers above each internode represent the percentage of these 5712 trees that share these specific topological bipartitions. Numbers in boldface type below internodes are the percentages ($\geq 50\%$) of 10000 bootstrap replicates supporting specific topological bipartitions. Bootstrap values with one asterisk are $\geq 70\%$, and bootstrap values with two asterisks are $\geq 90\%$. Boxes indicate 11 internodes with bootstrap values that increased by an increment of 10% or more compared to MP1 bootstrap values. Double boxes show six of these 11 internodes with bootstrap values $\geq 70\%$ that were $< 70\%$ in the MP1 analysis.

The outgroup rooted the ingroup always at the same internode, except for MP2 which was based strictly on the eight INAASE characters and lacked support. Even if our taxon sampling for the outgroup and ingroup was different from Arup and Grube (1999), our rooting of the ingroup is in total agreement with the result shown in their Fig. 4.

Phylogenetic relationships—Our results suggest that *Caloplaca*, *Xanthoria*, and *Fulgensia* are part of two main lineages within the Theloschistaceae: lineage 1 (PP = 99%, Fig. 4) and lineage 2 (BP = 89%, Fig. 3). Because *Xanthoria* and most lobate *Caloplaca* species are restricted to lineage 1, this lineage seems to include fewer species and to be more ho-

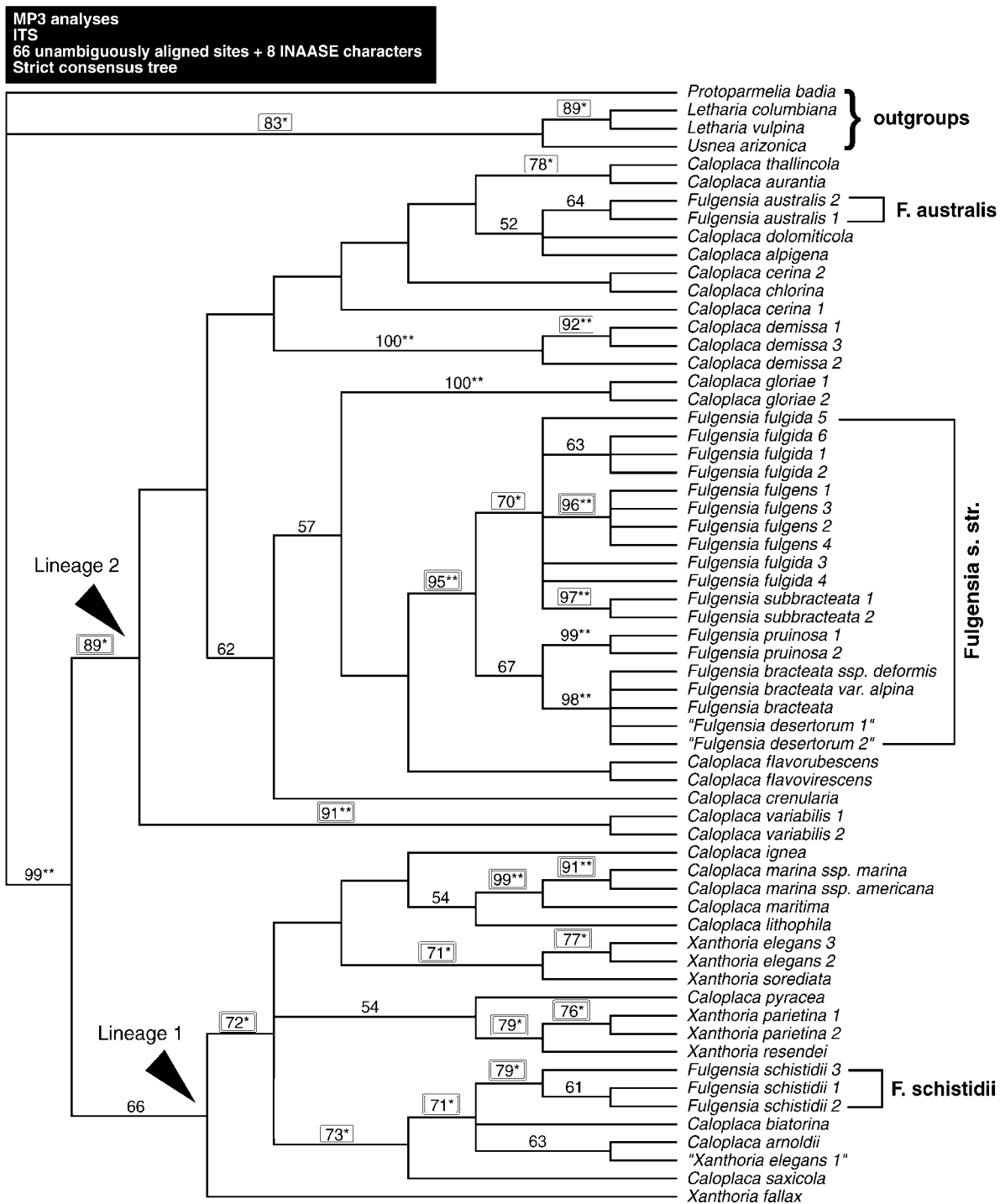


Fig. 3. Relationships among *Fulgensia* species and selected members of *Caloplaca* and *Xanthoria*, based on internal transcribed spacer (ITS) unambiguously aligned sites combined with eight INAASE characters. Strict consensus tree of 12 equally most parsimonious trees generated by the maximum parsimony (MP3) analysis. Tree length = 473.70 steps. Numbers above each internode represent the percentages ($\geq 50\%$) of 10000 bootstrap replicates supporting specific topological bipartitions. Bootstrap values with one asterisk are $\geq 70\%$, and bootstrap values with two asterisks are $\geq 90\%$. Boxes indicate all internodes with bootstrap support $\geq 70\%$ that were $< 70\%$ in the MP1 analysis, and double boxes show internodes with bootstrap support $\geq 70\%$ that were $< 70\%$ in the MP1 or MP2 analysis.

mogeneous than lineage 2. By including most members of *Fulgensia* and several representatives of at least five groups of *Caloplaca* (sensu Clauzade and Roux, 1985), lineage 2 is the most phenotypically diverse.

Fulgensia has three independent origins, confirming the po-

lyphyly of this genus by Kasalicky et al. (2000). One of these origins gave rise to the largest group of *Fulgensia* species (BP = 95%, Fig. 3; PP = 98%, Fig. 4) and corresponds to the *Fulgensia* sensu stricto (s.s.) group proposed by Kasalicky et al. (2000). *Fulgensia* s.s. and *F. australis* are part of lineage

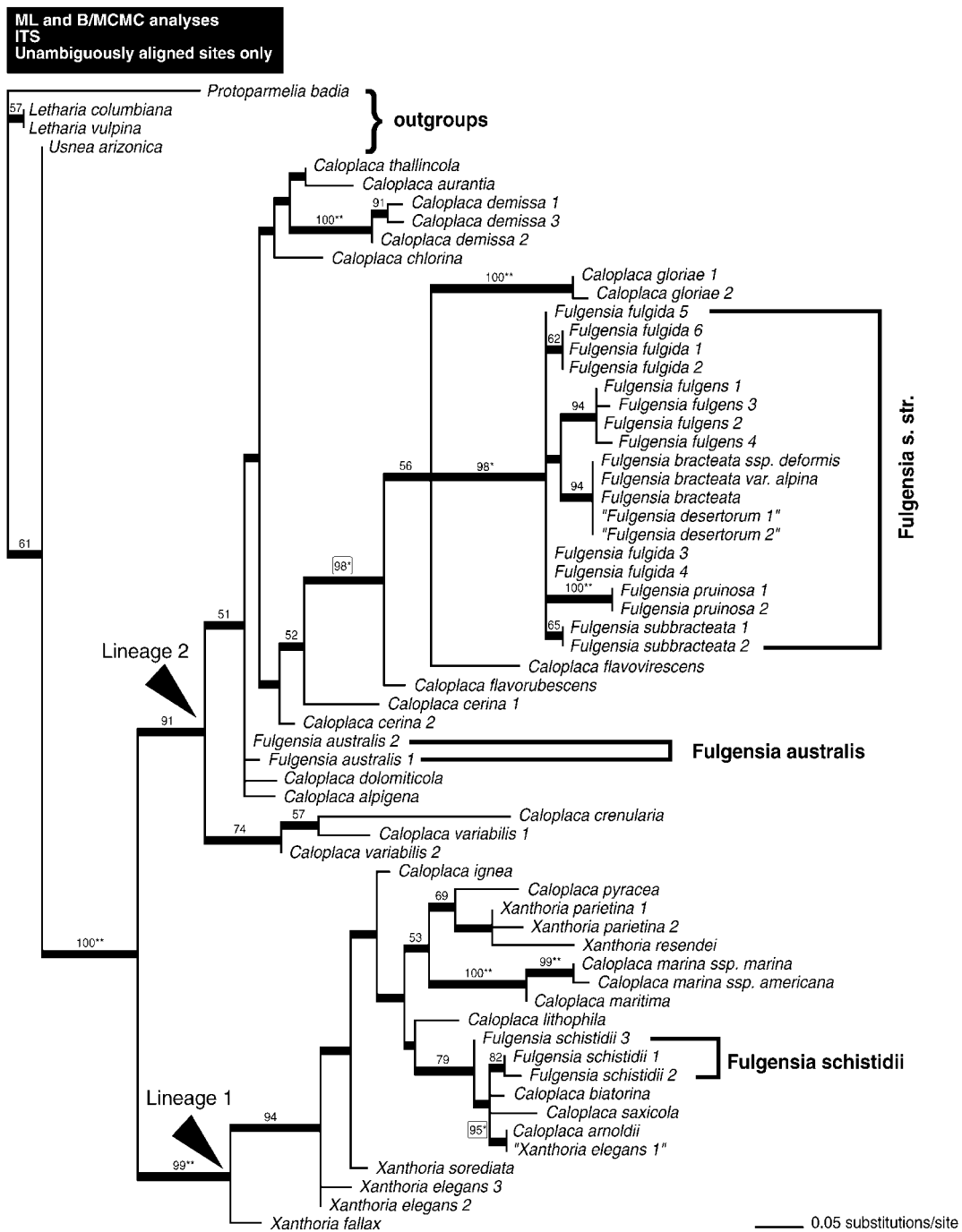


Fig. 4. Relationships among *Fulgensia* species and selected members of *Caloplaca* and *Xanthoria*, based on internal transcribed spacer (ITS) unambiguously aligned sites only. One of the five equally most likely trees generated by the maximum likelihood search ($-\ln$ likelihood = 874.90079). All internodes present in the strict consensus of these five trees are highlighted with thicker branches. Numbers above each internode represent posterior probabilities $>50\%$. One asterisk indicates scores $\geq 95\%$, and two asterisks show scores $\geq 99\%$. Posterior probabilities in boxes indicate two internodes with high support that never received bootstrap support $\geq 70\%$ in MP1–MP3 analyses.

2 of the Teloschistaceae, whereas *F. schistidii* is part of lineage 1 of this family.

Our B/MCMC analysis shows that *Fulgensia* s.s. is nested within a subgroup of *Caloplaca* part of lineage 2. Exact relationships among the main species groups within lineage 2 remain uncertain with ITS. However, a closer (monophyletic) relationship of *Fulgensia* s.s. to *Caloplaca gloriae* Llimona &

Werner, *C. flavovirescens* (Wulfen) DT. & Sarnt, and *C. flavorubescens* was found to be statistically significant (PP = 98%, Fig. 4).

The phylogenetic position of *Fulgensia australis* within lineage 2 is also uncertain. Both the MP and the ML analyses suggest a close relationship with *C. dolomiticola* (Hue) Zahlbr. and *C. alpigena* Poelt ined. (current name: *C. macrocarpa*

(Anzi) Zahlbr.), but virtually without any support (Figs. 3 and 4). *Caloplaca variabilis* (Pers.) Müll. Arg. was always at the base of lineage 2 in the combined analyses, but did not receive statistical support.

In general, the level of uncertainty is also high for relationships among main groups within lineage 1, except for the *Xanthoria fallax* group, which was constantly found to be part of the first divergence that took place within this lineage (PP = 94%, Fig. 4; BP = 72%, Fig. 3). This result is in agreement with the ITS tree from Arup and Grube (1999).

Fulgensia schistidii is most likely to form a monophyletic group with members of the *Caloplaca saxicola* group (BP = 73%, Fig. 3), rather than being nested within *Fulgensia* where it has been classified traditionally (Poelt, 1965) or being sister to *Xanthoria parietina* according to Kasalicky et al. (2000). In agreement with Arup and Grube (1999), *C. marina* (Wedd.) Zahlbr. and *C. maritima* B. de Lesd. are sister species with strong support. However, by adding *Fulgensia* species (Kasalicky et al., 2000) to the data set of Arup and Grube (1999), we lost the high support for the sister relationship of *C. lithophila* H. Magn. to the *C. marina* group.

Our study revealed a sister relationship between *X. sore-diata* (Vain.) Poelt and *X. elegans* (Link) Th. Fr. (BP = 71%, Fig. 3), as well as between *X. parietina* and *X. resendei* Poelt & Tav. (BP = 79%, Fig. 3). However, one specimen of "*X. elegans*" (individual 1) was always found to be sister to *C. arnoldii* (BP = 63%, Fig. 3; PP = 95%, Fig. 4). This specimen of "*X. elegans*" with "compact thalli" was collected in eastern Antarctica and was part of a phylogenetic study by Dyer and Murtagh (2001). Based on their Figs. 2 and 4, this "*Xanthoria elegans*" with compact thalli is very likely a misidentified member of the *C. saxicola* group (GenBank AF278753). Even if we reassign "*Xanthoria elegans* 1" to *Caloplaca saxicola* sensu lato, our results clearly show that *Xanthoria* and *Caloplaca* do not form monophyletic groups (Figs. 3 and 4).

DISCUSSION

When comparing trees resulting from MP (with and without INAASE characters) and ML, we find few differences. The most obvious topological discrepancies were unsupported by BP or PP. We regard the analyses with MP3 (Fig. 3) and ML (Fig. 4) as being the most accurate reconstruction of the underlying phylogeny.

Adequacy of ITS in resolving relationships within the Teloschistaceae—One important finding to emerge from this study is that in spite of the small number (eight) of ambiguous regions that we were able to convert to characters with INAASE, these eight characters alone were able to generate a high level of resolution. However, the highest level of confidence with MP was obtained when these eight INAASE characters were added to the data matrix containing the nonambiguously aligned sites. Doing so, the number of internodes with bootstrap support $\geq 70\%$ was more than doubled compared to the MP1 analysis.

It is clear that large ITS data sets within the Teloschistaceae will greatly benefit from methods like INAASE that are designed to recover phylogenetic signal from these ambiguously aligned regions. In this particular case, using B/MCMC, which seems to be a more statistically powerful method to assess the level of phylogenetic uncertainty (Alfaro et al., 2002; Kauff

and Lutzoni, 2002), is not superior to using parsimony bootstrap with INAASE characters. This is likely to be true for alignments with high percentages of sites that are ambiguously aligned, until B/MCMC methods and ML searches can accommodate multiple models simultaneously, including models for characters with character states other than the usual four nucleotides (e.g., INAASE or morphological characters). It is possible that ITS alone could provide sufficient phylogenetic information to fully resolve relationships within the Teloschistaceae and provide high support values for most internodes, if a new method could capture phylogenetic signal from all ambiguously aligned regions instead of being restricted to eight of the 16 regions we delimited for this study.

Phylogenetic relationships of *Fulgensia* species within the Teloschistaceae—*Fulgensia pruinosus* had been included in subgenus *Candelariopsis* with *F. australis*, *F. chanousiae*, and *F. schistidii* by Poelt (1965). Westberg and Kärnefelt (1998), Kasalicky et al. (2000), and this study demonstrate that *F. pruinosus* belongs to the subgenus *Fulgensia*, corresponding to *Fulgensia* s.s. This group is characterized by a homogeneous cortical layer and abundant pruina.

As for Kasalicky et al. (2000), our analyses could not distinguish "*F. desertorum*" from *F. bracteata*. The high similarity of the ITS and LSU sequences suggest that more characters are needed to resolve this relationship. We believe that because of the overall phenotypic similarity of "*F. desertorum*" to *F. fulgens*, this odd result may also be explained by misidentification of the two specimens used by Kasalicky et al. to represent "*F. desertorum*." Typical *F. desertorum* is xerophilous and of irano-turanian distribution (X. Llimona, personal communication), whereas specimens used by Kasalicky et al. (2000) have a very different ecology and were collected in Norway and northern Italy.

We confirm the conclusion by Westberg and Kärnefelt (1998) and Kasalicky et al. (2000) that *Fulgensia australis* does not belong to *Fulgensia* s.s. However, its phylogenetic placement is still unknown. This might be resolved by including more related taxa. For example, species from the *Caloplaca aurea* group share several morphological similarities with *F. australis*, i.e., lack of pruina, presence of septate spores, and saxicolous habit. Additional molecular characters might also be necessary to resolve the phylogenetic relationship of this problematic species.

Because of its placement in lineage 1, *F. schistidii* appears to be the most distantly related species to *Fulgensia* s.s. Westberg and Kärnefelt (1998) already pointed out the particularity of this species, creating a monospecific group for it. Our study revealed a tight relationship between *F. schistidii* and species of the *C. saxicola* group. The yellow-orange color, the septate spores, the compact cortex and medulla, as well as the presence of lobes (though sometimes highly reduced) corroborate in part this relationship.

Taxonomic conclusions—The type species of *Caloplaca* (*C. cerina*) is nested within lineage 2, together with *Fulgensia* s.s. and several morphologically diverse *Caloplaca* groups. Hence, lineage 2 forms a heterogenous group for which it is not yet possible to determine the taxonomic rank without a more extensive taxon sampling and more characters. However, we can conclude that this taxonomic unit contains both *Caloplaca* s.s. and *Fulgensia* s.s. We can also conclude that *Ful-*

gensia australis (Arnold) Poelt should revert to *Caloplaca australis* (Arnold) Zahlbr.

Lineage 1 is mostly formed by yellowish-orange lobed species that seem to be centered around subgenus *Gasparrinia* (Torn.) Th. Fr. (sensu Clauzade and Roux, 1985). Some of the most extreme forms in this lineage are represented by *Xanthoria* species, *Fulgensia schistidii*, and *Caloplaca pyracea* (Ach.) Th. Fr. Therefore, lineage 1 forms a fairly homogeneous group, especially when compared to lineage 2. In this context, the generic rank could be interpreted as being the most appropriate for lineage 1. Given that *Xanthoria parietina*, the type of *Xanthoria*, is part of this lineage, the name *Xanthoria* is available for lineage 1. This would mean that all *Caloplaca* species in this lineage and *Fulgensia schistidii* would have to be transferred to *Xanthoria*.

LITERATURE CITED

- ALFARO, M. E., S. ZOLLER, AND F. LUTZONI. 2002. Bayes or bootstrap? A simulation study comparing the performance of Bayesian Markov chain Monte Carlo sampling and bootstrapping in assessing phylogenetic confidence. *Molecular Biology and Evolution* 20: 255–266.
- ARUP, U., AND M. GRUBE. 1999. Where does *Lecanora demissa* (Ascomycota, Lecanorales) belong? *Lichenologist* 31: 419–430.
- CLAUZADE, G., AND C. ROUX. 1985. Likenoj de Okcidenta Europo. *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest*, Nouvelle série, Numéro Spécial: 7–1985.
- DODGE, C. W., AND G. E. BAKER. 1938. The Second Byrd Antarctic Expedition. Botany. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 25: 515–718.
- DYER, P. S., AND G. J. MURTAGH. 2001. Variation in the ribosomal ITS-sequence of the lichens *Buellia frigida* and *Xanthoria elegans* from the Vestfold Hills, eastern Antarctica. *Lichenologist* 33: 151–159.
- ERIKSSON, O. E., AND D. L. HAWKSWORTH. 1986. Notes on ascomycete systematics. Notes 1–224 *Systema Ascomycetum* 5: 113–174.
- FELSENSTEIN, J. 1981. A likelihood approach to character weighting and what it tells us about parsimony and compatibility. *Biological Journal of the Linnean Society* 16: 183–196.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783–791.
- FOLLMANN, G., AND J. POELT. 1981. Zur Kenntnis der Flechtenflora und Flechtenvegetation der Kanarischen Inseln. *Philippia* 4: 370–378.
- GARDES, M., AND T. D. BRUNS. 1993. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes—application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Molecular Ecology* 2: 113–118.
- GILBERT, O. L. 1978. *Fulgensia* in the British Isles. *Lichenologist* 10: 33–45.
- HASEGAWA, M., H. KISHINO, AND T. A. YANO. 1985. Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. *Journal of Molecular Evolution* 22: 160–174.
- HUELSENBECK, J. P. 2000. “MrBayes: Bayesian inference of phylogeny”. Distributed online by the author: <http://morphbank.ebc.uu.se/mrbayes/>.
- KALB, K. 1970. *Fulgensia klementii* spec. nov.—eine neue Art der Gattung *Fulgensia*. *Herzogia* 1: 439–440.
- KÄRNEFELT, I. 1989. Morphology and phylogeny in the *Teloschistales*. *Cryptogamic Botany* 1: 147–203.
- KASALICKY, T., H. DÖRING, G. RAMBOLD, AND M. WEDIN. 2000. A comparison of ITS and LSU nrDNA phylogenies of *Fulgensia* (*Teloschistaceae*, *Lecanorales*), a genus of lichenised ascomycetes. *Canadian Journal of Botany* 78: 1580–1589.
- KAUFF, F., AND F. M. LUTZONI. 2002. Phylogeny of the Gyalectales and Ostropales (Ascomycota, Fungi): among and within order relationships based on nuclear ribosomal RNA small and large subunits. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 25: 138–156.
- KROKEN, S., AND J. W. TAYLOR. 2001. A gene genealogical approach to recognize phylogenetic species boundaries in the lichenized fungus *Letharia*. *Mycologia* 93: 38–53.
- LARGET, B., AND D. L. SIMON. 1999. Markov chain Monte Carlo algorithms for the Bayesian analysis of phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* 16: 750–759.
- LLIMONA, X. 1974. Las comunidades de líquenes de los yesos de España. Ph.D. thesis, Universitat de Barcelona, Barcelona, Spain.
- LOHTANDER, K., M. KÄLLERSJÖ, R. MOBERG, AND A. TEHLER. 2000. The family Physciaceae in Fennoscandia: phylogeny inferred from ITS sequences. *Mycologia* 92: 728–735.
- LUTZONI, F. M., P. WAGNER, AND V. REEB. 2000. Integrating ambiguously aligned regions of DNA sequences in phylogenetic analyses without violating positional homology. *Systematic Biology* 49: 628–651.
- MARTÍN, M. P., AND K. WINKA. 2000. Alternative methods of extracting and amplifying DNA from lichens. *Lichenologist* 32: 189–196.
- MASON-CRAMER, R. J., AND E. A. KELLOGG. 1996. Testing for phylogenetic conflict among molecular data sets in the tribe Triticeae (Gramineae). *Systematic Biology* 45: 524–545.
- MASSALONGO, A. 1855. Alcuni generi di Licheni nuovamente limitati e descritti. Tip. Antonellianis, Verona, Italy.
- NAVARRO-ROSINÉS, P., J. M. EGEE, AND X. LLIMONA. 2000. *Caloplaca cancarixiticola*, a new species from South-East Spain growing on ultrapotassic rocks. *Lichenologist* 32: 129–138.
- NOWAK, J., AND Z. TOBOLEWSKI. 1975. Porosty Polskie. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Kraków, Poland.
- OKSNER, A. M. 1993. The lichen flora of Ukraine. Naurova Dumka, Kiev, Ukraine.
- POELT, J. 1965. Über einige Artengruppen der Flechtengattungen *Caloplaca* und *Fulgensia*. *Mitteilungen der Botanischen Staatssammlung München* 5: 571–607.
- POSADA, D., AND K. A. CRANDALL. 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics Applications Note* 14: 817–818.
- RÄSÄNEN, V. 1943. Das System der Flechten. *Acta Botanica Fennica* 33: 1–82.
- RUDOLPH, E. D. 1955. Revisionary studies in the lichen family Blasteniaceae in North America north of Mexico. Ph.D. dissertation, Washington University, Seattle, USA.
- SWOFFORD, D. L. 2001. PAUP*: phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- VILGALYS, R., AND M. HESTER. 1990. Rapid identification and mapping of enzymatically amplified ribosomal DNA from several *Cryptococcus* species. *Journal of Bacteriology* 172: 4238–4246.
- WESTBERG, M., AND I. KÄRNEFELT. 1998. The genus *Fulgensia* A. Massal. and De Not., a diverse group in the Teloschistaceae. *Lichenologist* 30: 515–532.
- WHEELER, W. C. 1990. Combinatorial weights in phylogenetic analysis: a statistical procedure. *Cladistics* 6: 269–275.
- WHITE, T. J., T. D. BRUNS, S. B. LEE, AND J. W. TAYLOR. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In M. A. Innis, D. H. Gelfand, J. J. Sninsky, and T. J. White [eds.], PCR protocols: a guide to methods and applications, 315–322. Academic Press, New York, New York, USA.
- ZAHLEBRÜCKNER, A. 1926. Lichenes. B. Spezieller Teil. In A. Engler [ed.], Die natürlichen Pflanzenfamilien 2. Aufl., 61–270. Engelmann, Leipzig, Germany.
- ZAHLEBRÜCKNER, A. 1931. Catalogus Lichenum Universalis. Gebrüder Borntraeger, Leipzig, Germany.

ESTER GAYA, FRANÇOIS LUTZONI, STEFAN ZOLLER, AND PERE NAVARRO-ROSINÉS. 2003. Phylogenetic study of *Fulgensia* and allied *Caloplaca* and *Xanthoria* species (Teloschistaceae, lichen-forming Ascomycota). *American Journal of Botany* 90(7): 1095-1103.

APPENDIX. Voucher information and GenBank accession numbers for 62 ITS sequences included in the study.

Taxon	Voucher	GenBank accession no.
<i>Caloplaca alpigena</i> Poelt ined.	U. Arup and M. Grube ^a	AF353956
<i>C. arnoldii</i> (Wedd.) Zahlbr.	U. Arup and M. Grube ^a	AF353952
<i>C. aurantia</i> (Pers.) Hellb.	Catalonia (Spain), E. Gaya et al. (BCC-lich. 13681) ^b	AY233219
<i>C. biatorina</i> (A. Massal.) J. Steiner	U. Arup and M. Grube ^a	AF353953
<i>C. cerina</i> (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr. 1	Germany, H. Schwaiger et al. 5839 (M) ^c	AF279885
<i>C. cerina</i> 2	U. Arup and M. Grube ^a	AF353958
<i>C. chlorina</i> (Flot.) Sandst.	U. Arup and M. Grube ^a	AF353959
<i>C. crenularia</i> (With.) Laundon	U. Arup and M. Grube ^a	AF353965
<i>C. demissa</i> (Körb.) Arup & Grube 1	Europe, U. Arup and M. Grube ^a	AF353960
<i>C. demissa</i> 2	North America, U. Arup and M. Grube ^a	AF353961
<i>C. demissa</i> 3	Europe, U. Arup and M. Grube ^a	AF353962
<i>C. dolomiticola</i> (Hue) Zahlbr.	U. Arup and M. Grube ^a	AF353957
<i>C. flavorubescens</i> (Huds.) Laundon	Sweden, M. Wedin 6140 (BM) ^c	AF279887
<i>C. flavovirescens</i> (Wulfen) DT. & Sarnt	U. Arup and M. Grube ^a	AF353966
<i>C. gloriae</i> Llimona & Werner 1	Canary Islands, X. Llimona (BCC-lich. 13177) ^d	AF101281
<i>C. gloriae</i> 2	Canary Islands, A. Gómez et al. (BCC-lich. 13793) ^b	AY233220
<i>C. ignea</i> Arup	U. Arup and M. Grube ^a	AF353950
<i>C. lithophila</i> H. Magn.	U. Arup and M. Grube ^a	AF353945
<i>C. marina</i> ssp. <i>americana</i> Arup	U. Arup and M. Grube ^a	AF353947
<i>C. marina</i> ssp. <i>marina</i> (Wedd.) Zahlbr.	U. Arup and M. Grube ^a	AF353946
<i>C. maritima</i> B. de Lesd.	U. Arup and M. Grube ^a	AF353948
<i>C. pyracea</i> (Ach.) Th. Fr.	U. Arup and M. Grube ^a	AF353949
<i>C. saxicola</i> (Hoffm.) Nordin	U. Arup and M. Grube ^a	AF353951
<i>C. thallincola</i> (Wedd.) Du Rietz	Almeria (Spain), U. Sochting (BCC-lich. 13796) ^b	AY233218
<i>C. variabilis</i> (Pers.) Müll. Arg. 1	Catalonia (Spain), P. Navarro-Rosinés and N. Hladún (BCC-lich. 10054) ^b	AY233224
<i>C. variabilis</i> 2	U. Arup and M. Grube ^a	AF353963
<i>Fulgensia australis</i> (Arnold) Poelt 1	Austria, J. Poelt (BM) ^c	AF277663
<i>F. australis</i> 2	Catalonia (Spain), E. Gaya and A. Gómez 239 (BCC-lich.) ^b	AY233223
<i>F. bracteata</i> (Hoffm.) Räsänen	Greece, U. Trinkaus 320 (GZU) ^c	AF277665
<i>F. bracteata</i> ssp. <i>deformis</i> (Erichs.) Poelt	Greenland, E. S. Hansen (BM) ^c	AF277669
<i>F. bracteata</i> var. <i>alpina</i> (Th. Fr.) Räsänen	Austria, W. Obermayer 7158 (GZU) ^c	AF277664
" <i>F. desertorum</i> 1"	Italy, P. L. Nimis and J. Poelt (GZU) ^c	AF277671
" <i>F. desertorum</i> 2"	Norway, R. Haugan and E. Timdal 8123 (O) ^c	AF277672
<i>F. fulgens</i> (Sw.) Elenkin 1	Great Britain, J. M. Gray (BM) ^c	AF278769
<i>F. fulgens</i> 2	Italy, F. Ceni and A. Vezda (BM) ^c	AF278770
<i>F. fulgens</i> 3	Slovakia, Z. Palice (Hb. Palice) ^c	AF278771
<i>F. fulgens</i> 4	Sweden, S. Rui and E. Timdal 8151 (O) ^c	AF278773

F. fulgida (Nyl.) Szatala 1
F. fulgida 2

Italy, P.L. Nimis and M. Tretiach 22131 (TSB)^c AF278774
Greece, U. Trinkaus and M. Grube (GZU)^c AF278776

APPENDIX. *Continued*

Taxon	Voucher	Genbank accession no.
<i>F. fulgida</i> 3	France, G. Rambold and D. Triebel 6254 (M) ^c	AF279875
<i>F. fulgida</i> 4	France, G. Rambold and D. Triebel 6254 (M) ^c	AF279876
<i>F. fulgida</i> 5	Catalonia (Spain), E. Gaya (BCC-lich. 13792) ^b	AY233221
<i>F. fulgida</i> 6	France, P. Navarro-Rosinés (BCC-lich. 13791) ^b	AY233222
<i>F. pruinosa</i> (Körb.) Poelt 1	Austria, A. Wilfling and M. Möisinger (GZU) ^c	AF279879
<i>F. pruinosa</i> 2	Austria, A. Wilfling and M. Möisinger (Hb. Wilfling) ^c	AF279880
<i>F. schistidii</i> (Anzi) Poelt 1	Italy, P. L. Nimis and M. Tretiach 24042 (TSB) ^c	AF279881
<i>F. schistidii</i> 2	Romania, M. Zamfir 125981 (UPS) ^c	AF279882
<i>F. schistidii</i> 3	Catalonia (Spain), E. Gaya and X. Llimona (BCC-lich. 13794) ^b	AY233225
<i>F. subbracteata</i> (Nyl.) Poelt 1	Greece, U. Trinkaus and M. Grube (GZU) ^c	AF279883
<i>F. subbracteata</i> 2	Greece, U. Trinkaus and M. Grube (GZU) ^c	AF279763
" <i>Xanthoria elegans</i> 1"	Antarctica, P. S. Dyer and G.J.Murtagh ^e	AF279768
<i>X. elegans</i> (Link) Th. Fr. 2	Great Britain, P. S. Dyer and G.J.Murtagh ^e	AF279763
<i>X. elegans</i> 3	Wyoming (USA), P. S. Dyer and G.J.Murtagh ^e	AF279768
<i>X. fallax</i> (Hepp) Arnold	U. Arup and M. Grube ^a	AF353955
<i>X. parietina</i> 1 (L.) Th. Fr.	U. Arup and M. Grube ^a	AF353943
<i>X. parietina</i> ssp. <i>calcicola</i> (Oxner) Clauz. & Roux 2	U. Arup and M. Grube ^a	AF353944
<i>X. resendei</i> Poelt & Tav.	Canary Islands, X. Llimona (BCC-lich. 13175) ^d	AF101283
<i>X. sorediata</i> (Vain.) Poelt	Sweden, A. Tehler 7883 (S) ^f	AF224348
<i>Letharia columbiana</i> (Nutt.) J. W. Thomson	British Columbia, Thell and Veer BC 96245 (LD) ^g	AF115762
<i>L. vulpina</i> (L.) Hue	British Columbia, Y. Yamamoto BC1(UC) ^h	AF228470
<i>Protoparmelia badia</i> (Hoffm.) Haf.	U. Arup and M. Grube ^a	AF070023
<i>Usnea arizonica</i> Mot.	Napa Co., California (USA), Kroken, S. ⁱ	AF297732

^a Sequences published by Arup and Grube (1999). Neither locality nor voucher information are mentioned in this publication.

^b Sequences generated in this study.

^c Sequences published by Kasalicky et al. (2000).

^d Sequences published by Martin and Winka (2000).

^e Sequences published by Dyer and Murtagh (2001). (Authors note: Voucher specimens have been deposited at CABI Bioscience [UK Centre] and have been assigned the following IMI number: IMI 384688.)

^f Sequences published by Lohtander et al. (2000).

^g Direct submission to GenBank by A. Thell.

^h Sequences published by Kroken and Taylor (2001).

ⁱ Direct submission to GenBank by S. Kroken.

