

*Trimmatothelopsis versipellis*  
**Découverte de stations dans le Finistère (France),  
position phylogénétique et conséquences taxonomiques**

par Cécile GUEIDAN\*, Jean-Yves MONNAT\*\*,  
Pere NAVARRO-ROSINÉS\*\*\* et Claude ROUX\*\*\*\*

Traduction partielle en anglais par C. G. (p. 47)

\*Department of Life Sciences, Natural History Museum, Cromwell road, SW7 5BD LONDRES, Royaume-Uni. Adresse actuelle : CSIRO-NRCA, Australian National Herbarium, GPO Box 1600, CANBERRA ACT 2601, Australie ; courriel : Cecile.Gueidan@csiro.au

\*\* Penn ar Run Izella, F — 29770 GOULIEN ; courriel : jymm\_par@no-log.org.

\*\*\* Departament de Biologia Vegetal (Botànica), Institut de Recerca en Biodiversitat (IRBio), Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona, Diagonal 643, ES-08028 BARCELONA, España. retadresó : pnavarro@ub.edu

\*\*\*\* 390 chemin des Vignes vieilles, F — 84120 MIRABEAU ; courriel : claude.roux21@wanadoo.fr

**Resumé:** *La découverte, en 2013, de nouvelles stations de Trimmatothelopsis versipellis, dans le Finistère, nous a permis de donner une meilleure description de cette espèce, de comprendre son écologie et d'en analyser l'ADN. L'analyse phylogénétique de cette espèce et de plus de 30 espèces d'Acarosporaceae montre que T. versipellis appartient bien à cette famille, mais qu'il est éloigné de Polysporina subfuscescens (qui est hétérogène) et du genre Myriospora. Il appartient au même clade que deux espèces morphologiquement et anatomiquement très*

**Resumo:** *Trimmatothelopsis versipellis: malkovro de kreskolokoj en Finistero (Francio), kladogeneza loko kaj taksonomiaj konsekvencoj.— La malkovro en 2013 de novaj kreskolokoj de Trimmatothelopsis versipellis en Finistero, ebligis al ni liveri pli bonan priskribon de ĉi tiu specio, kompreni ĝian ekologion kaj analizi ĝian DNA. La kladika analizo de ĉi tiu specio kaj de pli ol 30 specioj de Acarosporaceae evidentigas, ke T. versipellis ja apartenas al ĉi tiu familio, sed ke ĝi malproksimas de Polysporina subfuscescens (kiu*

**Abstract:** *Trimmatothelopsis versipellis: discovery of several localities in the department of Finistère (France), phylogenetic placement and taxonomic consequences.— The discovery of several new localities of Trimmatothelopsis versipellis in the department of Finistère in 2013 allowed us to better describe this species, to understand its ecology and to analyze its DNA. A phylogenetic analysis including this species and 30 other Acarosporaceae shows that T. versipellis clearly belongs to this family, but is not related to Polysporina subfuscescens (which is heterogeneous) nor to the genus Myriospora. It belongs to the*

*distinctes, Thelocarpella gordensis et Acarospora rhizobola. En conséquence, le genre Trimmatothelopsis est maintenu (avec la seule espèce T. versipellis), de même que le genre Thelocarpella (également monospécifique), tandis qu'Acarospora rhizobola, qui doit être exclu des Acarospora, appartient probablement à un nouveau genre. T. versipellis est enfin comparé avec trois espèces de Melanophloea dont la position taxonomique est controversée.*

*estas heterogena) kaj de la genro Myriospora. Ĝi samkladas kiel du specioj morfologie kaj anatomie tre diferencaj, Thelocarpella gordensis kaj Acarospora rhizobola. Konsekvence, la genro Trimmatothelopsis plu uzendas (kun la sola specio T. versipellis), same kiel la genro Thelocarpella (ankaŭ unuspecia), dum Acarospora rhizobola, ekskludenda el la genro Acarospora, versajne apartenas al nova genro. Ni fine komparas T. versipellis kun tri specioj de Melanophloea, kies taksonomia loko estas diskutata.*

*same clade than two morphologically and anatomically very distinct species, Thelocarpella gordensis and Acarospora rhizobola. As a result, the genus Trimmatothelopsis is maintained (with a single species, T. versipellis), as well as the genus Thelocarpella (also monospecific), whereas Acarospora rhizobola, which has to be excluded from Acarospora, most probably belongs to a new genus. T. versipellis is also compared with three species of Melanophloea for which the taxonomic placement is still debated.*

## Introduction

Le genre *Trimmatothelopsis*, qui comprend une seule espèce, *T. versipellis*<sup>(1)</sup>, connue jusqu'ici seulement par l'holotype, a récemment fait l'objet de trois interprétations taxonomiques différentes :

1 – il appartient au genre *Myriospora* :

a) soit à la même espèce que *Myriospora rhagadiza* (Nyl.) K. Knudsen et L. Arcadia (syn. *A. scyphulifera* Vain.) : ROUX et NAVARRO–ROSINÉS (2002, sous *Acarospora versipellis*; 2011, sous *Trimmatothelopsis versipellis*);

b) soit à une espèce proche de *Myriospora rhagadiza* : ROUX 2007 (sous *Acarospora versipellis*), ARCADIA et KNUDSEN (2011, sous *Myriospora versipellis* (Nyl.) K. Knudsen et L. Arcadia);

2 – c'est un lichen indéterminé stérile parasité par *Polysporina subfuscescens* (Nyl.) K. Knudsen et Kocourk. : WESTBERG & WEDIN, 2011.

L'étude morpho-anatomique de ROUX et NAVARRO–ROSINÉS (2011) a montré que seules les interprétations 1a et 1b étaient vraisemblables, mais les conclusions de ce travail restaient toutefois incertaines car non basées sur des analyses d'ADN puisqu'aucun spécimen de *Trimmatothelopsis versipellis* autre que l'holotype (très ancien et assez réduit) n'était disponible.

La découverte par l'un de nous (J.-Y. M) de nouvelles stations de cette espèce, dont l'une a livré un matériel suffisamment abondant, a permis de comparer par la phylogénie moléculaire *Trimmatothelopsis versipellis* à *Polysporina subfuscescens*, à deux espèces de *Myriospora* ainsi qu'à quelques autres *Acarosporaceae*, cette comparaison apportant des résultats inattendus.

## Méthodes

### *Méthodes microscopiques et statistiques*

Les coupes et préparations microscopiques ont été réalisées à main levée et observées dans l'eau, une solution de potasse à 5 %, du lugol double, du lactophénol ou le bleu coton au lactophénol, avec un microscope photonique (grandissement maximal de  $\times 1\,500$ ). Les dessins ont été réalisés avec l'aide d'un tube à dessin. Les mesures ont été effectuées dans l'eau, sur du matériel mort. Dans l'expression des dimensions des éléments anatomiques, en particulier des spores, la moyenne est indiquée en italique, encadrée par les valeurs extrêmes après élimination des 10 % des valeurs les plus élevées et des 10 % des valeurs les plus faibles, tandis que

(1) *Trimmatothelopsis antarctica* C. W. Dodge doit être exclu des *Trimmatothelopsis* et nommé *Oevstedalia antarctica* (C. W. Dodge) Ertz et Diederich, genre monospécifique dont les affinités taxonomiques sont incertaines (ERTZ et DIEDERICH, 2004).

les valeurs extrêmes absolues sont placées entre parenthèses. Les paraphysoides ont été mesurées à leur sommet et à environ 1/3 au-dessus de leur base. Les mesures des hauteurs de l'hyménium incluent l'épithécium.

### *Méthodes phylogénétiques*

Pour cette étude, deux spécimens de *Trimmatothelopsis versipellis* (CR25921 et CR25922), deux spécimens de *Polysporina subfuscescens* (CR26058 et CR26059) et deux spécimens de *Thelocarpella gordensis* (CR22826 et CR25858) ont fait l'objet d'analyses moléculaires. Le matériel (ascomes et thalle) a été prélevé sous une loupe binoculaire avec une lame de rasoir et récupéré sur une feuille de papier propre. Pour chaque échantillon, le matériel a ensuite été transféré dans un tube stérile de 0,5 ml de volume. Après l'ajout de 150  $\mu$ l de tampon d'extraction (dodécylsulfate de sodium à 2%) dans le tube, un pilon en plastique stérile a été utilisé pour homogénéiser la solution. L'ADN génomique a été obtenu selon un protocole d'extraction basé sur l'utilisation du phénol-chloroforme comme solvant organique (ZOLAN et PUKKILA, 1986), protocole modifié par GUEIDAN et al. (2007).

La concentration et la qualité de l'ADN ont été vérifiées par un gel d'électrophorèse. Pour chaque échantillon, deux dilutions (1/10 et 1/100) ont été utilisées pour l'amplification. Un microlitre de la dilution d'ADN a été ajouté au mélange suivant : 1,5  $\mu$ l de tampon d'amplification  $10 \times \text{NH}_4$  (Bioline, London, UK), 1,5  $\mu$ l de  $\text{MgCl}_2$  (50 mM), 0,5  $\mu$ l de dNTP (100 mM), 1  $\mu$ l de chaque amorce (10  $\mu$ M), 0,5  $\mu$ l d'ADN polymérase Bioline BioTaq (5 U  $\mu$ l<sup>-1</sup>), et 18  $\mu$ l d'eau pour un volume total de 25  $\mu$ l. L'amplification d'ADN a été effectuée avec une machine PCR Techne TC-4000 (Bibby Scientific Ltd, Stone, UK) ou Mastercycler (Eppendorf, Hamburg, Allemagne). Deux marqueurs moléculaires ont été amplifiés : d'une part les séquences intergéniques transcrites 1 et 2 et l'unité 5.8S du gène d'ARN ribosomique nucléaire (ITS), d'autre part la petite sous-unité du gène d'ARN ribosomique mitochondrial (mtSSU). Les amorces et les programmes d'amplification sont décrits dans le tableau 1. Les produits de l'amplification ont été nettoyés et séquencés au Laboratoire de séquençage du Muséum d'histoire naturelle de Londres et au Laboratoire de séquençage de l'Université nationale d'Australie (ACRF Biomolecular Resource Facility, Canberra).

Les séquences ont été assemblées et éditées avec le programme Sequencher v. 4.8 (Gene Codes Corporation, Ann Arbor, MI, USA). Les séquences ITS n'ont pas été utilisées dans l'analyse phylogénétique mais ont été déposées dans la base de données GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>) comme future référence. Les séquences de mtSSU produites dans notre étude ont été ajoutées à un jeu de données formé de séquences disponibles dans GenBank. Les numéros de GenBank des séquences nouvellement produites sont présentés dans le tableau 2. Les séquences de mtSSU ont été alignées avec Mesquite v. 3.01 (MADDISON et MADDISON, 2014). Les régions pour lesquelles l'alignement était ambigu ont été exclues du jeu de données. Pour l'analyse phylogénétique, le principe de maximum de vraisemblance a été utilisé avec le programme RAxML VI-HPC v. 7.4.4 (STAMATAKIS et al., 2005, 2008), comme implémenté sur le web portail Cipres (<http://www.phylo.org>; MILLER et al., 2010). Le modèle d'évolution choisi est le modèle GTRCAT. Les valeurs de support ont été obtenues en utilisant une analyse de bootstrap de 1 000 réplicats. Le programme PAUP\* v. 4.0b (SWOFFORD, 2002) a été

Tableau 1. Amorces et conditions d'amplification utilisées pour le séquençage des marqueurs moléculaires ITS et mtSSU.  
Table 1. Primers and PCR programs used for the sequencing of the markers ITS and mtSSU.

Gène	Amorce	Référence de l'amorce	Dénaturation initiale	Dénaturation	Hybridation	Élongation	Élongation finale	Nombre de cycles
ITS	ITS1F	GARDES et BRUNS (1993)	94°C	94°C	53°C	72°C	72°C	35
	ITS4	WHITE et al. (1990)	5 min	1 min	1 min	2 min	7 min	
mtSSU	mtSSU1	ZOLLER et al. (1999)	94°C	94°C	52°C	72°C	72°C	35
	mtSSU3R	ZOLLER et al. (1999)	3 min	1 min	1 min	1,5 min	7 min	

Tableau 2. Informations sur les spécimens utilisés dans l'analyse moléculaire : numéros de collection, herbiers, localités et numéros de GenBank.  
Table 2. Information on the specimens used for molecular analysis : collection numbers and herbaria, localities, and GenBank numbers.

Taxon	Numéro de collection (herbier)	Localité	mtSSU	ITS
<i>Polysporina subfuscescens</i>	CR26058 (MARSSJ)	France, Alpes-Maritimes, Entraunes	KM879329	KM879334
<i>Polysporina subfuscescens</i>	CR26059 (MARSSJ)	France, Morbihan, Penquerhoët	KM879330	KM879333
<i>Thelocarpella gordensis</i>	CR22826 (MARSSJ, holotype)	France, Vaucluse, col de Gordes	KM879331	KM879337
<i>Thelocarpella gordensis</i>	CR25858 (MARSSJ)	France, Drôme, Montbrison-sur-Lez	KM879332	KM879338
<i>Trimmatothelopsis versipellis</i>	CR25921 (MARSSJ)	France, Finistère, Plogoff	KM879327	KM879336
<i>Trimmatothelopsis versipellis</i>	CR25922 (MARSSJ)	France, Finistère, Plogoff	KM879328	KM879335

utilisé pour visualiser l'arbre phylogénétique. Le jeu de données a été déposé dans la banque de données TreeBase (ID 16490).

### Nomenclature

La terminologie des éléments de l'apothécie suit celle de Roux et al. (2011b), conçue pour les *Aspicilia* mais applicable également aux *Acarospora* et aux genres similaires.

Les noms de taxons et leurs autorités suivent Roux et coll. (2014) pour les lichens, *Tela Botanica* pour les plantes vasculaires.

## Les nouvelles stations de *Trimmatothelopsis versipellis*

De mars 2013 à août 2014, cinq stations de *Trimmatothelopsis versipellis* (tab. 3) ont été découvertes par l'un de nous (J.-Y. M) en Bretagne, dans les falaises maritimes de trois communes du cap Sizun, dans le Finistère.

Découvertes le 26 mars 2013 sur la côte sud du cap Sizun, les deux stations de Kerudavel (commune de Plogoff) sont situées de part et d'autre d'une crique profonde (fig. 1 et 2). Il s'agit dans les deux cas de zones presque exclusivement rocheuses formant une fausse falaise de pente faible au-dessus de la falaise abrupte qu'elles prolongent. Elles sont entrecoupées de fissures et de placages humifères où les phanérogames (tab. 4) sont très clairsemées. Elles sont de très loin les plus étendues et les plus riches : les superficies des zones rocheuses occupées par *Trimmatothelopsis*

s'y mesurent en centaines de m<sup>2</sup> contre quelques dm<sup>2</sup> pour les trois autres.

Les trois autres stations se trouvent sur la côte nord du cap Sizun. Celle de Kernot 1 (commune de Clédén-Cap-Sizun), a été trouvée le 28 août 2014 (fig. 3). Elle occupe un tiers de m<sup>2</sup> environ à la face supérieure, pratiquement horizontale, d'un bloc rocheux posé en haut de falaise, au ras d'un abrupt de 40 m au-dessus de la mer. L'environnement ici aussi est presque exclusivement rocheux.

Les deux dernières stations, celle de Kernot 2 (commune de Clédén) trouvée le 29 septembre 2014 à 110 m environ de Kernot 1 (fig. 4), et celle de Breneur (commune de Goulien) localisée le 7 août 2014 (fig. 5), sont l'une et l'autre situées sur des dalles isolées au sein de pelouses aérohalines dominées pas les fétuques (*Festuca rubra* et *F. huonii*). Les *Trimmatothelopsis* n'y occupent que des superficies très réduites.

Au delà des différences dans la topographie et l'environnement immédiat des zones à *Trimmatothelopsis*, quelques constantes se dégagent concernant l'écologie de l'espèce.

Les stations actuellement connues s'inscrivent en totalité dans l'étage adlittoral ou aérohalin. Dans le cap Sizun où, quelle que soit leur orientation générale, les falaises maritimes sont on ne peut plus exposées à l'extrême violence des vents et des houles atlantiques,

les pentes sont régulièrement balayées par les embruns ou même occasionnellement soumises aux paquets de mer à des altitudes de 30 ou 40 mètres au-dessus du niveau de la mer, parfois plus haut encore. En dépit des recherches, *Trimmatothelopsis* n'a pu être trouvé dans l'étage supralittoral. Vers le bas, sa répartition s'arrête un peu au-dessus des derniers *Caloplaca marina*. Et vers le haut, il ne côtoie qu'exceptionnellement *Protoparmelia montagnei*, qui commence (et peut

abonder) juste au-dessus. Dans ces stations, il occupe donc une bande qui peut atteindre une quinzaine de mètres d'amplitude, espace très généralement dominé par *Pertusaria pluripuncta*. Les espèces associées au *Trimmatothelopsis* figurent dans le tableau 5.

Au plan de l'orientation, la prédominance des expositions locales sud est frappante (tab. 3). À l'exception de la station de Kernot 1, de toute manière située à l'horizontale dans une situation très exposée

	Kerudavel 1	Kerudavel 2	Kernot 1	Kernot 2	Bremeur
Substrat	leucogranite	leucogranite	trondhjémite	trondhjémite	trondhjémite
Étendue	100 m <sup>2</sup>	≥ 500 m <sup>2</sup>	0,3 m <sup>2</sup>	0,02 m <sup>2</sup>	0,04 m <sup>2</sup>
Orientation générale	S	S	N	E	N
Orientation locale	OSO	SSE	—	S	SO
Pente	0–70°	0–90°	0–30°	30°	25°
Altitude	20–30 m	20–30 m	40 m	25 m	20 m

Tableau 3. Caractéristiques générales des cinq stations de *Trimmatothelopsis versipellis* dans le cap Sizun.

Table 3. General characteristics of the five localities of *Trimmatothelopsis versipellis* from Cap Sizun.

Taxon	Kerudavel 1	Kerudavel 2	Kernot 1	Kernot 2	Bremeur
<i>Agrostis stolonifera</i>	×	×			
<i>Armeria maritima</i>	×	×	×		×
<i>Beta vulgaris</i> subsp. <i>maritima</i>			×		
<i>Calluna vulgaris</i>				×	
<i>Crithmum maritimum</i>	×	×	×		
<i>Cytisus scoparius</i> var. <i>prostratus</i>				×	
<i>Dactylis glomerata</i>				×	×
<i>Daucus carota</i> subsp. <i>gummifer</i>	×	×			
<i>Erica cinerea</i>				×	
<i>Eupatorium cannabinum</i>					×
<i>Festuca huonii</i>	×	×		×	
<i>Festuca rubra</i> subsp. <i>pruinosa</i>	×	×	×		×
<i>Leontodon saxatilis</i>	×	×			
<i>Leucanthemum vulgare</i>					×
<i>Lotus corniculatus</i>	×	×			×
<i>Plantago coronopus</i>	×	×	×	×	
<i>Rosa spinosissima</i>					×
<i>Rubus</i> gr. <i>fruticosus</i>					×
<i>Sedum anglicum</i>					×
<i>Silene uniflora</i>					×
<i>Spergula rupicola</i>			×		
<i>Teucrium scorodonia</i>					×
<i>Ulex europaeus</i>	×	×			
<i>Viola riviniana</i>					×

Tableau 4. Phanérogames associées aux stations de *Trimmatothelopsis versipellis* (nomenclature selon *Tela Botanica*).

Table 4. Phanerogams associated with the localities of *Trimmatothelopsis versipellis* (the nomenclature follows *Tela Botanica*).

Taxon	Kerudavel 1	Kerudavel 2	Kernot 1	Kernot 2	Bremeur
<i>Acarospora subrufula</i>			x		
<i>Amandinea pelidna</i>			x		
<i>Anaptychia runcinata</i>	x	x	x	x	o
<i>Aspicilia leproscens</i>			x		
<i>Buellia stellulata</i>				x	
<i>Candelariella aurella</i>					x
<i>Candelariella vitellina</i>		x	x	x	o
<i>Catillaria chalybeia</i>	x	x	x		
<i>Diploschistes caesioplumbeus</i>	x	x			
<i>Hydropunctaria maura</i>	x	x	o		
<i>Lecanora actophila</i>	x	x			
<i>Lecanora campestris</i>	x	x	x		
<i>Lecanora dispersa</i>			x		
<i>Lecanora gangaleoides</i>			x	x	o
<i>Lecanora intricata</i>				x	o
<i>Lecanora fugiens</i> s.l.	x		x		
<i>Lecanora oyensis</i>	x	x	o		
<i>Lecanora sulphurea</i>	x	x	x		
<i>Lecidella asema</i> var. <i>elaeochromoides</i>				x	
<i>Ochrolechia androgyna</i>	x		o		
<i>Ochrolechia parella</i>	x	x	x	x	
<i>Opegrapha conferta</i>	x				
<i>Pertusaria pluripuncta</i>	x	x	x	x	
<i>Pertusaria pseudocorallina</i>	x	x		x	o
<i>Polysporina simplex</i>	x			x	
<i>Protoparmelia montagnei</i>				x	
<i>Ramalina cuspidata</i>	x	x	x		
<i>Ramalina siliquosa</i>				x	
<i>Rhizocarpon richardii</i> subsp. <i>constrictum</i>	x	x	x	x	o
<i>Rinodina aspersa</i> subsp. <i>atrocinerea</i>				x	x
<i>Rinodina luridescens</i>	x	x	x	x	
<i>Solenopsora vulturiensis</i>			x		
<i>Tephromela atra</i> var. <i>atra</i>	x	x	x	x	o
<i>Toninia mesoidea</i>			x		
<i>Xanthoparmelia conspersa</i>	x	x		x	o
<i>Xanthoparmelia pulla</i>	x	x	o		o
<i>Xanthoparmelia verruculifera</i>				x	o
<i>Xanthoria aureola</i>	x	x	x	x	

Tableau 5. Lichens associés à *Trimmatothelopsis versipellis* (nomenclature selon Roux et al. 2014).

x : dans les mêmes conditions écologiques; o : dans des conditions écologiques différentes.

Table 5. Lichens associated with *Trimmatothelopsis versipellis* (the nomenclature follows ROUX et al. 2014).

x : in similar ecological conditions; o : in different ecological conditions.

pour laquelle aucune orientation ne prédomine, cette observation reste vraie pour les stations de Kernot 2 et Breneur pourtant situées dans les falaises nord du cap Sizun.

Bien que susceptibles de coloniser des pentes de 0 à 90 °, les thalles occupent dans leur grande majorité des pentes comprises entre 20 et 40 °. Et si les surfaces horizontales sont assez régulièrement habitées, les surfaces proches de la verticale ne le sont qu'exceptionnellement. Aucun exemplaire n'a pu être localisé en situation si peu que ce soit supraverticale en dépit des recherches en ce sens.

À partir des constats ayant trait à l'orientation et à l'exposition, on peut donc avancer que les populations actuellement connues vivent dans des conditions très exposées, au vent, aux embruns, à la pluie (astégo-philes), à la lumière et même au soleil (héliophiles).

Concernant la nature du substrat (tab. 3), il s'agit de roches dont la teneur en silice est élevée : 71 % de SiO<sub>2</sub> pour la trondhjémite, 73 % pour les leucogranites (BARRIÈRE et al., 1985). Par ailleurs, si tous les thalles de la station de Breneur sont situés dans une zone de ruissellement temporaire, ce type de situation, sans être exceptionnelle, est loin d'être la règle. Dans ces zones de ruissellement, *Trimmatobelopsis* est toujours pratiquement seul. On peut donc avancer que l'espèce supporte bien des ruissellements intenses et éventuellement un peu durables, mais qu'elle n'y est pas inféodée.

Enfin, la découverte fortuite, en août et septembre 2014, de trois nouvelles stations fait penser que *Trimmatobelopsis versipellis* est probablement assez répandu sur le littoral du cap Sizun dont les côtes à falaises s'étendent avec les mêmes substrats géologiques sur une cinquantaine de kilomètres. Si ce lichen est passé inaperçu jusqu'à présent, c'est sans doute en raison de sa discrétion et tout autant de sa grande ressemblance



Figure 1. Station Kerudavel 1.



Figure 2. Station Kerudavel 2.



Figure 3. Station Kernot 1.



Figure 4. Station Kernot 2.

superficielle (sans examen à la loupe) avec *Polysporina simplex*, très abondant dans des habitats comparables.

#### Comparaison avec la station type

La seule autre station de *Trimmatothelopsis versipellis* connue est celle de l'holotype (jamais retrouvée depuis sa découverte par BRIN en 1876, mais a-t-elle été vraiment recherchée?). D'après le texte de l'étiquette et celui de la diagnose originale (voir plus loin Description de *Trimmatothelopsis versipellis*) cette station, se trouve dans le département du Maine-et-Loire, à La Renaudière, sur tuile d'un toit abandonné.

Il existe plusieurs « La Renaudière » dans le Maine-et-Loire, mais une seule commune, située à environ 40 km à l'E de Nantes et à moins de 10 km de l'extrémité orientale de la Loire-Atlantique. Or les marées de l'Atlantique remontent dans la Loire au-delà de Nantes, jusqu'à Ancenis où la différence de niveau de l'eau entre basse-mer et haute-mer est encore de 1 m (6 m à Nantes). Un peu au S de La Renaudière se trouve une rivière, la Moine, un sous-affluent de la Loire (via la Sèvre nantaise) qui, comme tout le réseau hydrographique local est soumis aux influences maritimes par le jeu des marées.

D'après les maigres informations de la littérature, la station de l'holotype est donc notablement différente des stations du Finistère puisqu'elle n'est pas littorale (quoique probablement soumise à l'influence des marées). L'habitat sur tuile est évidemment secondaire, mais indique que l'espèce n'est pas strictement inféodée aux roches acides (comme dans le Finistère), puisque les tuiles sont non calcaires mais peu acides.

Si les indications de l'étiquette et de la diagnose ne sont pas erronées, il faut donc admettre que l'écologie

de l'espèce est plus vaste que celle que l'on peut déduire de la découverte des stations du Finistère (voir plus loin Description de *Trimmatothelopsis versipellis*, Écologie, répartition). D'autres espèces limitées au littoral dans le Finistère peuvent s'en éloigner quelque peu lorsque les conditions thermiques et hygrométriques sont favorables. C'est par exemple le cas de *Pertusaria pluri-puncta*, régulièrement associé à *Trimmatothelopsis versipellis* dans le Finistère, qui, dans la région méditerranéenne, peut s'éloigner du littoral et se rencontrer dans les étages thermo- et méso-méditerranéen inférieur (jusqu'à 430 m d'altitude dans la Sierra del Cabo de Gata, Almeria, Andalousie : EGEA et LLIMONA, 1994, sub *Pertusaria gallica*); c'est également le cas de *Ramalina siliquosa* et d'*Anaptychia runcinata* présents à la fois sur le littoral et sur les hauteurs de l'intérieur des terres, le premier pouvant se rencontrer jusque dans la Sarthe (près du Mans, à environ 150 km du bord de mer), le second se rencontrant çà et là jusqu'à une centaine de km du bord de mer (exceptionnellement plus loin, 200 km, dans la Haute-Vienne) et 1150 m d'altitude.

Il va de soi que la recherche du *Trimmatothelopsis* dans le Maine-et-Loire et en Loire-Atlantique s'impose.

### Description de *Trimmatothelopsis versipellis*

*Trimmatothelopsis versipellis* (Nyl.) Zschacke, *Rabenh. Kryptogamen-Flora*, **9**, 1(1) : 593 (1934). **Bas.** *Verrucaria versipellis* Nyl., *Flora*, **60** : 230 (1877).

Localité selon le texte de l'étiquette de l'holotype, H, holotypus! (étudié par P. NAVARRO-ROSINÉS et C. ROUX) : [France,] Maine-et-Loire, La Renaudière, sur un toit abandonné. [Leg.] BRIN, 1876.

Localité selon la diagnose originale (NYLANDER, 1877) : *Supra tegulas lateritias vetustas in Gallia occidentalis, Maine-et-Loire, ad pagum La Renaudière* (BRIN).

#### Synonymes

≡ *Trimmatothele versipellis* (Nyl.) Zahlbr., in Engler et Prantl, *Natür. Pflanzenfam.*, **1**(1) : 56 (1903).

≡ *Endocarpon versipellis* (Nyl.) H. Olivier, *Lichens de l'ouest et du nord-ouest de la France*, **2** : 237 (1902).

≡ *Endopyrenium versipellis* (Nyl.) Boistel, *Nouvelle flore des lichens*, **2** : 264 et 267 (1903).

≡ *Acarospora versipellis* (Nyl.) Cl. Roux et Nav.-Ros., *Bull. Soc. linn. Provence*, **53** : 152 (2002).

≡ *Myriospora versipellis* (Nyl.) K. Knudsen et L. L. Arcadia, *Opuscula Philolichenum* **11** : 24 (2012).



Figure 5. Station Bremeur.

### Description

La description morphologique et anatomique qui suit est basée sur l'holotype (voir ci-dessus) et sur les spécimens de deux des stations découvertes dans le Finistère (Kerudavel, commune de Plogoff, et Kernot 1, commune de Clédén-Cap-Sizun). Plusieurs dessins anatomiques se trouvant dans ROUX et NAVARRO-ROSINÉS (2011 : fig. 1–7) et une photo de l'holotypus dans WESTBERG et WEDIN (2011), auxquels nous renvoyons le lecteur, nous illustrerons cette partie de macro- et micro-photographies inédites et de dessins relatifs aux conidiomes qui étaient jusqu'ici inconnus. Par contre, nous donnons ci-après une description détaillée de l'espèce qui complète et corrige lorsque nécessaire celle de ROUX et NAVARRO-ROSINÉS (2011). La seule correction importante concerne la couleur du thalle et des apothécies qui, d'après l'abondant matériel frais récolté, sont incontestablement d'un noir carbonacé, alors que ROUX et NAVARRO (2011) avaient qualifié le thalle de brun châtain à brun noirâtre et les apothécies de brun noirâtre. Une addition

importante est la description des pycnides qui étaient jusqu'ici inconnues.

*Trimmatothelopsis versipellis* est caractérisé par un **thalle** (fig. 6–8) formé de squamules [0,5–2 (2,7) × 0,3–1,5(2) mm; épaisseur : 0,2–0,4 mm, non comprises les apothécies portées par le thalle] à face supérieure d'abord plane ou faiblement convexe puis prenant rapidement la forme de verrues (contenant une ou quelques apothécies qui occupent la presque totalité ou la totalité de la squamule), plus ou moins dispersées ou rapprochées, d'un noir carbonacé, ternes, parfois recouvertes de cyanobactéries du genre *Gloecapsa* (à gaine brune ou rouge); face supérieure plane ou légèrement convexe, généralement un peu rugueuse; flancs verticaux noirs; face inférieure de noire (près du bord) à pâle (au centre). Les squamules les plus jeunes observées (planes ou faiblement convexes) contiennent déjà une ou quelques pycnides ou une ou quelques très jeunes apothécies, entièrement immergées et peu ou pas visibles de dessus. Après développement des apothécies, il est difficile de délimiter la partie (infé-

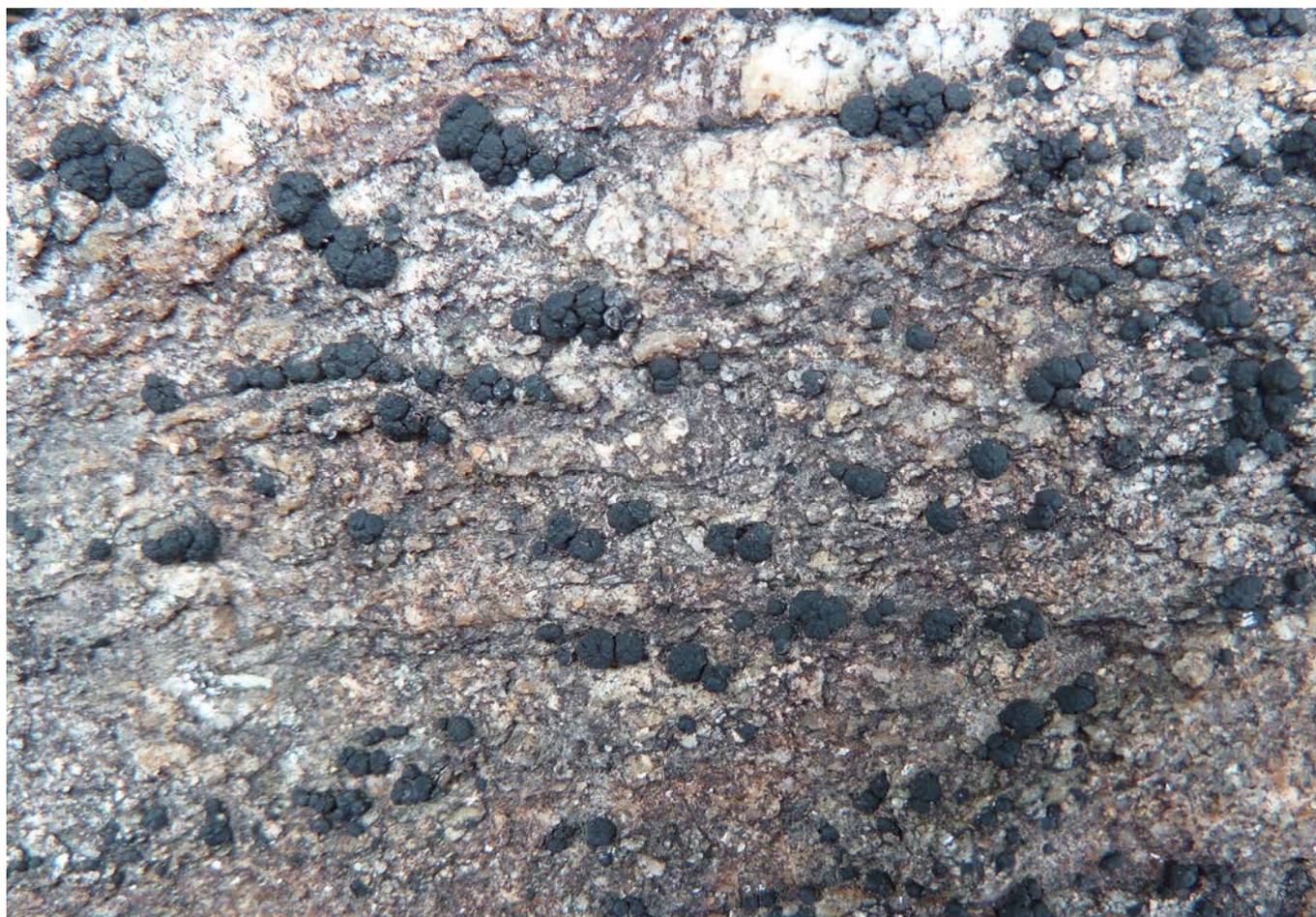


Figure 6. Photo de terrain de *Trimmatothelopsis versipellis* (station de Kerudavel 1).  
Figure 6. Field photograph of *Trimmatothelopsis versipellis* (locality of Kerudavel 1).

rière) qui appartient au thalle, de celle (supérieure) qui appartient à l'apothécie (fig. 8). **Cortex supérieur** à couche épincrcale nulle ou très mince (4–13 µm), recouvrant la partie vivante (20–40 µm de hauteur) constituée : (1) d'une couche pigmentaire (d'environ 5–8 µm d'épaisseur) brun sombre (parfois un peu rougeâtre), formée d'une couche de cellules bien visibles à

paroi brune (cellules de 5–7,5 × 2–4,5 µm, y compris la paroi de 0,5–1 µm d'épaisseur; pigment amorphe en microscopie photonique; lumière de 3,5–5,5 × 1–3 µm); (2) d'une couche incolore (10–30 µm d'épaisseur), de scléro- à proso-plectenchymateuse, formée de plusieurs assises de petites cellules peu visibles, très denses, rondes ou allongées (2–8 × 2–4,5 µm, incl.

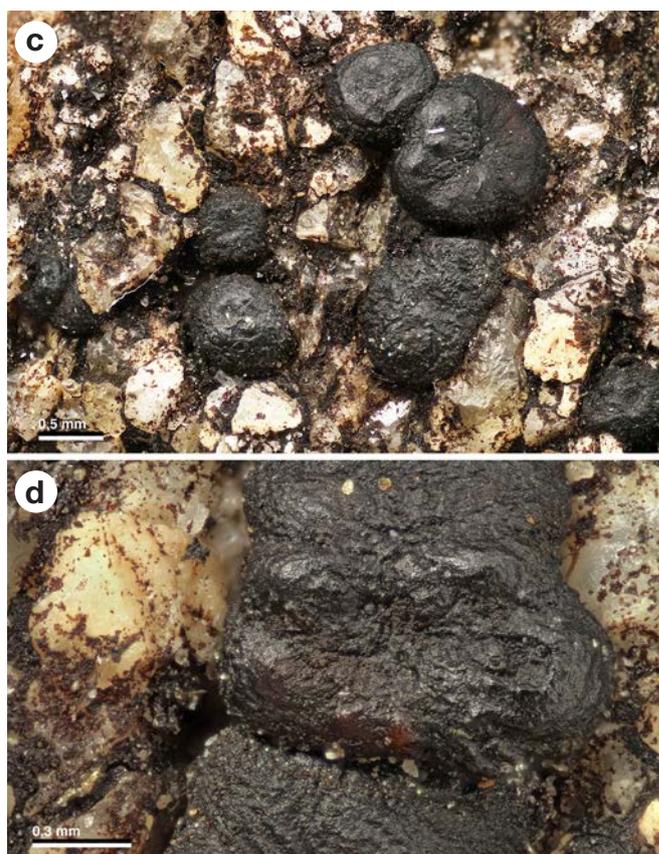
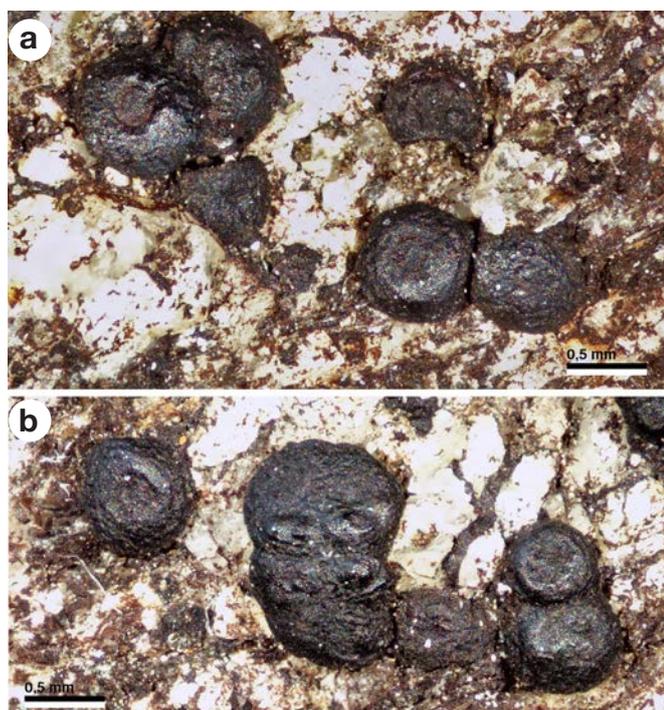


Figure 7. Photos de détail de *Trimmatothelopsis versipellis* (station de Kerudavel). a, b) Apothécies matures en bon état, à disque et à rebord bien visible. c, d) Apothécies âgées, un peu érodées.  
 Figure 7. Detailed photographs of *Trimmatothelopsis versipellis* (locality of Kerudavel). a, b) Mature and well-shaped apothecia, with well visible disk and margin. c, d) Old and slightly eroded apothecia.



Figure 8. Coupe transversale d'une squamule verruqueuse de *Trimmatothelopsis versipellis* (station de Kerudavel) presque entièrement occupée par une apothécie umbonée (partie thalline en bas, blanche à l'intérieur). a) à l'état sec. b) à l'état humide.  
 Figure 8. Transversal cross-section of a verrucose squamule of *Trimmatothelopsis versipellis* (locality of Kerudavel) almost entirely formed of an umbonate apothecium (thalline part below, white inside). a) in a dry state. b) in a wet state.

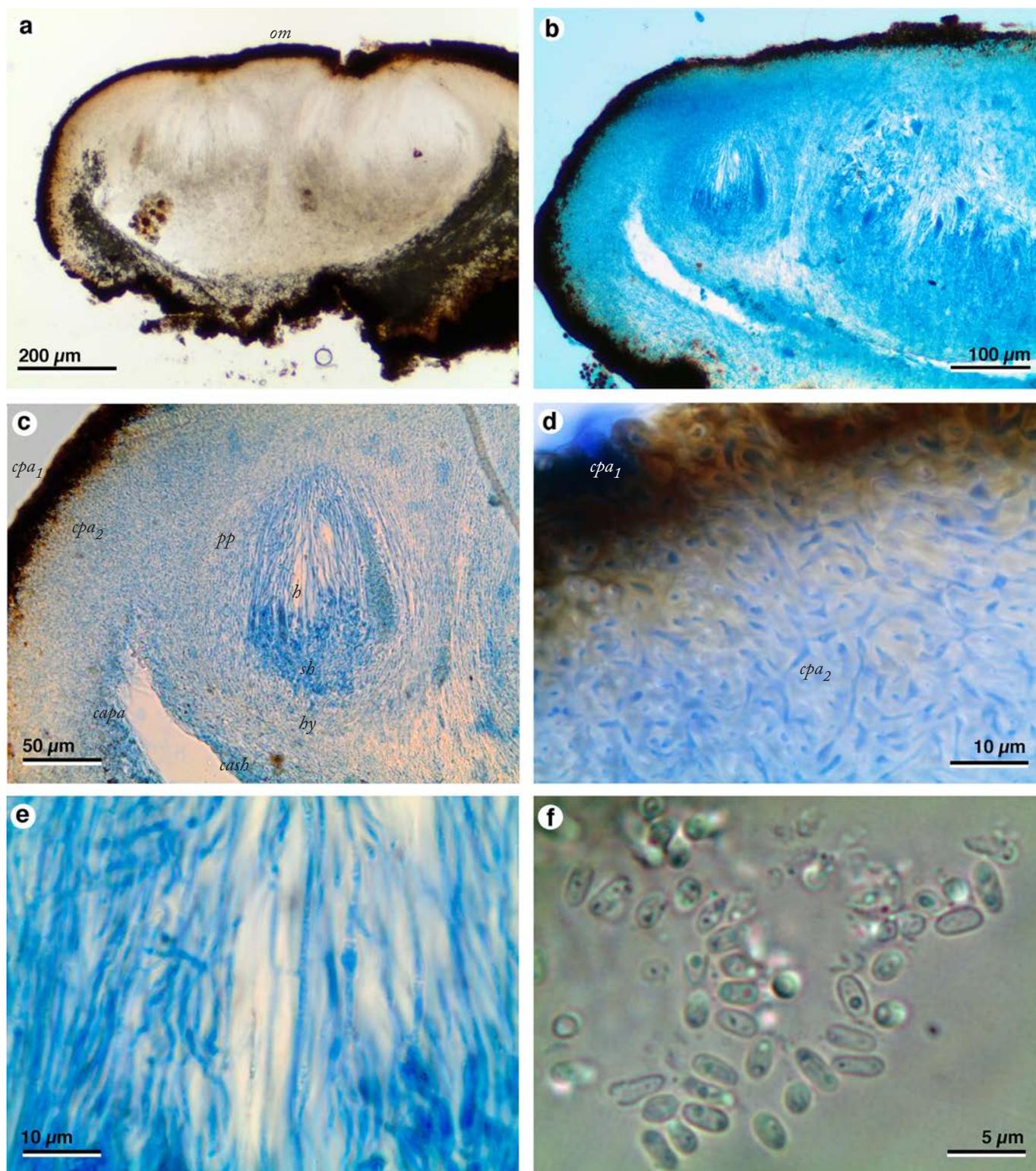


Figure 9. Microphotographies montrant la structure de l'apothécie de *Trimmatothelopsis versipellis* (station de Kerudavel). a) coupe transversale d'une apothécie subdivisée par un pilier de faux tissus pseudoparthécial formant un ombro (*om*) peu visible à la surface et à peu près au centre du disque apothécial; b) comme a, mais autre coupe, colorée au bleu de lactophénol, où le pilier de pseudoparthécium est excentré; c) détail de la partie gauche de l'apothécie de b, montrant le pseudoamphithécium (cortex : *cpa1* et *cpa2*; couche algale : *capa* et *casb*), l'hyménium (*h*) (avec des paraphysoides, de jeunes asques et un asque avec des spores), le subhyménium (*sh*), le pseudoparthécium (*pp*) en continuité avec l'hypothécium (*hy*); d) détail du cortex du pseudoamphithécium à partie externe (*cpa1*) brun sombre et à partie interne (*cpa2*) non pigmentée de structure de scléro- à proso-plectenchymateuse; e) détail des paraphysoides colorés au bleu de lactophénol; f) spores. Voir également ROUX et NAVARRO-ROSINÉS (2011 : 180, fig. 2).

la paroi de 1–1,5  $\mu\text{m}$  d'épaisseur; lumière de 1–5  $\times$  0,5–1,5  $\mu\text{m}$ ). **Couche algale** (d'environ 60–100  $\mu\text{m}$  de haut), régulière mais parfois interrompue par des faisceaux d'hyphes perpendiculaires à la surface du thalle; algue protococcoïde à cellules globuleuses ou un peu allongées, de 5,5–15,5  $\times$  5–13  $\mu\text{m}$ . **Médulle** mince, peu visible. **Cortex latéral et inférieur** (recouvrant le flanc vertical et la partie périphérique de la face inférieure des squamules), formé de quelques couches de cellules (3,5–7  $\mu\text{m}$  de diamètre, incl. la paroi de 1–2  $\mu\text{m}$  d'épaisseur; lumière de 1–3  $\times$  2–4  $\mu\text{m}$ ), à paroi d'un brun sombre (pigment amorphe en microscopie photonique); le cortex inférieur disparaît dans la partie centrale des squamules où la médulle adhère directement au substrat.

**Apothécies** (fig. 7–9) de 0,4–0,8 mm de diamètre, par 1–5(6) dans les squamules, d'un noir carbonacé, d'abord périthécioïdes et entièrement enfoncées dans le thalle, puis de niveau avec le thalle et enfin saillantes mais en grande partie ou en totalité enfermées dans leur partie externe d'origine thalline (bord thallin ou plus précisément pseudoamphithécium), rondes, aspicilioïdes (ou cryptolécanorines), mais souvent peu ouvertes, occupant généralement la totalité ou la presque totalité de la squamule; en raison de sa forme et de son développement, le pseudoamphithécium peut être également qualifié de verrue fructifère; **disque** (de 0,15–0,5 mm de diamètre) noir carbonacé, terne, un peu concave ou plan, lisse ou un peu rugueux, parfois muni d'un ombo (BERTRAND 2014 : 92–93) concolore au disque; **rebord** noir carbonacé, souvent un peu moins terne que le disque, assez épais (0,15–0,4 mm), plus ou moins saillant, lisse ou rugueux. **Épithécium** d'un brun assez sombre; **hyménium** incolore, de (130)150–230  $\mu\text{m}$  de haut, I + (bleu puis rougeâtre), KI + (bleu); **subhyménium** d'environ 45–60  $\mu\text{m}$  de haut, I + (bleu puis rougeâtre), KI + (bleu), formé par les éléments ascogènes et paraphysogènes; **rebord propre** (= pseudoparathécium) et hypothécium en continuité, I –, KI –; **pseudoparathécium** à partie la plus supérieure d'environ 70–80  $\mu\text{m}$  d'épaisseur, d'un brun assez sombre, formé de deux épaisseurs de cel-

lules pigmentées de brun, relativement grandes et distinctes (cellules de 4,5–6  $\times$  1,5–3,5  $\mu\text{m}$ , y compris la paroi de 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; lumière de 0,5–5  $\times$  0,5–1  $\mu\text{m}$ ), à partie moyenne et inférieure incolore de 20–40  $\mu\text{m}$  d'épaisseur, de scléro- à proso-plectenchymateuse, formée de cellules petites et peu visibles, très denses, rondes ou allongées (de 1,5–7  $\times$  1–3  $\mu\text{m}$ , y compris la paroi de 1–1,5  $\mu\text{m}$  d'épaisseur; lumière de 0,5–5  $\times$  0,5–1  $\mu\text{m}$ ); **hypothécium** (ou pseudoparathécium central) incolore, en continuité avec le pseudoparathécium périphérique et de même structure que celui-ci, de 25–40  $\mu\text{m}$  de hauteur, à cellules peu distinctes et très denses de 2–7,5  $\times$  1,5–3  $\mu\text{m}$  (y compris la paroi de 0,5–1,5  $\mu\text{m}$ ; lumière de 0,5–6  $\times$  0,5–1  $\mu\text{m}$ ); **rebord thallin (pseudoamphithécium)** épais (110–180  $\mu\text{m}$ ), à cortex (fig. 9d) semblable à celui du thalle, constitué par (1) une partie externe pigmentée de brun sombre, de 12–20(25)  $\mu\text{m}$  d'épaisseur, formée de 2 couches de cellules distinctes, de 5–10  $\times$  4–6  $\mu\text{m}$ , y compris la paroi de 1–1,5  $\mu\text{m}$  d'épaisseur, et (2) d'une partie interne incolore, notablement plus épaisse que l'externe, de scléro- à proso-plectenchymateuse, formée de petites cellules peu visibles, très denses, rondes ou allongées (de 2–7,5  $\times$  2–3,5  $\mu\text{m}$ , y compris la paroi de 1–1,5  $\mu\text{m}$  d'épaisseur; lumière de 0,5–5  $\times$  0,5–1  $\mu\text{m}$ ), semblables à celles du cortex du thalle; couche algale du pseudoamphithécium bien développée, atteignant de la moitié à presque le sommet de l'apothécie. **Paraphyses** s.l. (fig. 9e) très vraisemblablement paraphysoïdes, comme chez les *Aspicilia* de 1–1,3–1,5  $\mu\text{m}$  d'épaisseur (au 1/3 au-dessus de la base; d'après 49 mesures), de 2–2,8–3,5(4,5)  $\mu\text{m}$  d'épaisseur à l'apex (d'après 25 mesures), assez souvent ramifiées-anastomosées, notablement plus longues que les asques. **Asques** de (90)100–140  $\times$  15–34  $\mu\text{m}$ , assez longuement ou longuement claviformes, contenant de très nombreuses spores (200–300 sur une coupe optique), I –, KI – (sauf l'épipleme dextrinoïde devenant orangé rougeâtre), à tholus assez épais, I –, KI –. **Spores** (fig. 9f) de 3–3,7–4(5)  $\times$  (1)1,5–1,5–2  $\mu\text{m}$ , assez longuement ellipsoïdales ou oblongues, à rapport longueur sur largeur (L/l) de (1,9)2,1–2,4–2,9(3,1), d'après 54

Figure 9. Microphotographs showing the structure of the apothecia of *Trimmatothelopsis versipellis* (locality of Kerudavel). a) transversal cross-section of an apothecium subdivided by a column of pseudoparathecial false tissues forming an umbo (om) not well visible on the surface and more or less in the center of the apothecial disk; b) as shown in a, but on a different cross-section, stained with lactophenol blue, where the pseudoparathecium column is off-centered; c) detail of the left side of the apothecium shown in b, showing the pseudoamphithécium (cortex : *cpa1* and *cpa2*; algal layer : *capa* and *cash*), hymenium (*h*) (with paraphysoids, young asci and an ascus with spores), subhymenium (*sh*), pseudoparathécium (*pp*) in continuity with the hypothécium (*hy*); d) detail of the cortex of the pseudoamphithécium with dark brown external part (*cpa1*) and non pigmented internal part (*cpa2*) of sclero- to proso-plectenchymatous structure; e) detail of the paraphysoids stained with lactophenol blue; f) spores. See also ROUX and NAVARRO-ROSINÉS (2011 : 180, fig. 2).

spores mesurées, contenant, au moins sur le frais, deux petites guttules.

**Pycnides** observées seulement une seule fois (sur le spécimen de Kernot 1, n° 26064), entièrement enfoncées par 3 dans une squamule, entièrement incolores (sauf vraisemblablement autour de l'ostiole qui n'a pu être observé), plus ou moins ellipsoïdales, de 90–130 × 55–110 µm, uniloculaires, entourées d'une paroi (10–16 µm d'épaisseur) de scléro- à proso-plectenchymateuse, à cellules semblables à celles du pseudoparathécium moyen et inférieur des apothécies. **Conidiophores** (4–18 × 1,5 µm) formés d'une ou deux cellules allongées; **cellules conidiogènes** de 10,5–14,5 × 1,5 µm (fig. 10). **Conidies** bacilliformes, de 5–5,6–6(7) × 1–1,1–1,5 µm (d'après 34 mesures; fig. 11).

#### Écologie et répartition

*Trimmatothelopsis versipellis* est connu sur le littoral du Finistère et, selon la littérature ancienne, dans une seule station du Maine-et-Loire d'où provient l'holotype, station non située sur le littoral mais peu éloignée de celui-ci et probablement soumise à des influences maritimes (voir plus haut : Les nouvelles stations de *Trimmatothelopsis versipellis*). En tenant compte de l'ensemble de ces données, on peut résumer ainsi l'écologie de *Trimmatothelopsis versipellis* :

Saxicole, sur rochers non calcaires ou sur tuile, calcifuge, acidophile ou subneutrophile, astégophile, parfois un peu ékcréophile, halotolérant, héliophile. Étages adlittoral et collinéen (variante chaude) non loin du littoral. Ombroclimat subhumide.

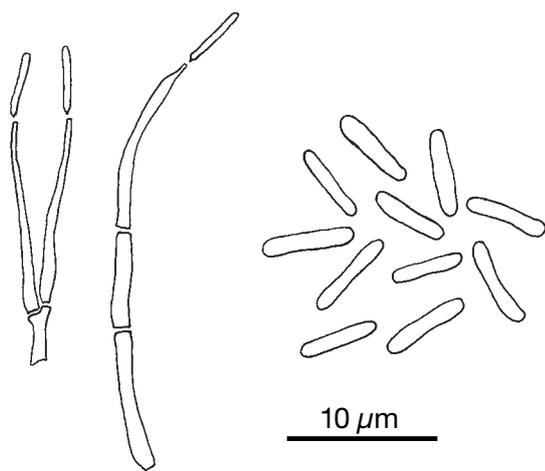


Figure 10 (à gauche). Conidiophores et cellule conidiogène portant une conidie. Figure 11 (à droite). Conidies.

Figure 10 (left). Conidiophores and conidiogenous cell bearing a conidium. Figure 11 (right). Conidia.

## Position phylogénétique de *Trimmatothelopsis versipellis*

Nous avons étudié dans une même analyse phylogénétique *Trimmatothelopsis versipellis* et diverses espèces d'*Acarosporaceae*, en particulier des deux genres auxquels *Trimmatothelopsis* a été récemment attribué, *Polysporina* et *Myriospora*, ainsi que de divers genres actuellement reconnus, *Acarospora*, *Pleopsidium*, *Sarcogyne* et *Thelocarpella*. Aucune séquence de *Myriospora rhagadiza* n'étant disponible, le genre *Myriospora* est ici représenté par *M. smaragdula* (le type du genre) et *M. scabrida*.

L'arbre phylogénétique (fig. 12) montre clairement que *Trimmatothelopsis versipellis* ne peut être rapproché ni des *Polysporina* (un genre hétérogène), en particulier de *P. subfuscescens* (lui même hétérogène), ni des *Myriospora*, mais qu'il forme un clade avec deux espèces morphologiquement et anatomiquement très distinctes, *Thelocarpella gordensis* et *Acarospora rhizobola* (tab. 6). Les caractères de ce clade sont un hamathécium formé de paraphysoïdes ramifiés-anastomosés, étroits (1–1,5 µm vers le 1/3 au-dessus de la base; mais cette largeur n'est pas précisée chez *A. rhizobola*), de grands asques longuement claviformes (d'environ 100–250 µm de longueur), contenant de très nombreuses spores (de 200 à 500 sur une coupe optique), des pycnides entièrement enfoncées dans le thalle, uniloculaires, produisant des conidies bacilliformes, petites (d'environ 4–6 µm de longueur).

Dans ce clade, *Thelocarpella gordensis*, saxicole-callicole, se singularise par son thalle endolithique, grisâtre, ses ascomes nettement périthécioïdes, ses asques à tholus faiblement I + (bleu) contenant une calotte nettement amyloïde. Parmi les deux autres espèces, apothécies, *Trimmatothelopsis versipellis*, saxicole-callicifuge, présente un thalle noir carbonacé, presque dès le début réduit à des verrues fructifères, des apothécies intermédiaires entre les types périthécioïde et aspicilioïde, des asques à tholus non amyloïde, tandis que *Acarospora rhizobola*, terricole, a un thalle bien développé, formé de squamules peltées brunes, fixées au substrat par des rhizines, et des apothécies aspicilioïdes (pas d'information sur le caractère amyloïde ou non du tholus des asques).

En conséquence les genres *Trimmatothelopsis* et *Thelocarpella* doivent être maintenus, tandis qu'*Acarospora rhizobola*, qui doit être exclu des *Acarospora* s. s., appartient probablement à un nouveau genre, ce que la

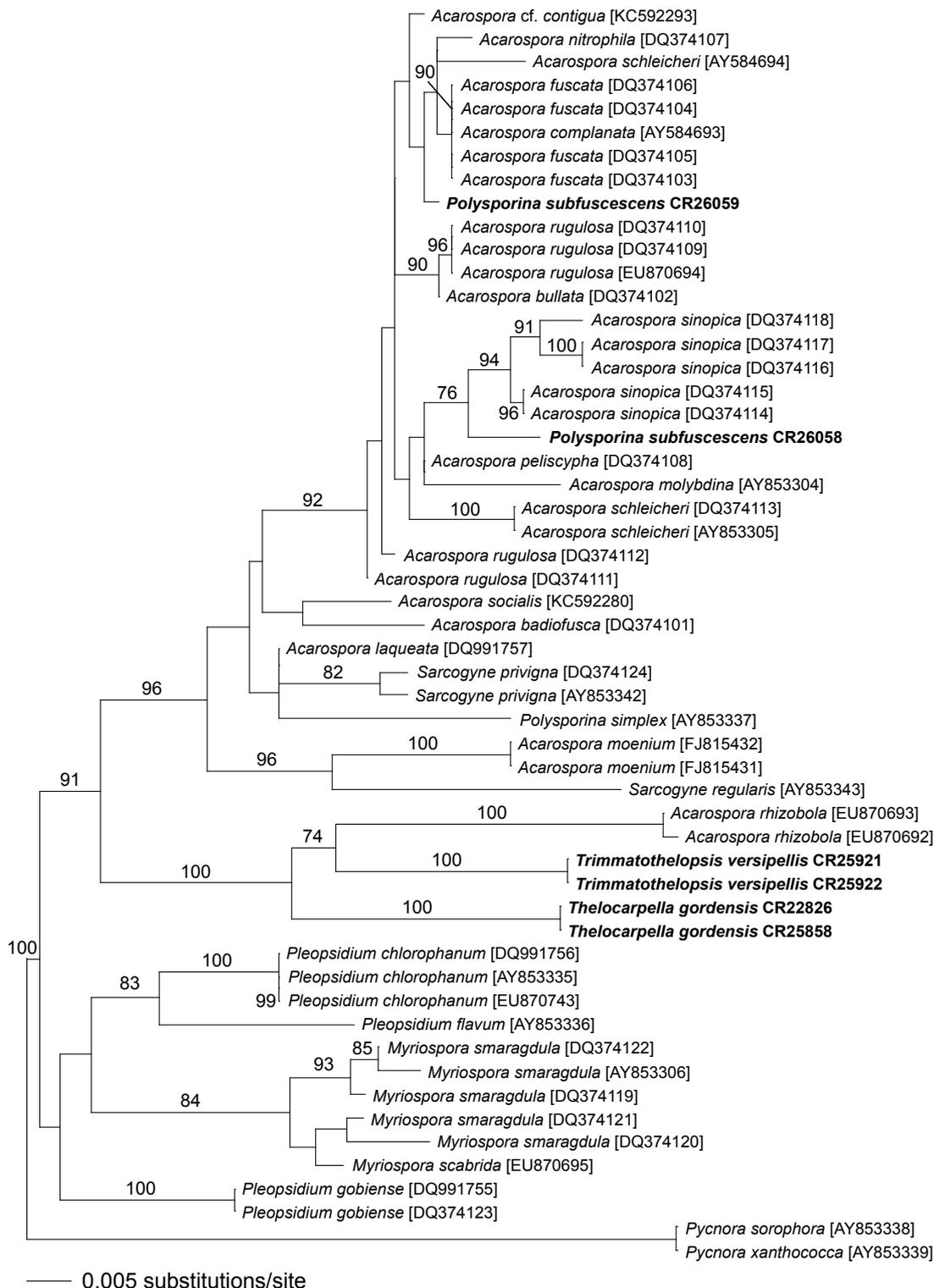


Figure 12. Arbre phylogénétique le plus probable obtenu avec le marqueur mtSSU et le programme RAxML. Les spécimens pour lesquels des séquences ont été nouvellement produites sont indiqués en gras avec leur numéros de collection. Les spécimens pour lesquels les séquences ont été obtenues dans GenBank sont indiquées par le nom du taxon suivi par le numéro de GenBank entre parenthèses. Les valeurs de bootstrap supérieures à 70 % sont indiquées au-dessus ou au-dessous des branches.

Figure 12. Most likely phylogenetic tree obtained with the marker mtSSU and the program RAxML. Specimens for which sequences were newly produced are indicated in bold with their collection numbers. Specimens for which sequences were obtained from GenBank are indicated by their taxon name followed by the GenBank number between brackets. Bootstrap values greater than 70% are indicated below or above the branches.

	<i>Trimmatothelopsis versipellis</i>	<i>Acarospora rhizobola</i> <sup>(1)</sup>	<i>Thelocarpella gordensis</i>
Thalle	épilithique, précocement réduit à des verrues fructifères, noir carbonacé, fixées par des hyphes	épilithique, formé de squamules peltées, brun ou brun sombre, fixées par des rhizines	endolithique, grisâtre, fixé par des hyphes
Apothécies	d'abord périthécioides puis aspicilioides, à paroi entièrement noir carbonacée à l'extérieur, à disque relativement peu ouvert, sauf à la fin (pas d'ostiole)	aspicilioides, cratériformes, entièrement enfoncées, brunes, à disque peu puis assez ouvert (pas d'ostiole)	périthécioides, à partie supérieure sombre et partie inférieure incolore, à ostiole distinct, assez saillant, entouré de papilles
Paraphysoides (diamètre) <sup>(2)</sup>	1–1,5 µm	?	1–1,5 µm
Asques	100–140 × 15–34 µm, à tholus non amyloïde	200–250 × 15–20 µm, réaction du tholus non précisée	165–200 × 35–50 µm, à tholus amyloïde
Spores	3–4 × 1,5–2 µm	4–5 × 2 µm	4–5,5 × 2–2,5 µm
Pycnides	55–110 µm	80–150 µm	100–120 µm
Conidies	5–6 × 1–1,5 µm	4–5 × 1 µm	3,5–5 × 1–1,5 µm
Écologie	saxicole–calcifuge	terricole	saxicole–calcicole

Tableau 6. Principaux caractères distinctifs de quelques espèces d'*Acarosporaceae* présentant des affinités ou des analogies avec *Trimmatothelopsis versipellis*.

Table 6. Main diagnostic characters for several species of *Acarosporaceae* with affinities or similarities with *Trimmatothelopsis versipellis*. See p. 64.

présente étude, beaucoup trop sommaire au sujet d'*A. rhizobola*, ne permet pas d'affirmer.

D'un point de vue morpho-anatomique, *Trimmatothelopsis* diffère de *Myriospora*, y compris de *M. rhagadiza* initialement considéré comme potentiellement conspécifique (tableau 6), par son thalle noir carbonacé, très tôt réduit à des verrues fructifères, alors que le thalle des *Myriospora* est typique, généralement bien développé, et non noir mais brun (quoique parfois brun noirâtre). Les *Polysporina* ont un thalle brun ou bien réduit ou indistinct chez certaines espèces, des apothécies lécidéines (donc non enfermées dans des verrues thallines), carbonacées, munies d'ombos très développés masquant la totalité du disque ou presque.

*Polysporina subfuscescens* est hétérogène : le spécimen des Alpes-Maritimes, à thalle brun moyen, est phylogénétiquement bien distinct de celui du Morbihan (Bretagne) à thalle brun clair : même si leur position sur le cladogramme n'est pas certaine (manque de support à la base du clade des *Acarospora* s.s.), leurs séquences de code-barres d'ITS diffèrent par plus de 65 positions différentes (soit 8,2%) ce qui est considérable. D'après nos premières observations, les spécimens à cortex plus pigmenté sont de répartition surtout méditerranéenne et subméditerranéenne (Pyrénées-Orientales et Alpes-Maritimes), tandis que ceux à thalle brun clair sont eurosibériens. Par ailleurs ces deux *Polysporina* semblent éloignés du type

du genre, *P. simplex*, et pourraient même être inclus dans les *Acarospora* s.s. (type du genre : *Acarospora schleicheri*), comme MAGNUSSON (1936) l'avait fait avec *Polysporina subfuscescens* qu'il nommait *Acarospora subfuscescens* (Nyl.) H. Magn. Toutefois le présent cladogramme, limité car destiné seulement à préciser la position phylogénétique de *Trimmatothelopsis* et de *Thelocarpella*, ne permet pas de l'affirmer avec certitude.

Il permet encore moins de se prononcer sur quelques autres problèmes relatifs à la phylogénie des *Acarosporaceae*, qu'il montre çà et là, et qui ne pourront être résolus que par une étude détaillée et approfondie de cette famille, sans rapport avec l'objet du présent travail.

Trois autres espèces à ascomes plus ou moins périthécioides et à asques polysporés ressemblent superficiellement à *Trimmatothelopsis* mais n'appartiennent pas aux *Acarosporaceae* dans l'état actuel des connaissances puisqu'ils sont placés traditionnellement dans le genre *Melanophloea* de la famille des *Thelocarpaceae* (KNUDSEN et KOCOURCOVA, 2013; KNUDSEN et al., 2011; LUMBSCH et HUHNDORF, 2007; MACCARTHY et KANTVILAS, 2009), point de vue que nous suivons, ou dans d'autres familles (*Thelethelaceae* et peut-être *Trypetheliaceae*) par APTROOT et SCHUMM (2012), point de vue contesté par KNUDSEN et KOCOURCOVA (2013) :

<i>Myriospora rhagadiza</i>	<i>Polysporina subfuscescens</i>
épilithique, squamuleux-aréolé, de brun clair à brun noirâtre, fixé par des hyphes	épilithique, squamuleux-aréolé, de brun clair à brun moyen, fixé par des hyphes
aspicilioïdes, de brun rougeâtre à noirâtre, à disque largement ouvert à la fin	lécidéines, noir carbonacé, à disque munies d'ombos très développés masquant la totalité du disque ou presque
1–1,5(2) µm	1,5–2 µm
105–130 × 16–23 µm, à tholus non amyloïde	58–85 × 12–22 µm, à tholus non amyloïde
3–4 × 1,5–2 µm	3,5–5 × 1,5–2 µm
non décrites	non décrites
non décrites	non décrites
saxicole-calcifuge	saxicole-calcifuge

Tableau 6 (fin).

(1) D'après ALSTRUP 1986 et SMITH et al. 2009.

(2) au 1/3 au-dessus de la base.

• *Melanophloea pacifica* P. James et Vězda, diffère de *Trimmatothelopsis* surtout par son thalle épiphléode, ses spores globuleuses, ses asques I+ (bleu) et ses paraphysoïdes à cloisons peu distinctes (l'hamathécium étant amyloïde comme chez *Trimmatothelopsis*).

• *Melanophloea americana* K. Knudsen et Lendemer, saxicole-calcifuge, diffère de *Trimmatothelopsis* surtout par la paroi externe de ses ascomes paraplectenchymateuse et ses asques à tholus amyloïde, son thalle étant considéré comme absent.

• *Melanophloea montana* P.M. McCarthy, également saxicole-calcifuge, diffère de *Trimmatothelopsis* par ses ascomes à paroi externe noir verdâtre, à subhyménium de brun pâle à brun orangé moyen, par ses asques amyloïdes (comme l'hyménium) à paroi uniformément mince y compris au sommet, et par son thalle épilithique fendillé-aréolé.

Aucune analyse d'ADN n'étant disponible pour ces trois espèces, leur position taxonomique est incertaine, d'autant plus qu'elles diffèrent assez sensiblement les unes des autres du point de vue morpho-anatomique.

Le caractère « ascomes plus ou moins périthécioïdes contenant des asques multispores » est donc apparu indépendamment dans plusieurs familles d'*Ascomycetes* lichénisés aux affinités diverses (*Acarosporaceae*, *Thelocarpaceae*, *Stictidaceae* du genre *Thelopsis*) parmi lesquelles seules les deux premières ont obligatoirement des asques multispores.

## Spécimens étudiés

Voir également ROUX et NAVARRO-ROSINÉS (2011 : 177–178).

***Myriospora rhagadiza*** : France, Bretagne, Finistère

• Le Conquet, île Béniguet, Penn Biliog, cordon de galets sur une île, sur galet partiellement ensablé de roche granitique. Alt. 2 m. Date : 2013/04/17. MARSSJ, herbier C. Roux, n° 26065, leg. J.-Y. MONNAT.

• Plogoff, Kerudavel, flanc d'une fausse-falaise adlittorale, dans une zone de roche granitique altérée dans une pente rocheuse, sur pierres granitiques au sol. Alt. 25 m. Date : 2013/05/14. MARSSJ, herbier C. Roux, n° 26066, leg. J.-Y. MONNAT.

• Cléden-Cap-Sizun, Ar Van, sur roche granitique. Alt. 20 m. Date : 2014/05/07. MARSSJ, herbier C. Roux, n° 26067, leg. J.-Y. MONNAT.

***Polysporina subfuscescens*** : France

• Provence, Alpes-Maritimes, Entraunes, Estenc, col de la Cayolle, Le Garret, sommet rocheux avec quelques petits surplombs, sur grès d'Annot décalcifié en surface, orient. gén. SE. Alt. 2383 m. Date : 2012/07/23. MARSSJ, herbier C. Roux, n° 26058, leg. C. Roux.

• Bretagne, Finistère, Gourin, Penquerhoët, ancienne ardoisière, dans un cône de déblais en lisière d'un taillis de feuillus, sur fragments de schiste ardoisier. Alt. c. 210 m. Date : 2013/02/02. MARSSJ, herbier C. Roux, n° 26059, leg. J.-Y. MONNAT.

***Thelocarpella gordensis*** : France, Provence

• Vaucluse, Gordes, col de Gordes, bord de champ abandonné envahi par un taillis de *Quercus ilex*, sur bloc de calcaire gréseux cohérent (molasse), orient. gén. O, pente 90°. Alt. 350 m. Date : 1995/04/21. MARSSJ, herbier C. Roux, n° 22826, leg. P. NAVARRO-ROSINÉS et C. ROUX.

• Drôme, Montbrison-sur-Lez, entre les Gailles et le ravin des Pigières, au bord de la piste, sur petits blocs de molasse (calcaire gréseux) tendre et très poreuse, orient. gén. SO, orient. loc. SO, pente 20°. Alt. 350 m. Date : 2011/06/15. MARSSJ, herbier C. Roux, n° 25858.

***Trimmatothelopsis versipellis*** (voir aussi l'holotype) : les spécimens suivants sont désignés comme épitypes : France, Bretagne, Finistère

• Plogoff, Kerudavel, sur la flanco de adlitora šajnklifo, sur subhorizontala surfaco de orientiĝa leŭkogranito (kun muskovito kaj biotito), alt. 20 m. Dato : 2013/03/26. MARSSJ, herbario C. Roux, n° 25916, kol. J.-Y. MONNAT.

• Plogoff, Kerudavel, sur la flanco de adlitora šajnklifo, sur klina surfaco relative glata el leŭkogranito (kun muskovito k biotito), alt. 20 m. Dato : 2013/05/14. MARSSJ, herbario C. Roux, 25921 (ADN), 25922 (ADN), 25923–25928, kol. J.-Y. Monnat; BCN-Lich, ex herb. C. Roux n° 25919, 25920, kol. J.-Y. Monnat.

• Cléden-Cap-Sizun, Kernot 1, sur horizontala surfaco horizontale de trondjemitito, alt. 40 m. Dato : 2014/08/28. MARSSJ, herbier C. Roux, n° 26064, kol. J.-Y. Monnat.

## REMERCIEMENTS

Nous remercions Robert BOUMIER (Gorges, Loire-Atlantique), qui nous a fourni des informations sur La Renaudière, Robert F. LACHLAN (Londres) qui a fait les photos 7c et 7d lors d'un séjour à Barcelone, et Adam WHITE (Canberra) pour son aide au Laboratoire moléculaire.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALSTRUP V., 1986.— Contributions to the lichen flora of Greenland. *Int. J. Mycol. Lichenol.*, **3**(1) : 1–16.
- ARCADIA L. (in) et KNUDSEN K., 2012.— The name *Myriospora* is available for the *Acarospora smaragdula* group. *Opuscula philolichenum*, **11** : 19–25.
- APTROOT A. et SCHUMM F., 2012.— The genus *Melanophloea*, an example of convergent evolution towards polyspory. *Lichenologist*, **44**(4) : 501–509.
- BARRIÈRE M., CHAURIS L., FOUQUET Y., GUILCHER A., LEFORT, J.-P. et PELHATE A., 1985.— *Notice explicative de la feuille pointe du Raz à 1/50 000e*. Bureau de recherches géologiques et minières.
- BERTRAND M., 2014.— Erratum sur la traduction de *umbo* et *umba* en langue française. *Bull. Ass. fr. lichénologie*, **39**(1) : 92–93.
- EGEA J. M. et LLIMONA, 1994.— La flore et la végétation lichénique des laves acides du parc naturel de la Sierra del Cabo de Gata (SE de l'Espagne) et des régions voisines. *Bull. Soc. linn. Provence*, **45**, Hommage scientifique à G. Clauzade : 263–281.
- ERTZ D. et DIEDERICH P., 2004.— Revision of *Trimmatothelopsis* (*Verrucariaceae*), and description of *Oevstedalia* for *Trimmatothelopsis antarctica*, a new lichen genus with true ascoconidia. *Mycological Progress*, **3**(3) : 229–236.
- GARDES M. et BRUNS T. D., 1993.— ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes — application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Mol. Ecol.*, **2** : 113–118.
- GUEIDAN C., ROUX C. et LUTZONI F., 2007.— Using a multigene phylogenetic analysis to assess generic delineation and character evolution in *Verrucariaceae* (*Verrucariales*, *Ascomycota*). *Mycol. Res.*, **11** : 1145–1168.
- JAMES P. W. et VĚZDA A., 1971.— *Melanophloea* P. James et Vězda, a new lichen genus. *Lichenologist*, **5** : 89–91.
- KNUDSEN K. et KOCOURKOVÁ J., 2013.— Lichenological notes 6 : nomenclatural acts. *Mycotaxon*, **124** : 353–359.
- KNUDSEN K., LENDEMER J. et HARRIS R. C., 2011.— Lichens and lichenicolous fungi – no. 15: miscellaneous notes on species from eastern North America. *Opuscula Philolichenum*, **9** : 45–75.
- LUMBSCH H. T. et HUHNDORF S. M., 2007.— Outline of *Ascomycota* – 2007. *Myconet*, **13** : 1 – 58.
- MACCARTHY P. M., 2008.— A new species of *Melanophloea* (*Thelocarpaceae*) from north-eastern Queensland. *Australasian Lichenology*, **62** : 26–28.
- MACCARTHY P. M. et KANTVILAS G., 2009.— *Thelocarpaceae*. *Flora of Australia*, **57** : 563–569.
- MADDISON W. P. et MADDISON D. R., 2014.— *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*. Version 3.01 <http://mesquiteproject.org>.
- MAGNUSSEN H., 1935.— *Acarosporaceae* und *Thelocarpaceae*. Dr. L. Rabenhorst's *Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz*, 2e éd., **5**(1) : 1–318. M.B.H. édit., Leipzig.
- NAVARRO-ROSINÉS P., ROUX C. et BELLEMÈRE A., 1999.— *Thelocarpella gordensis* gen. et sp. nov. (*Ascomycetes lichénisati*, *Acarosporaceae*). *Can. J. Bot.*, **77** : 835–842.
- ROUX C., 2007.— Likenoj de Okcidenta Eŭropo. Suplemento 4a : eltiraĵoj 2 (extraits 2). *Bull. Ass. fr. Lichénologie*, **32**(2) : 5–36.
- ROUX C. et coll., 2014.— *Catalogue des lichens et champignons lichénicoles de France métropolitaine*. Des Abbayes édit., Fougères (Ille-et-Vilaine), 1525 p., sous presse.
- ROUX C. et NAVARRO-ROSINÉS P., 2002.— La identeco de *Verrucaria versipellis* Nyl. *Bull. Soc. linn. Provence*, **53** : 151–153.
- ROUX C. et NAVARRO-ROSINÉS P., 2011.— *Trimmatothelopsis* (*Acarosporaceae*, *Ascomycota lichénisati*), le nom légitime de *Silobia*. *Bull. Soc. linn. Provence*, **62** : 167–187.
- ROUX C., NORDIN A., TIBELL L. et SOHRABI M., 2011.— Quelques espèces d'*Aspicilia* peu connues ou nouvelles des Pyrénées-Orientales (France). *Bull. Soc. linn. Provence*, n° spéc. **14** : 177–227.
- SMITH C. W., APTROOT A., COPPINS B. J., FLECHTER A., GILBERT O. L., JAMES P. W. et WOLSELEY P. A., 2009.— *The lichens of Great Britain and Ireland*. British Lichen Society édit., Londres, ix + 1046 p.
- STAMATAKIS A., LUDWIG T. et MEIER H., 2005.— RAXML-III : A fast program for maximum likelihood-based inference of large phylogenetic trees. *Bioinformatics*, **21** : 456–463.
- STAMATAKIS A., HOOVER P. et ROUGEMONT J., 2008.— A rapid bootstrap algorithm for the RAXML web-servers. *Syst. Biol.*, **75** : 758–771.
- SWOFFORD D. L., 2002.— PAUP\* : Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods), version 4.0 Beta. Sunderland, Massachusetts : Sinauer.
- Tela Botanica 2014.— [www.tela-botanica.org/](http://www.tela-botanica.org/)
- WESTBERG M. et WEDIN M., 2011.— The identity of *Trimmatothelopsis versipellis* (Nyl.) Zsch. *Lichenologist*, **43**(4) : 373–375.
- WESTBERG M., CREWE A. T., PURVIS O. W. et WEDIN M., 2011.— *Silobia*, a new genus for the *Acarospora smaragdula* complex (*Ascomycota*, *Acarosporales*) and a revision of the group in Sweden. *Lichenologist*, **43**(1) : 7–25.
- WHITE T. J., BRUNS T., LEE S. et TAYLOR J. W., 1990.— Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In : INNIS M. A., GELFAN, D. H., SNINSKY, J. J. et White T. (coord.), PCR Protocols, a guide to methods and applications. San Diego : Academic Press, p. 315–322.
- ZOLAN M. E. et PUKKILA, P. J., 1986.— Inheritance of DNA methylation in *Coprinus cinereus*. *Mol. Cell. Biol.*, **6** : 195–200.
- ZOLLER S., SCHEIDEGGER C. et SPERISEN C., 1999.— PCR primers for the amplification of mitochondrial small subunit ribosomal DNA of Lichen-Forming Ascomycetes. *Lichenologist*, **31** : 511–516.

## Partial translation

### Introduction

The genus *Trimmatothelopsis*, which comprises a single species, *T. versipellis*<sup>(1)</sup>, until now only known from its holotype, has recently been the subject of three different taxonomic interpretations:

1 – it belongs to the genus *Myriospora*:

a) either to the same species as *Myriospora rhagadiza* (Nyl.) K. Knudsen et Arcadia (syn. *A. scyphulifera* Vain.): ROUX and NAVARRO–ROSINÉS (2002, as *Acarospora versipellis*; 2011, as *Trimmatothelopsis versipellis*);

b) or to a species related to *Myriospora rhagadiza*: ROUX 2007 (as *Acarospora versipellis*), ARCADIA and KNUDSEN (2011, as *Myriospora versipellis* (Nyl.) K. Knudsen et Arcadia);

2 – It's a unidentified sterile lichen parasitized by *Polysporina subfuscescens* (Nyl.) K. Knudsen et Kocourk.: WESTBERG and WEDIN, 2011.

The morphological and anatomical study by ROUX and NAVARRO–ROSINÉS (2011) showed that only interpretations 1a and 1b were likely, but conclusions from this work remained uncertain as they were not based on DNA — except for the very old and rather small holotype, no other specimens of *Trimmatothelopsis versipellis* were available. The discovery by one of us (J.–Y. M) of new localities for this species, including one that provided enough material for DNA work, allowed us to compare *Trimmatothelopsis versipellis* to *Polysporina subfuscescens*, to two species of *Myriospora* as well as to several other *Acarosporaceae* using molecular data. This comparison brought unexpected results.

### Methods

#### *Microscopy and statistical methods*

Sections and microscope preparations were done manually and observed in water, in a 5% solution of potassium, in double lugol, in lactophenol or lactophenol with cotton blue, with a light microscope (maximum magnification of  $\times 1\,500$ ). Drawings were done with the help of a drawing tube. Measurements were done in water, on dead material. In the reports of the sizes of anatomical features, the spores in particular, the average is indicated in ital-

ics, surrounded by the extreme values after removing 10% of the highest values and 10% of the lowest values. The absolute extreme values are shown in parentheses. Paraphysoids were measured at their tips and at about 1/3 above their base. Measurements of the hymenium height included the epithecium.

#### *Phylogenetic methods*

For this study, two specimens of *Trimmatothelopsis versipellis* (CR25921 and CR25922), two specimens of *Polysporina subfuscescens* (CR26058 and CR26059) and two specimens of *Thelocarpella gordensis* (CR22826 and CR25858) were used for molecular work. The material (ascomata and thallus) was sampled under a stereomicroscope with a clean razor blade and recovered on a clean piece of paper. For each sample, the material was then transferred to a 0.5 ml sterile tube. After adding 150  $\mu\text{l}$  of extraction buffer (2% Sodium Dodecyl Sulfate or SDS) to the tube, a sterile plastic pestle was used to grind the solution. The genomic DNA was obtained using a phenol–chloroform based extraction protocol (ZOLAN and PUKKILA, 1986) as modified by GUEIDAN et al. (2007).

The concentration and quality of the DNA were verified using gel electrophoresis. For each sample, two dilutions (1/10 and 1/100) were used for amplification. One microliter of the DNA dilution was added to the following master mix: 1.5  $\mu\text{l}$  of PCR buffer  $10 \times \text{NH}_4$  (Bioline, London, UK), 1.5  $\mu\text{l}$  of  $\text{MgCl}_2$  (50 mM), 0.5  $\mu\text{l}$  of dNTP (100 mM), 1  $\mu\text{l}$  of each primer (10  $\mu\text{M}$ ), 0.5  $\mu\text{l}$  of DNA polymerase Bioline BioTaq (5 U  $\mu\text{l}^{-1}$ ), and 18  $\mu\text{l}$  of water for a total volume of 25  $\mu\text{l}$ . The DNA amplification was done with a PCR Techne TC–4000 cycler (Bibby Scientific Ltd, Stone, UK) or a Mastercycler (Eppendorf, Hamburg, Germany). Two molecular markers were amplified: 1) the internal transcribed spacers 1 and 2 and the 5.8S unit of the nuclear ribosomal RNA gene (ITS); 2) the small subunit of the mitochondrial ribosomal RNA gene (mtSSU). The primers and the PCR programs are described in table 1. Amplification products were cleaned and sequenced at the sequencing facilities of the Natural History Museum in London and at the sequencing facilities of the Australian National University (ACRF Biomolecular Resource Facility, Canberra).

Sequences were assembled and edited with the software Sequencher v. 4.8 (Gene Codes Corporation, Ann Arbor, MI, USA). The ITS sequences were not used for the phylogenetic analysis but were deposited in GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>) as barcode references. The mtSSU sequences obtained as part of this study were added to a dataset including other sequences available from GenBank. GenBank numbers for newly generated sequences are shown in table 2. The mtSSU sequences were aligned with Mesquite v. 3.01 (MADDISON and MADDISON, 2014). Ambiguously aligned regions were excluded from the alignment. For the phylogenetic analysis, a maximum likelihood criterion was used with the program RAXML VI–HPC v. 7.4.4 (STAMATAKIS et al., 2005, 2008), as implemented on the web portal Cipres (<http://www.phylo.org>; MILLER et al., 2010). The chosen model of evolution was GTRCAT. Support values were obtained with a bootstrap analysis of 1 000 pseudoreplicates. The program PAUP\* v. 4.0b (SWOFFORD, 2002) was used to visualize the phylogenetic tree. The dataset was deposited in TreeBase (ID 16490).

(1) *Trimmatothelopsis antarctica* C. W. Dodge has to be excluded from *Trimmatothelopsis* and called *Oevstedalia antarctica* (C. W. Dodge) Ertz et Diederich, a monospecific genus for which the taxonomic placement is uncertain (ERTZ et DIEDERICH, 2004).

### Nomenclature

The terminology used to describe the elements of the apothecia follows the one from Roux et al. (2011b), created for *Aspicilia* but also applicable to the genus *Acarospora* and similar genera.

Taxon names and authorities follow Roux and coll. (2014) for lichens, *Tela Botanica* for vascular plants.

## Phylogenetic placement of *Trimmatobelopsis versipellis*

We included in the same phylogeny *Trimmatobelopsis versipellis* and various species of *Acarosporaceae*, in particular two genera to which *Trimmatobelopsis* has recently been attributed, *Polysporina* and *Myriospora*, as well as various other genera, *Acarospora*, *Pleopsidium*, *Sarcogyne* and *Thelocarpella*. As no sequence data were available for *M. rhagadiza*, the genus *Myriospora* is here represented by *M. smaragdula* (the generic type) and *M. scabrida*.

The phylogenetic tree (fig. 12) clearly shows that *Trimmatobelopsis versipellis* does not belong to *Polysporina* (an heterogeneous genus), and more particularly to *P. subfuscescens* (also heterogeneous), nor to *Myriospora*, but to a clade with two morphologically and anatomically very distinct species, *Thelocarpella gordensis* and *Acarospora rhizobola* (table 6). Characters specific to this clade are a hamathecium formed of narrow (1–1.5  $\mu\text{m}$  about 1/3 above their base; but the length was not recorded for *A. rhizobola*), branched–anastomosate paraphysoids, large and lengthily clavate

asci (about 100–250  $\mu\text{m}$  long) comprising a large number of spores (from 200 to 500 on a cross section), and unilocular pycnidia entirely immersed in the thallus and forming small bacilliform conidia (about 4–6  $\mu\text{m}$  long).

In this clade, *Thelocarpella gordensis*, saxicolous–calcicolous, differs by its greyish endolithic thallus, its clearly perithecioid ascumata, its asci with a I + (blue) tholus containing a clearly amyloid cap. Among the two other species, both apotheciate, *Trimmatobelopsis versipellis*, saxicolous–calcifugous, has a black carbonaceous thallus, reduced to fruiting verrucae almost from the beginning, intermediate apothecia between perithecioid and aspicilioid types, and asci with a non amyloid tholus, whereas *Acarospora rhizobola*, terricolous, has a well–developed thallus formed of peltate brown squamules, attached to the substrate by rhizines, and aspicilioid apothecia (no information on the amyloid reaction of the tholus).

As a result, the genera *Trimmatobelopsis* and *Thelocarpella* should be maintained. *Acarospora rhizobola*, which has to be excluded from *Acarospora* s. s., most likely belongs to a new genus, but this finding cannot be confirmed in this study due to the lack of data on *A. rhizobola*.

Morphologically and anatomically, *Trimmatobelopsis* differs from *Myriospora*, including *M. rhagadiza*, which was initially potentially considered as conspecific (table 6), by its black carbonaceous thallus soon

	<i>Trimmatobelopsis versipellis</i>	<i>Acarospora rhizobola</i> <sup>(1)</sup>	<i>Thelocarpella gordensis</i>
Thallus	epilithic, reduced early on to fruiting verrucae, black carbonaceous, attached by hyphae	epilithic, formed of peltate squamules, brown or dark brown, attached by rhizines	endolithic, greyish, attached by hyphae
Apothecia	first perithecioid then aspicilioid, with an entirely black carbonaceous external wall and a disk with a relatively small opening, except towards the end (no ostiole)	aspicilioid, crateriform, entirely immersed, brown, with a disk first not very opened then relatively opened (no ostiole)	perithecioid, with dark upper part and colorless lower part, and with a visible and rather prominent ostiole surrounded with papillae
Paraphysoids (diameter) <sup>(2)</sup>	1–1,5 $\mu\text{m}$	?	1–1,5 $\mu\text{m}$
Asci	100–140 $\times$ 15–34 $\mu\text{m}$ , with a non–amyloid tholus	200–250 $\times$ 15–20 $\mu\text{m}$ , reaction of the tholus not mentioned	165–200 $\times$ 35–50 $\mu\text{m}$ , with an amyloid tholus
Spores	3–4 $\times$ 1,5–2 $\mu\text{m}$	4–5 $\times$ 2 $\mu\text{m}$	4–5,5 $\times$ 2–2,5 $\mu\text{m}$
Pycnidia	55–110 $\mu\text{m}$	80–150 $\mu\text{m}$	100–120 $\mu\text{m}$
Conidia	5–6 $\times$ 1–1,5 $\mu\text{m}$	4–5 $\times$ 1 $\mu\text{m}$	3,5–5 $\times$ 1–1,5 $\mu\text{m}$
Ecology	saxicolous–calcifugous	terricolous	saxicolous–calcicolous

Table 6. Main diagnostic characters for several species of *Acarosporaceae* with affinities or similarities with *Trimmatobelopsis versipellis*.

(1) From ALSTRUP 1986 and SMITH et al. 2009. (2) 1/3 above the base.

reduced to fruiting verrucae. The thallus of *Myriospora* is typical, generally well developed, and not black. *Polysporina* species have a brown thallus, or a rather reduced or indistinct thallus in some species, lecidein (thus not immersed in thalline verrucae) carbonaceous apothecia with well-developed umbos hiding the totality or almost the totality of the disk.

*Polysporina subfuscescens* is heterogeneous: the specimen from Alpes-Maritimes, with a medium brown thallus, is phylogenetically different from the one from Morbihan (Bretagne) with a light brown thallus: although their position on the cladogram is not fully confirmed (lack of support at the base of *Acarospora* s. s.), their ITS barcode sequences differ by more than 65 positions (or 8.2 %) which is substantial. According to our first observations, specimens with a more pigmented cortex mostly have a Mediterranean to sub-Mediterranean distribution (Pyrénées-Orientales and Alpes-Maritimes), whereas the ones with a light brown thallus are Euro-Siberian. Moreover these two *Polysporina* seem phylogenetically distant from the generic type, *P. simplex*, and could even be included into *Acarospora* s. s. (generic type: *Acarospora schleicheri*), as MAGNUSSON (1936) had already done for *Polysporina subfuscescens*, which he called *Acarospora subfuscescens* (Nyl.) H. Magn. However the present cladogram, limited because only meant to clarify the phylogenetic placements of *Trimmatothelopsis* and *The-*

*locarpella*, does not allow confirming this point of view with certainty.

The cladogram does not allow discussing other problems linked to the phylogeny of *Acarosporaceae*, which will only be resolved by a thorough and detailed study of this family, a topic not within the scope of this study.

Three other species with more or less perithecioid ascomata and with polyspored asci look superficially like *Trimmatothelopsis* but they are not thought to belong to *Acarosporaceae* based on current knowledge as they are either placed in the genus *Melanophloea* in the family *Thelocarpaceae* (KNUDSEN and KOCOURCOVA, 2013; KNUDSEN et al., 2011; LUMBSCH and HUHN-DORF, 2007; MACCARTHY and KANTVILAS, 2009), an opinion that we will follow, or in other families (*Theleuellaceae* and maybe *Trypetheliaceae*) by APTROOT and SCHUMM (2012), an opinion contested by KNUDSEN and KOCOURCOVA (2013):

- *Melanophloea pacifica* P. James et Vězda, differs from *Trimmatothelopsis* particularly by its epiphleod thallus, its globose spores, its I + (blue) asci and its paraphysoids with not well distinguishable walls (the hamathecium being amyloid as in *Trimmatothelopsis*).

- *Melanophloea americana* K. Knudsen et Lendemer, saxicolous-calcifugous, mostly differs from *Trimmatothelopsis* by the paraplectenchymatous external wall of its ascomata and its asci with an amyloid tholus (its thallus is considered as absent).

- *Melanophloea montana* P. M. McCarthy, also saxicolous-calcifugous, differs from *Trimmatothelopsis* by ascomata with a greenish black external wall, with a pale brown to medium orange brown subhymenium, and with amyloid asci with a uniformly thin wall up to the tip (as is the hymenium), as well as by its epilithic rimose-areolate thallus.

No DNA data is available for these three species and they differ from each other rather significantly. Their taxonomic position remains therefore uncertain.

As a consequence, the character “ascomata more or less perithecioid with multispored asci” has evolved independently within several families of lichenised *Ascomycetes* (*Acarosporaceae*, *Thelocarpaceae*, the genus *Thelopsis* within *Stictidaceae*) among which only the two first ones strictly have multispored asci.

<i>Myriospora rhagadiza</i>	<i>Polysporina subfuscescens</i>
epilithic, squamulose-areolate, from light brown to blackish brown, attached by hyphae	epilithic, squamulose-areolate, from light brown to medium brown, attached by hyphae
aspicilioid, from redish to blackish brown, with a disk largely opened towards the end	lecidein, black carbonaceous, with a disk with well developed umbos hiding the totality or almost the totality of the disk
1-1,5(2) µm	1,5-2 µm
105-130 × 16-23 µm, with a non-amyloid tholus	58-85 × 12-22 µm, with a non-amyloid tholus
3-4 × 1,5-2 µm	3,5-5 × 1,5-2 µm
not described	not described
not described	not described
saxicolous-calcifugous	saxicolous-calcifugous

Table 6 (end).

