

Les *Refractohilum* (Hyphomycètes, Moliniacés) à conidies pluriseptées en Europe et au Canada

Claude Roux, Javier Etayo, Olivier Bricaud et Didier Le Coeur

Résumé : L'étude comparée de spécimens de *Refractohilum* à conidies pluriseptées du Canada et d'Europe occidentale montre que ceux-ci appartiennent à trois espèces : le *R. achromaticum*, connu jusqu'à présent seulement au Canada, le *Refractohilum intermedium* Roux et Etayo sp. nov., des parties subhumides du sud de l'Europe (France et Espagne méditerranéennes) et le *Refractohilum pluriseptatum* Etayo et Roux sp. nov., d'Europe occidentale et des parties plus humides de l'Europe méridionale. Ces trois espèces, qui s'établissent sur le thalle de lichens crustacés à *Trentepohlia* corticoles et souvent stériles, diffèrent les unes des autres par les dimensions et la septation de leurs conidies et de leurs conidiophores, ainsi que par leur répartition géographique et leur écologie.

Mots clés : champignons lichénicoles, *Refractohilum*, taxinomie.

Abstract: A comparative study of *Refractohilum* specimens with pluriseptate conidia from Canada and western Europe shows that they belong to three species: *R. achromaticum*, known until now only from Canada, *Refractohilum intermedium* Roux et Etayo sp. nov., known from subhumid parts of southern Europe (Mediterranean areas of France and Spain), and *Refractohilum pluriseptatum* Etayo et Roux sp. nov., known from western Europe and the most humid parts of southern Europe. These three species, which grow on the thallus of corticolous and often sterile crustose lichens with *Trentepohlia*, differ from each other by dimensions and septation of conidia and conidiophores, distribution, and ecology.

Key words: lichenicolous fungi, *Refractohilum*, taxonomy.

Introduction

Dans un travail sur les hyphomycètes du Canada (Manitoba et Saskatchewan), Sutton (1973) a décrit le *Sporidesmium achromaticum* B. Sutton, hyphomycète s'établissant sur le tronc de plusieurs espèces d'arbres et différant notablement de tous les autres *Sporidesmium* par l'absence de pigmentation brune dans toutes ses parties.

En 1977, Hawksworth crée le genre *Refractohilum*, dans lequel il regroupe deux espèces incontestablement lichénicoles (le *R. galligenum* D. Hawksw. et le *R. peltigeriae* (Keissl.) D. Hawksw.) et le *R. achromaticum* (B. Sutton) D. Hawksw. Ces trois espèces sont caractérisées, notamment, par leur aspect de pilosité incolore, constituée de conidiophores dressés, distinctement annelés (Hawksworth 1977, 1979), qui ne portent chacun qu'une seule conidie, cymbiforme, à base tronquée et épaissie caractéristique. Unicellulaire chez les deux premières espèces, la conidie devient

ordinairement triseptée à maturité chez le *R. achromaticum*. Hawksworth (1977, 1979) suggère qu'initialement le *R. achromaticum* est également lichénicole, sur thalle de *Parmelia*.

En 1991, J. Etayo a découvert en Espagne (Navarra) un *Refractohilum* sur le *Pachyphiale carneola*, différant du *R. achromaticum* décrit par Sutton et Hawksworth surtout par des conidies nettement plus grandes et pour la plupart à 5–7 cloisons. Plus récemment, C. Roux a trouvé la même forme dans le centre de la France et l'a observée sur du matériel d'herbier récolté dans cette région ainsi qu'en Belgique et dans l'île de Skye (îles Britanniques). Par ailleurs, entre 1991 et 1993, C. Roux découvrait, avec O. Bricaud, D. Le Coeur et M. Glenn, dans plusieurs stations du sud de la France, un autre *Refractohilum*, différant du *R. achromaticum* canadien essentiellement par des conidies un peu plus grandes et pour la plupart à 3–5 cloisons.

Les *Refractohilum* d'Europe étant proches mais distincts du *R. achromaticum*, il convenait donc de les comparer soigneusement aux spécimens du Canada.

Méthodes

Les observations microscopiques ont été faites dans l'eau, sans coloration ou après coloration au bleu de lactophénol ou au bleu de crésyl (BCr), avec un microscope photonique (grandissement maximal de 1500×) muni d'un dispositif de contraste interférentiel.

Les spécimens canadiens étudiés étant anciens, toutes les mesures, pour être comparables, ont été effectuées sur du matériel mort, monté dans l'eau. Bien entendu, les spécimens de France et de Navarra, fraîchement récoltés, ont été observés, notamment pour la réalisation des dessins, pour lesquels nous nous sommes aidés d'un tube à dessin.

Les spécimens du sud de l'Europe étant bien développés, nous avons prélevé çà et là, sur chacun d'eux, cinq bouquets de conidiophores et étudié 30–40 conidies. Ce protocole n'a pu être appliqué

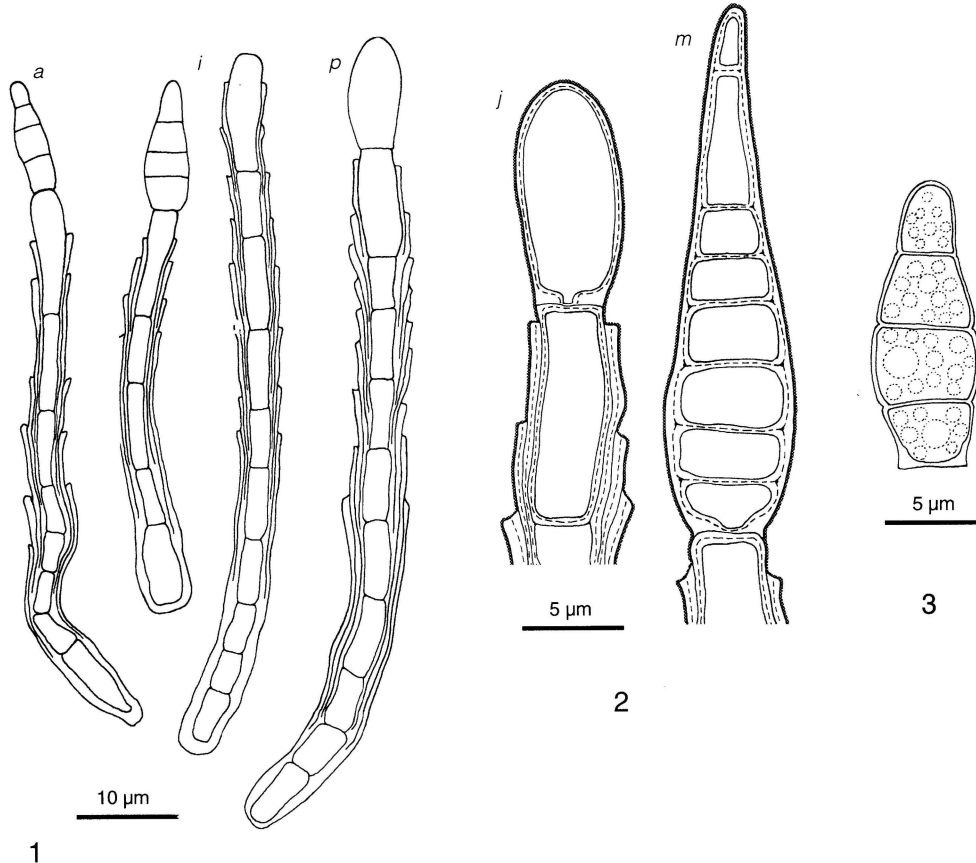
Reçu le 15 janvier 1997.

C. Roux¹, O. Bricaud et D. Le Coeur. Centre national de la recherche scientifique, Unité de recherche associée n° 1152, Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie, Faculté des sciences et techniques de Saint-Jérôme, FR – 13 397 Marseille Cédex 20, France.

J. Etayo. Navarro Villoslada 16, 3° dcha, ES – 31 003 Pamplona, Navarra, Espagne.

1. Auteur correspondant (tél. : 4 91 28 80 47 et 4 91 60 12 19; téléc. : 4 91 28 80 51 et 4 91 28 80 30; courrier électronique : claude.roux@botmed.u-3mrs.fr; adresse : Centre national de la recherche scientifique, Laboratoire de botanique et écologie méditerranéenne, Faculté des sciences et techniques de Saint-Jérôme, rue Henri Poincaré, FR – 13 397, Marseille Cédex 20, France.)

Fig. 1–3. Structure des conidiophores et des conidies des *Refractohilum* étudiés. Fig. 1. Conidiophores, portant ou non une conidie, observés dans le bleu au lactophénol. *a*, *R. achromaticum* (stade âgé; holotype); *i*, *R. intermedium* (deux stades; MARSSJ n° 21 247); *p*, *R. pluriseptatum* (stade âgé; Etayo n° 1591). Fig. 2. Structure fine du sommet du conidiophore portant une conidie chez le *R. pluriseptatum*. La paroi des cellules est constituée de trois couches visibles seulement après coloration au bleu de crétyl, l'externe (en gris) BCr+ (violet). *j*, conidie très jeune; *m*, conidie beaucoup plus âgée (Etayo n° 1591). Fig. 3. Structure d'une conidie du *R. intermedium*, vivante, observée dans l'eau (MARSSJ n° 21 939).



au matériel d'herbier canadien souvent trop pauvre pour supporter sans dommage un tel prélèvement. Sur ce matériel, seuls trois spécimens sur les huit disponibles nous ont permis d'étudier au moins 30 conidies.

Seules les conidies tombées des conidiophores et non abîmées ont été mesurées. Pour chacune d'elles, nous avons noté la longueur, la largeur maximale et le nombre de cloisons. Dans l'expression des dimensions des conidies, 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 les valeurs extrêmes absolues sont placées entre parenthèses.

La nomenclature adoptée est celle de Clauzade et Roux (1985, 1987, 1989) et de Purvis et al. (1993) pour les lichens et celle de Clauzade et al. (1989) pour les champignons lichénicoles non lichénisés. Sauf exceptions, les autorités des taxons cités ne sont pas mentionnées.

Les dates de récolte des spécimens sont indiquées selon le système international : année, mois, jour.

Taxonomie

Description des *Refractohilum* à conidies pluriseptées (fig. 1–6)

Les spécimens canadiens et européens sont suffisamment proches pour qu'il ne soit pas nécessaire d'en faire des

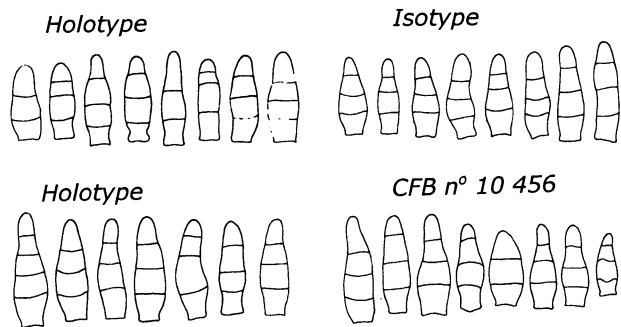
descriptions séparées : leurs caractères distinctifs seront précisés dans la section suivante.

Tous les spécimens présentent l'aspect d'un duvet de poils blancs ou blanchâtres, plus ou moins groupés en petites touffes, d'environ 0,05–0,1 mm de hauteur, lesquelles passent assez facilement inaperçues lorsqu'elles sont peu nombreuses. Ces poils sont constitués de conidiophores produits par un mycélium essentiellement endosubstratique, hyalin, formé d'hyphes courtes de 3–5 µm de diamètre.

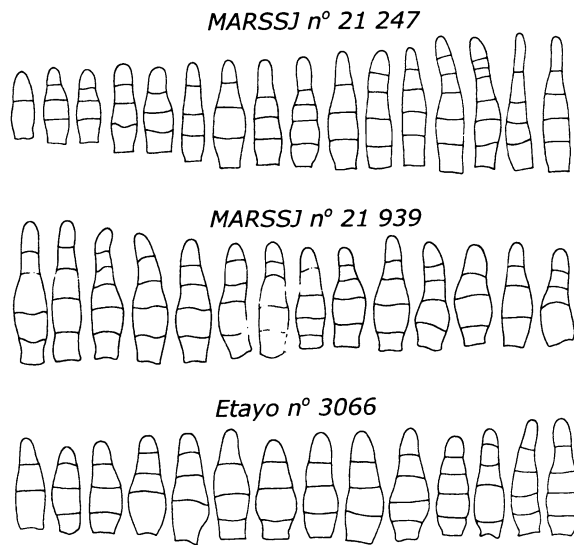
Le caractère lichénicole des thalles de *Refractohilum* à conidies pluriseptées est souvent d'observation difficile. Ils peuvent à première vue paraître installés sur le rhytidome altéré de divers phorophytes, sur des bryophytes, des ascomés de champignons non lichénisés corticoles, etc. En fait, ils se développent initialement sur le thalle de lichens à *Trentepohlia* (voir section Biologie, écologie et répartition géographique).

Les conidiophores (fig. 1)

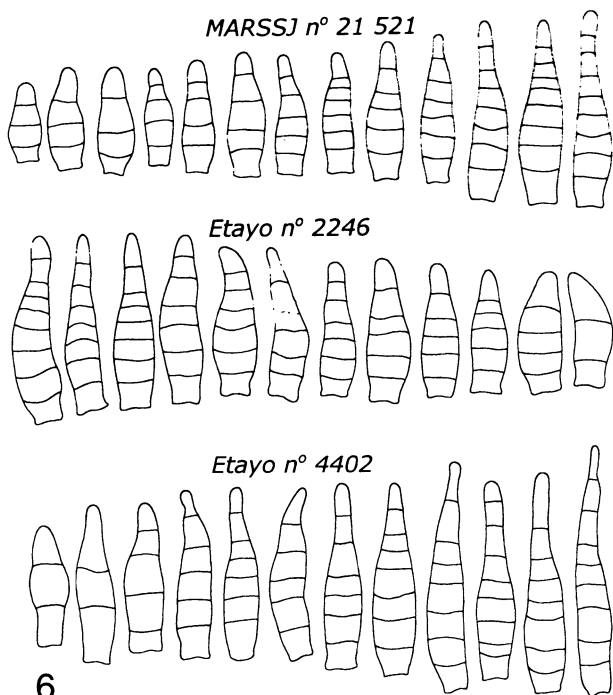
Entièrement incolores, les conidiophores sont dressés, non ramifiés, cylindriques, de longueur assez variable [27–80(110) µm], de 4–7(10) µm de diamètre, droits ou plus ou moins courbes, à paroi épaisse (1,5–2 µm), pluristratifiée, à surface lisse ou un peu irrégulière (annélations). Ils présen-



4



5



6

20 μ m**Fig. 4–6.** Variabilité des conidies des *Refractohilum* étudiés.

Fig. 4. Conidies du *R. achromaticum* observées dans l'eau (holotype, CFB; isotype, IMI; CFB n° 10 456; Canada). Fig. 5. Conidies du *R. intermedium* observées dans l'eau (MARSSJ n° 21 247, Provence; MARSSJ n° 21 939, Languedoc; Etayo n° 3066, Navarre). Fig. 6. Conidies du *R. pluriseptatum* observées dans l'eau (MARSSJ n° 21 521, Languedoc; Etayo n° 2246, Navarre; Etayo n° 4402, Navarre).

tent 1–11 cloisons transversales et 1–9 annélations distinctes. Après coloration au BCr, leur paroi montre une couche tout à fait externe, BCr+ (violet sombre), et quelques couches internes, correspondant aux diverses annélations, formées chacune de deux couches élémentaires peu distinctes l'une de l'autre, l'externe étant BCr+ (violet pâle) et l'interne BCr–.

La cellule conidiogène

La cellule conidiogène, qui reste terminale, incorporée au conidiophore, est monoblastique, ne produit qu'une seule conidie à la fois, mais de façon répétitive (prolifération de type annélide).

Les conidies (fig. 2 et 3)

Les conidies sont hyalines, cymbiformes, à sommet obtus mais parfois allongé, à base distinctement tronquée; elles ont une paroi lisse, épaissie et réfringente à leur base. D'abord simples, elles deviennent rapidement uniseptées puis pluri-septées. Leur cytoplasme est rempli de nombreuses petites guttules (fig. 3) qui disparaissent progressivement après la mort de la conidie. La paroi des conidies (fig. 2) est constituée de trois couches, peu ou pas distinctes en microscopie photonique, sauf après coloration au BCr : couche externe (BCr+ violet sombre), couche moyenne (BCr+ violet pâle) et couche interne (BCr–). La cloison (BCr+ violet pâle) est traversée par une très fine lame intermédiaire (BCr+ violet clair) et munie à la base d'un petit torus (BCr+ violet clair). La partie basale réfringente, caractéristique, semble avoir pour origine un épaississement de la couche moyenne, mais il est difficile de se prononcer avec certitude à ce sujet à partir des seules observations en microscopie photonique. Les dimensions et le nombre de cloisons des conidies, assez variables, sont étudiés ci-après.

Comparaison des spécimens d'Europe et du Canada (tableaux 1 et 2 et fig. 4–11)

L'examen du matériel canadien nous a montré que les dimensions des conidies sont un peu plus grandes que celles données par les auteurs (tableau 1). Quelques conidies présentent 4 cloisons transversales et même 5 pour l'une d'elles, ce qui n'avait pas été mentionné jusqu'ici.

Le matériel européen présente des conidies plus grandes et plus cloisonnées que celles du matériel canadien (fig. 4–6). Si la plupart des spécimens du sud de la France sont assez proches du *R. achromaticum*, les spécimens du centre de la France, de Belgique, de l'île de Skye et quatre spécimens d'Espagne s'en éloignent considérablement. Nous avons analysé et comparé statistiquement les dimensions et le nombre de cloisons des conidies des spécimens pour lesquels nous avons pu mesurer 30–40 conidies (à l'exception du

Tableau 1. Dimensions et nombre de cloisons des conidies des spécimens canadiens de *Refractohilum achromaticum* selon divers auteurs.

| | Sutton (1973) | Hawksworth (1977) | Roux et al. |
|--------------------|---------------|-------------------|---------------|
| Longueur (µm) | 11–15,5 | (11)13–15(17) | (10)12–17(20) |
| Largeur (µm) | 4–4,5 | 3,5–4,5(6) | (3,5)4–5(5,5) |
| Nombre de cloisons | 3 | 3 | (1)2–3(5) |
| Effectif étudié | Non précisé | Non précisé | 167 |

Fig. 7–9. Longueur moyenne, largeur moyenne et nombre moyen de cloisons des conidies des spécimens de *Refractohilum* étudiés (effectifs compris entre 30 et 40; intervalles de confiance de 90 et 95%). Fig. 7. Longueur moyenne. Fig. 8. Largeur moyenne. Fig. 9. Nombre moyen de cloisons.

spécimen Etayo n° 12 179:27 conidies mesurées seulement). Les figures 7–11 et le tableau 2 montrent que les spécimens de *Refractohilum* étudiés peuvent être classés en trois groupes, que nous considérons comme des espèces voisines (voir section suivante) et qui se distinguent par la taille et le nombre de cloisons des conidies, par des détails de leurs conidiophores ainsi que par leur écologie et leur répartition géographique.

Valeur taxinomique des trois groupes distingués

La séparation des trois groupes de *Refractohilum* à conidies pluriseptées n'est pas brusquement tranchée, car des chevauchements non négligeables existent dans les dimensions des conidies et dans le nombre de cloisons de celles-ci, lorsqu'on compare le groupe 1 (*R. achromaticum*) au groupe 2 (*R. « intermedium »*) et le groupe 1 au groupe 3 (*R. « pluriseptatum »*). L'étude statistique montre cependant que les différences dans les dimensions des conidies et le nombre de leurs cloisons sont significatives au seuil de 99% lorsqu'on compare les trois groupes distingués (fig. 10). Par ailleurs, la comparaison des dimensions des conidiophores et du nombre de leurs cloisons (tableau 2), bien que d'utilisation délicate, en raison des âges variés de ceux-ci sur un même spécimen, apporte des arguments supplémentaires à la distinction de ces trois groupes.

La comparaison des conidies des divers spécimens (en ne retenant que ceux étudiés statistiquement) montre une variabilité assez importante, tant pour les dimensions que pour le nombre de cloisons (fig. 7–9). Cependant, chacun des trois groupes se distingue des deux autres par la longueur moyenne des conidies (aux seuils de 90 et 95%; fig. 7). Un spécimen du sud de la France (MARSSJ n° 21 936, Saint-Hippolyte) et un du Canada (holotype du *R. achromaticum*) font exception, mais ces deux spécimens se distinguent bien l'un de l'autre, notamment par la largeur de leurs conidies (fig. 8) et par la relation entre la longueur et la largeur des conidies (fig. 11).

La largeur des conidies (fig. 8) et leur nombre moyen de cloisons (fig. 9) donnent des informations un peu moins significatives. La distribution du nombre de cloisons des conidies (fig. 12) est très resserrée chez le *R. achromaticum*, beaucoup plus étalée dans le *Refractohilum* groupe « pluriseptatum » et intermédiaire dans le *Refractohilum* groupe « intermedium ».

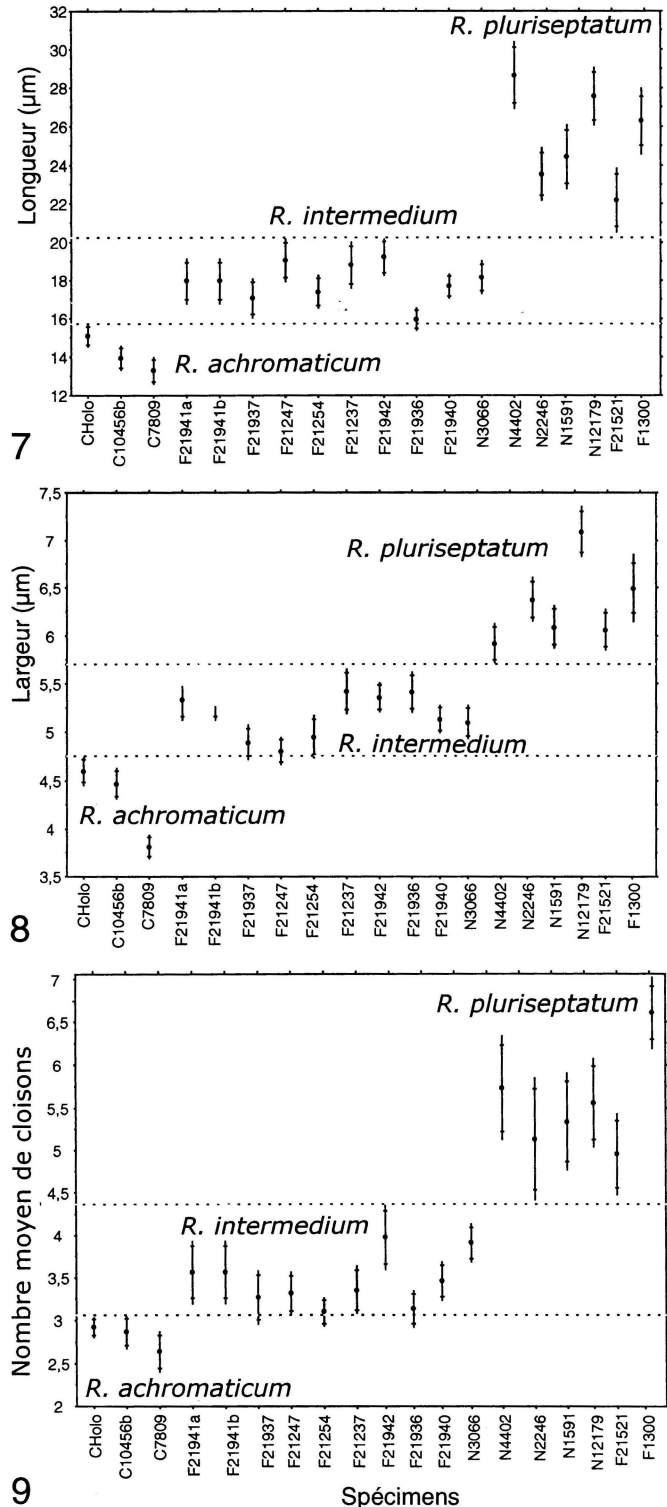


Tableau 2. Caractères distinctifs des *Refractohilum achromaticum* à conidies pluriseptées.

| | <i>R. achromaticum</i> | <i>R. intermedium</i> | <i>R. pluriseptatum</i> |
|----------------------------|------------------------|------------------------------------|-----------------------------------|
| Conidies | | | |
| Longueur (μm) | (10)12–14,3–17(20) | (10)14,5–18,0–22(29,5) | (13)18,5–25,2–32(39) |
| Largeur (μm) | (3)3,5–4,3–5(5,5) | (3,5)4,5–5,2–6(7) | (4)5,5–6,2–7(9) |
| Rapport Lo/la | (2,0)2,7–3,4–4,1(5,4) | (2,0)2,8–3,5–4,3(5,6) | (2,4)3,1–4,1–5,1(7,0) |
| Nombre de cloisons | (1)2–3(5) | (1)3–5(6) | (1)3–7(8) |
| Plus de 3 cloisons | 0–3% | 8–76% | 79–94% |
| Plus de 4 cloisons | 0–2,5% | 5–20% | 62–81% |
| Effectif étudié | 167 | 367 | 196 |
| Conidiophores | | | |
| Longueur (μm) | 27–62 | 27–75 | 32–80(110) |
| Largeur (μm) | 4–5,5 | 4,5–6 | 5,5–7(10) |
| Nombre de cloisons | 1–7 | 1–9 | 1–11 |
| Nombre d'annélations | 1–7 | 1–8 | 1–9 |
| Répartition géographique | Canada | France et Espagne méditerranéennes | Région eurosibérienne occidentale |

Enfin, la proportion de conidies à plus de 3 et à plus de 4 cloisons (tableau 2) permet de distinguer, dans tous les cas, le *R. achromaticum* des deux autres groupes.

En conclusion, l'étude comparative montre que trois groupes peuvent être distingués chez les *Refractohilum* à conidies pluriseptées. L'examen d'autres spécimens, dans divers milieux d'Europe méridionale et moyenne (voir la section Spécimens examinés), confirme cette étude : les trois groupes considérés semblent constituer trois taxons distincts et non des modifications environnementales d'une même espèce. Leur statut, spécifique ou infra-spécifique, est à discuter.

Une limitation au statut infra-spécifique peut en effet être envisagée puisque : (i) Il existe un recouvrement non négligeable entre les valeurs des paramètres étudiés chez les trois taxons. (ii) Il est difficile de séparer quelques spécimens du *Refractohilum* groupe *achromaticum* de spécimens du *Refractohilum* groupe « *intermedium* ». (iii) La distinction sûre des trois taxons ne peut se faire d'emblée sans ambiguïté par une simple observation : seule la proportion des conidies à plus de 3 et à plus de 4 cloisons permet à coup sûr de les distinguer.

Cependant, les arguments favorables à l'adoption du statut d'espèce nous semblent plus convaincants : (i) La

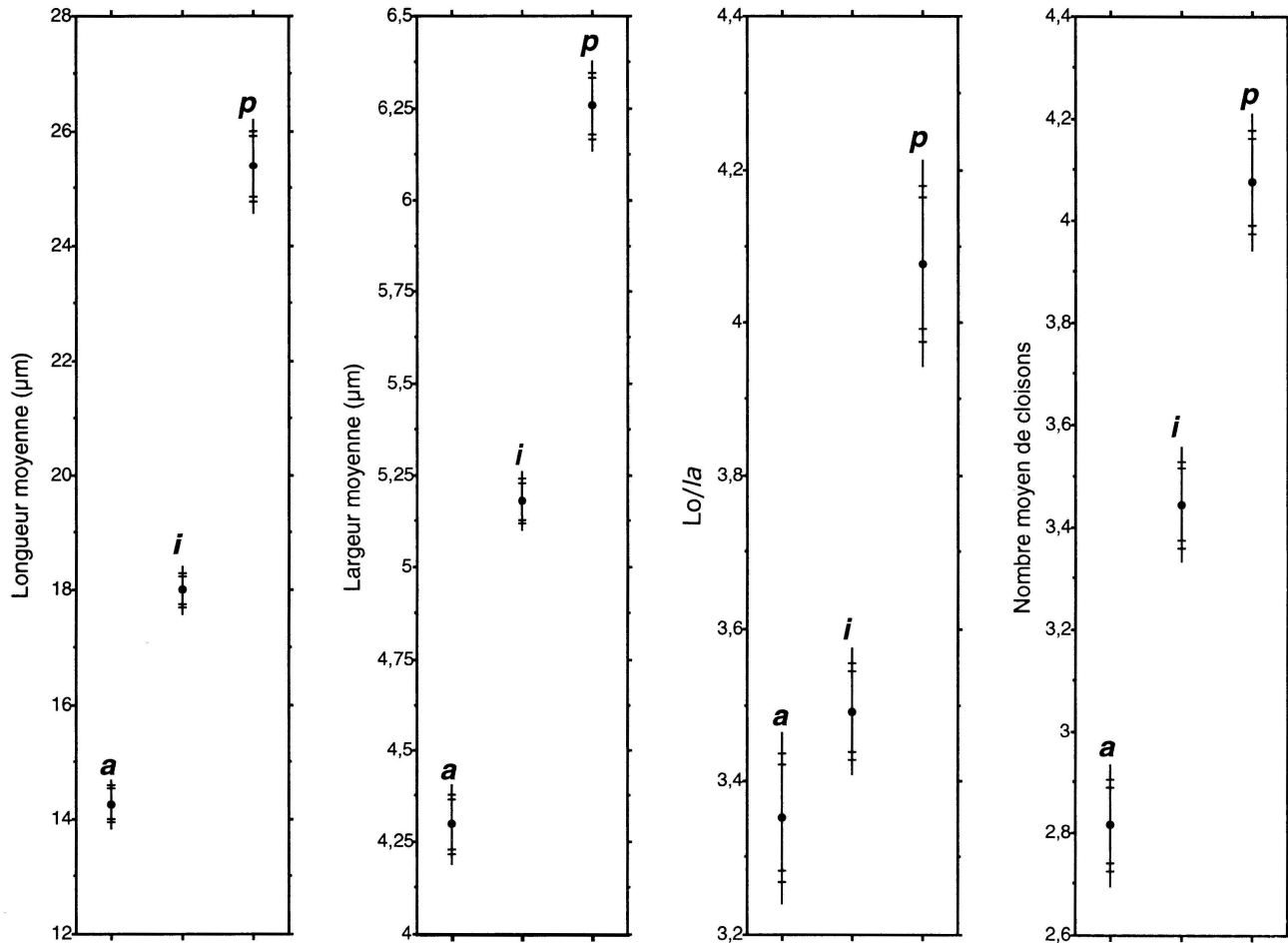
moyenne de la longueur, la moyenne de la largeur et le nombre moyen de cloisons des conidies des trois taxons distingués sont significativement différents au seuil de 99% lorsqu'on considère l'ensemble des spécimens étudiés. Les caractères des conidiophores (largeur, longueur maximale et nombre maximal de cloisons) constituent d'autres caractères distinctifs des trois taxons, auxquels on peut ajouter des différences dans l'écologie et dans la répartition géographique. (ii) Chacun des spécimens étudiés dans le présent travail, y compris ceux qui n'ont pas fait l'objet d'étude statistique, peut être placé dans l'un des trois taxons d'après certains caractères de ses conidies : longueur, nombre de cloisons, proportion de conidies à plus de 3 et à plus de 4 cloisons et, dans une moindre mesure, largeur. Les caractères des conidiophores peuvent aussi être utilisés, mais pratiquement seule la largeur est significative, car les autres caractères (longueur maximale et nombre maximal de cloisons) varient avec leur âge. (iii) Dans le Languedoc et en Andalousie, régions où les groupes *R. « intermedium »* et *R. « pluriseptatum »* coexistent, les populations de chaque groupe montrent des différences écologiques notables (voir section Biologie, écologie et répartition géographique) et les spécimens récoltés peuvent être attribués sans ambiguïté à l'un ou à l'autre groupe.

Conséquences taxinomiques : distinction de trois espèces de *Refractohilum*

Nous considérons donc les trois groupes distingués ci-dessus comme des espèces séparées de la façon suivante :

Conidies à (1)2–3(5) cloisons transversales (au maximum 3% de conidies à plus de 3 cloisons), de (10)12–14,3–17(20) \times (3)3,5–4,3–5(5,5) μm . Conidiophores de 4–5 μm de largeur. Canada *R. achromaticum*
 Conidies à (1)3–5(6) cloisons transversales (10–75% de conidies à plus de 3 cloisons, 5–20% de conidies à plus de 4 cloisons), de (10)14,5–17,9–21,5(29,5) \times (3,5)4,5–5,2–6(7) μm . Conidiophores de 4,5–6 μm de largeur. Parties subhumides de l'Europe méditerranéenne occidentale *R. intermedium*
 Conidies à (1)3–7(8) cloisons transversales (80–95% de conidies à plus de trois cloisons, 60–80% de conidies à plus de 4 cloisons), de (13)17,5–24,5–31,5(39) \times (4)5–6,1–7(7,5) μm . Conidiophores de 5,5–7 μm de largeur. Europe occidentale non méditerranéenne, plus rarement dans les parties méditerranéennes humides *R. pluriseptatum*

Fig. 10. Variabilité de la longueur moyenne (Lo), de la largeur moyenne (la) et du nombre moyen de cloisons des conidies de *Refractohilum* étudiés (effectifs compris entre 170 et 370, environ; intervalles de confiance de 90, 95 et 99%). *a*, *R. achromaticum*; *i*, *R. intermedium*; *p*, *R. pluriseptatum*.



Diagnoses

Refractohilum intermedium Roux et Etayo sp. nov.

A *R. achromaticum* (B. Sutton) D. Hawksw. differt conidiis majoribus [(10)14,5–17,9–21,5(29,5) \times (3,5)4,5–5,2–6(7) μm] magisque septatis [(1)3–5(6) transversis septatis] et conidiophoris majoribus (27–75 \times 4,5–6 μm).

TYPE: France, Languedoc, Gard, Saint-Jean-du-Gard, sur talo de *Pachyphiale carneola*, sur trunco de *Quercus ilex*, alt. 200 m, 1993/05/23, leg. M. Glenn, A. Gómez-Bolea et C. Roux, herb. C. Roux, MARSSJ n° 21 940, holotypus.

Refractohilum pluriseptatum Etayo et Roux sp. nov.

A *R. achromaticum* (B. Sutton) D. Hawksw. differt conidiis distincte majoribus [(13)17,5–24,5–31,5(39) \times (4)5–6,1–7(7,5) μm] magisque septatis [(1)3–7(11) transversis septatis] et conidiophoris majoribus [32–80(110) \times 5,5–7(10) μm].

TYPE: Espagne, Navarra, Valle de la Ulzama, Oroquieta, 750 m, sobre *Quercus robur*, sobre talo de *Pachyphiale carneola*, 1994/02/13. J. Etayo, MA-Lich., holotypus, herb. Etayo n° 12 179, isotypus.

Affinités : le groupe du *R. achromaticum* et le groupe du *R. galligenum*

Le genre *Refractohilum* comprend donc actuellement cinq espèces, qui peuvent être réparties en deux groupes :

Le premier est constitué de deux espèces cécidogènes sur de grands lichens foliacés (*Peltigera* et *Nephroma*), à conidies non cloisonnées : *R. galligenum* D. Hawksw. (espèce type du genre) et *R. peltigerae* (Keissl.) D. Hawksw. (voir Hawksworth 1977).

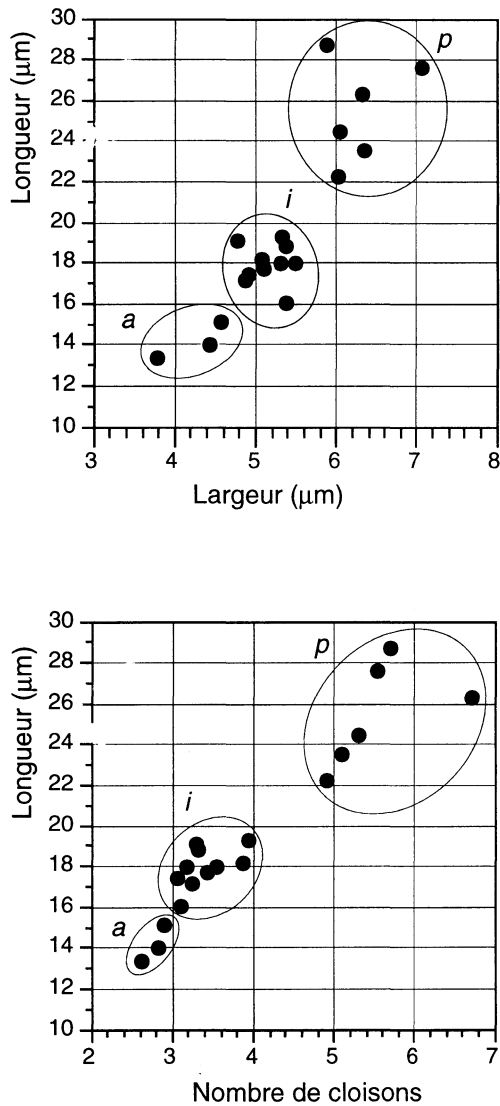
Le deuxième réunit trois espèces non cécidogènes, se développant sur des thalles crustacés à *Trentepohlia* qu'elles ne semblent pas modifier, et dont les conidies sont cloisonnées transversalement : *R. achromaticum* (B. Sutton) D. Hawksw., *R. intermedium* Roux et Etayo et *R. pluriseptatum* Etayo et Roux.

Biologie, écologie et répartition géographique

Hôtes

Selon Sutton (1973), le *Refractohilum achromaticum* se développe sur des ascomycètes en mauvais état, sur des

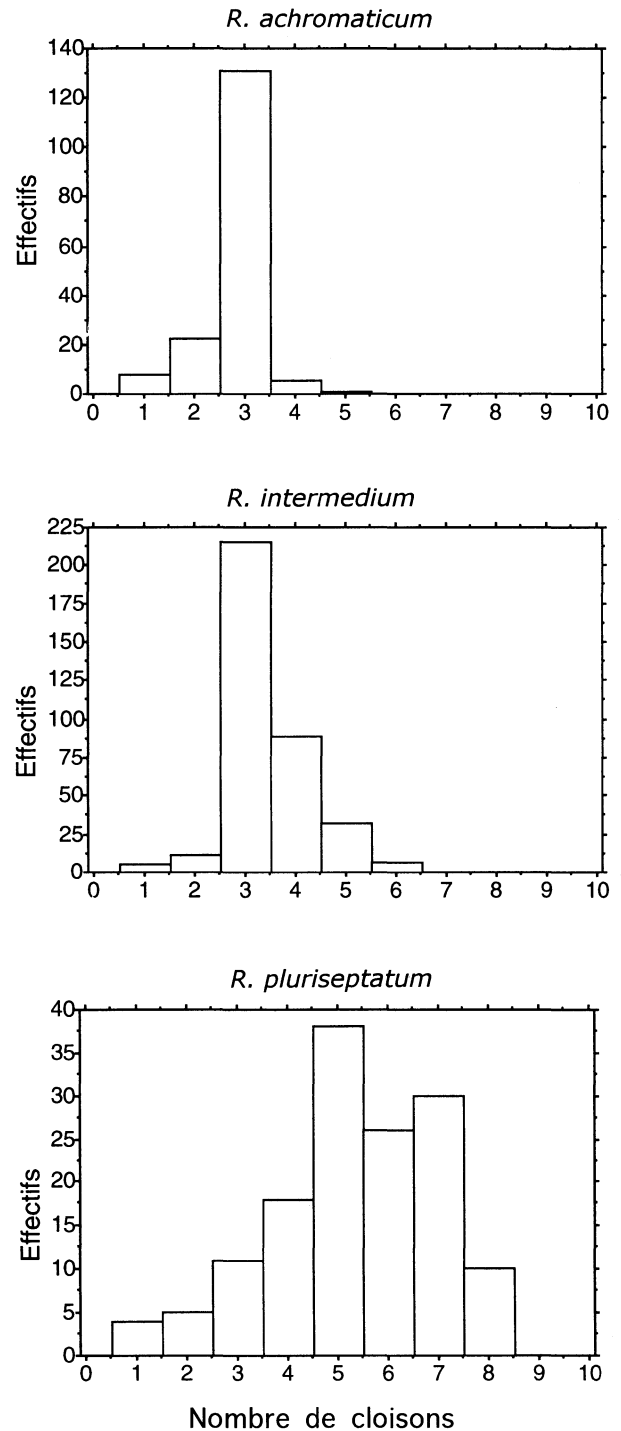
Fig. 11. Longueur moyenne des conidies de *Refractohilum* étudiés, en fonction de leur largeur (haut) ou du nombre moyen de cloisons (bas). *a*, *R. achromaticum*; *i*, *R. intermedium*; *p*, *R. pluriseptatum*.



lichens et sur les bords redressés de vieilles écorces. Hawksworth (1977), après observation du matériel de l'IMI, tient pour vraisemblable que le *Refractohilum achromaticum* est initialement parasite d'une espèce de *Parmelia* (probablement *P. sulcata*). Nous ne partageons pas ce point de vue, car nous n'avons jamais observé de *Refractohilum* du groupe *achromaticum* sur des *Parmelia*.

À première vue, les thalles des *Refractohilum* à conidies pluriseptées semblent établis directement sur le rhytidome altéré de divers phorophytes. Ceux-ci sont uniquement des feuillus dans le sud de l'Europe : *Quercus ilex*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*, *Q. robur*, *Q. canariensis*, *Fagus sylvatica*, etc.; des feuillus ou des résineux au Canada : *Betula papyrifera*, *Cornus* sp., *Fraxinus* sp., *Populus balsamifera*, *Abies balsamea*, *Picea mariana*, etc. Les conidiophores sont surtout localisés sur les microsailles du rhytidome, y compris lorsque celles-ci se trouvent dans des crevasses. Cependant, aussi bien au Canada que dans le sud de l'Europe, les

Fig. 12. Distribution du nombre de cloisons des conidies de *Refractohilum* étudiés.



Refractohilum à conidies pluriseptées envahissent souvent divers épiphytes : colonies d'algues vertes diverses, feuilles de l'hépatique *Frullania dilatata*, divers ascomycètes lichénisés (*Pachyphiale fagicola*, *Pachyphiale carneola*, *Physconia servitii*, *Physcia tenella*, *Scoliciosporum gallurae*, *Strigula mediterranea*, etc., thalles morts) ou non lichénisés (ascomes de diverses espèces : *Hysterium pulicare*, *H. angustatum*, *Navicella pileata*, etc.). Ceci est en concordance avec les observations de Sutton (1973).

Un examen plus attentif, avec notamment prélèvement et examen au microscope photonique par transmission du support des colonies des *Refractohilum* étudiés, montre que celles-ci se développent toujours sur des thalles à *Trentepohlia* plus ou moins distinctement lichénisés. Ces thalles, quelquefois fertiles et reconnaissables, sont le plus souvent stériles et, peu visibles, passent généralement inaperçus.

Le *R. pluriseptatum* a, jusqu'ici, toujours été observé sur des thalles fertiles bien reconnaissables de *Pachyphiale carneola*, d'*Anisomeridium nyssaegenum*, de *Strigula mediterranea* et de *Thelopsis rubella*. Cependant, les thalles de ces lichens peuvent envahir les bryophytes et les ascomycètes d'ascomycètes non lichénisés voisins et y forment une mince pellicule stérile, sur laquelle ce *Refractohilum* peut se développer : il ne s'établit donc pas directement sur les bryophytes ou les ascomycètes non lichénisés.

Le *R. intermedium* se rencontre assez souvent sur le *Pachyphiale carneola* (spécimens du Gard et de Navarre), le *P. fagicola* (spécimens du Var), mais encore plus fréquemment sur des thalles stériles à *Trentepohlia*, minces, gris blanchâtre, peu visibles. Sur plusieurs de nos spécimens, aucun de ces deux *Pachyphiale* n'a pu être observé à l'état fertile, mais il est possible que l'un ou l'autre y soit représenté par des thalles stériles non déterminables. En effet, d'autres lichens à *Trentepohlia*, tels que le *Sagiolechia protuberans* et l'*Ionaspis epulotica* (saxicoles-calcicoles), se rencontrent souvent à l'état stérile, car ils ne fructifient que dans des conditions de milieu favorables, en particulier, lorsque l'humidité est suffisante.

Quant au *R. achromaticum*, nous ne l'avons observé qu'une seule fois sur un *Pachyphiale* fertile (*P. fagicola*). Tous les autres spécimens sont sur des thalles à *Trentepohlia* stériles, minces, gris blanchâtre, peu visibles, qui envahissent souvent des ascomycètes d'ascomycètes non lichénisés, et qui sont parfois en mélange avec d'autres lichens qui peuvent les recouvrir.

En conclusion, les trois espèces de *Refractohilum* à conidies pluriseptées semblent bien lichénicoles, sur des thalles à *Trentepohlia*, fréquemment du genre *Pachyphiale*, plus rarement des genres *Anisomeridium*, *Strigula* et *Thelopsis*, parfois indéterminables parce que stériles. Leur caractère lichénicole est souvent peu évident, surtout dans les milieux relativement secs où les lichens hôtes ne parviennent pas à fructifier. Elles ne semblent causer aucun dommage aux thalles sur lesquels elles s'installent, mais les relations qu'elles entretiennent avec leur hôte n'ont pas pu être précisées.

Répartition et écologie

Le *R. intermedium* n'a jusqu'ici été rencontré que dans la région méditerranéenne occidentale, à l'étage mésoméditerranéen. Dans le sud de la France, il a son optimum dans des forêts de *Quercus caducifoliés* (*Q. pubescens*) ou sempervivents (*Q. ilex*), dans des peuplements lichéniques non héliophiles mais le plus souvent assez photophiles (peuplements à *Parmelia* s.l. et *Physcia* s.l.). En Navarre et en Andalousie, le *R. intermedium* s'observe dans des peuplements analogues, dans des forêts à *Q. ilex* subsp. *ballota* ou à *Q. suber*.

Le *R. pluriseptatum* est surtout connu dans le sud-ouest et l'ouest de la région eurosibérienne, à l'étage collinéen, en Espagne (Navarre, Cantabrie), dans les îles Britanniques (île

de Skye), en Belgique et en France (Pyrénées-Atlantiques, Corrèze, Loir-et-Cher, Seine-et-Marne), dans des forêts de feuillus (*Quercus robur*, *Q. petraea*, *Fagus sylvatica*, *Castanea sativa*, *Betula* sp., *Corylus avellana*). Nous l'avons rencontré beaucoup plus rarement dans la région méditerranéenne, aussi bien en Espagne (Andalousie) qu'en France (Hérault), où il est localisé dans des stations particulièrement sombres et humides.

Les données de la littérature sont insuffisantes pour donner des précisions sur l'écologie du *R. achromaticum*, mais, d'après la répartition géographique (Canada : Manitoba et Saskatchewan) et la liste des phorophytes (voir plus haut), il semble qu'il se rencontre dans des biotopes forestiers et nettement plus froids. Les lichens accompagnant le *R. achromaticum* (*Parmelia* spp., *Physcia* spp., notamment, le *Physcia adscendens*, un *Phaeophyscia* sp., un *Candelariella* sp. et le *Pachyphiale fagicola*) indiquent que d'un point de vue photique et hygrométrique, les biotopes canadiens à *R. achromaticum* sont vraisemblablement analogues à ceux du sud de la France à *R. intermedium*.

Enfin, il est possible qu'en raison de leur très petite taille, les *Refractohilum* à conidies pluriseptées soient souvent passés inaperçus. La répartition actuellement connue serait alors très incomplète.

Remerciements

Nous remercions bien chaleureusement A. Bellemère (Paris), G. Clauzade (Cavaillon) et P. Diederich (Luxembourg) qui ont revu notre manuscrit et proposé plusieurs modifications judicieuses, M. Casares, C. Coste, M. Glenn, A. Gómez-Bolea et N. Hladún qui nous ont accompagnés sur le terrain lors de la récolte de spécimens, les conservateurs de l'IMI et du CFB pour le prêt de spécimens de *R. achromaticum*, ainsi que J.-C. Boissière (Fontainebleau) et P. Diederich pour le prêt de spécimens de *Pachyphiale carneola*. Le deuxième auteur (JE) remercie la Dirección General de Investigación Científica y Técnica pour son aide financière (projet PB 92/0795).

Bibliographie

- Clauzade, G., et Roux, C. 1985. Likenoj de Okcidenta Eŭropo. Ilustrita determinlibro. Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, Royan, n° spéc. 7.
- Clauzade, G., et Roux, C. 1987. Likenoj de Okcidenta Eŭropo. Suplemento 2a. Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, nouv. sér. 18 : 177–214.
- Clauzade, G., et Roux, C. 1989. Likenoj de Okcidenta Eŭropo. Suplemento 3a. Bull. Soc. Linn. Provence, 40 : 73–110.
- Clauzade, G., Diederich, P., et Roux, C. 1989. Nelikenigintaj fungoj likenologaj Ilustrita determinlibro. Bull. Soc. Linn. Provence, n° spéc. 1. pp. 1–142.
- Hawksworth, D.L. 1977. Three new genera of lichenicolous fungi. Bot. J. Linn. Soc., 75 : 195–209.
- Hawksworth, D.L. 1979. The lichenicolous Hyphomycetes. Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Bot. 6 : 183–300.
- Purvis, O.W., Coppins, B.J., Hawksworth, D.L., James, P.W., et Moore, D.M. 1993. The lichen flora of Great Britain and Ireland. Natural History Museum Publications, London.
- Sutton, B.C. 1973. Hyphomycetes from Manitoba and Saskatchewan, Canada. Mycol. Pap. 132 : 1–143.

Annexe

Spécimens examinés

Refractohilum achromaticum

CANADA : Manitoba, Belair Provincial Forest, *Abies balsamea*, 1968/10/03, leg. B.C. Sutton (n° 3667), CFB (WINF(M)) n° 10 456b; Red Sucker Lake, *Fraxinus* sp., 1969/07/10, leg. W. Crawford, CFB (WINF(M)) n° 11 752 (holotype) et IMI n° 144 511 (isotype); Rennie, *Cornus* sp., 1968/09/10, leg. B.C. Sutton (n° 3408), CFB (WINF(M)) n° 10 320; Manitoba, Riverton, 8 miles S Beaver Creek, *Picea mariana*, 1967/06/14, leg. G. Still, IMI n° 144 516; Whitemouth, Darwin Plot, *Abies balsamea*, 1967/07/13, leg. B.C. Sutton (n° 1404), CFB (WINF(M)) n° 7809. Saskatchewan, Waskesiu, South end of Kingsmere Lake, *Betula papyrifera*, 1967/06/23, leg. W. Beveridge (n° 937), CFB (WINF(M)) n° 7108; Candle Lake, White Swan Lke., *Abies balsamea*, 1967/08/03, leg. B.C. Sutton, IMI n° 144 518; Saskatchewan, Deschambeault Lake, *Populus balsamifera*, 1967/08/03, leg. B.C. Sutton, IMI n° 144 515.

Refractohilum intermedium

ESPAGNE : Andalucía, Cádiz, Jerez de la Frontera, Mojón de la Vibora, UTM 30STF7955, sur *Q. suber*, alt. 610 m, 1994/04/17, leg. M. Casares, J. Etayo, A. Gómez-Bolea et N. Hladún, herb. Etayo n° 12 443. NAVARRA, Ibiricu, sur *Quercus ilex* subsp. *ballota*, alt. 750 m, 1992/04/21, leg. J. Etayo, herb. Etayo n° 3066. FRANCE : Outre l'holotype (Languedoc, Saint-Jean-du-Gard) : Languedoc, Gard, Arre, sur *Quercus ilex*, alt. 410 m, 1993/05/24, leg. M. Glenn, A. Gómez-Bolea et C. Roux, herb. C. Roux, MARSSJ n° 21 941; Gard, Banne, sur *Quercus ilex*, alt. 320 m, 1993/05/29, leg. M. Glenn, A. Gómez-Bolea et C. Roux, herb. C. Roux, MARSSJ n° 21 943; Gard, Durfort, sur *Quercus ilex*, alt. 270 m, 1993/05/26, leg. M. Glenn, A. Gómez-Bolea et C. Roux, herb. C. Roux, MARSSJ n° 21 938; Gard, Mialet, sur *Quercus ilex*, alt. 400 m, 1993/05/22, leg. M. Glenn, A. Gómez-Bolea et C. Roux, herb. C. Roux, MARSSJ n° 21 937; Gard, Peyregrosse, sur *Quercus ilex*, alt. 350 m, 1993/05/25, leg. M. Glenn, A. Gómez-Bolea et C. Roux, herb. C. Roux, MARSSJ n° 21 942; Gard, St-Hippolyte-du-Fort, sur *Quercus ilex*, alt. 260 m, 1993/05/26, leg. M. Glenn, A. Gómez-Bolea et C. Roux, herb. C. Roux, MARSSJ n° 21 936 et 21 939. Provence, Var, Nans-les-Pins, 1,5 km N de Nans, sur *Quercus pubescens*, alt. 430 m, 1992/06/30, leg. C. Roux, herb. C. Roux, MARSSJ n° 21 247 et 21 254; Var, Pierrefeu-du-Var, défens du Bécasson, sur *Quercus ilex*, alt. 80 m, 1991/06/13, leg. D. Le Coeur et C. Roux, herb. C. Roux, MARSSJ n° 21 237.

Refractohilum pluriseptatum

BELGIQUE : SE DE HEUBERMONT, sur *Quercus*, 1985/06/04, leg. P. Diederich, E. Sérusiaux et F. Rose, herb. Diederich n° 6120.

Anvenne, au sortir de la vallée de la diguette, sur *Quercus*, 1984/03, leg. E. Sérusiaux, herb. Diederich n° 5875.

ESPAGNE : Outre l'holotype (Navarra, Valle de la Ulzama, voir plus haut) : Andalucía, Cadiz, Jerez de la Frontera, canuto del Enemigo, UTM 30STF7654, sur *Quercus canariensis*, alt. 600 m, 1994/04/17, leg. M. Casares, J. Etayo, A. Gómez-Bolea et N. Hladún, herb. Etayo n° 12 297. Cantabria, Argüebanes, parte escondida, sur *Castanea*, 1992/05/11, leg. J. Etayo, herb. Etayo n° 1591. Navarra, Quinto Real, Alduides, sur *Quercus robur*, alt. 850 m, 1993/10/27, leg. J. Etayo, herb. Etayo n° 2246; Lizaso, sur *Quercus robur*, sans date, leg. J. Etayo, herb. Etayo n° 4402; Navarra, Mendilaz, sur *Fagus sylvatica*, alt. 1200 m, 1991/07/19, leg. P. Diederich et J. Etayo, herb. Etayo n° 5953; Tafalla, Monte Plano, sur *Q. ilex* subsp. *ballota*, alt. 475 m, 1993/05, J. Etayo, herb. Etayo n° 12 260.

FRANCE : Languedoc, Hérault, Mons-la-Trivalle, gorges d'Héric, sur *Quercus ilex*, alt. 290 m, 1990/03/15, leg. C. Coste et C. Roux, herb. C. Roux, MARSSJ n° 21 521. Pyrénées-Atlantiques, Larrau, bois de Saint-Joseph, sur *Fagus sylvatica*, 1993/07/05, leg. J. Etayo, herb. Etayo n° 2353; au sud-sud-ouest de Mauléon-Licharre, forêt des Arbailles, vallon du Bidouze, sur *Castanea sativa*, 1990/07/27, leg. P. Diederich, herb. P. Diederich n° 9283 : au sud de Tardets-Sorholus, Sainte-Engrâce, vers St-Pierre-St-Martin, sur *Fagus sylvatica*, 1990/07/26, leg. P. Diederich, herb. P. Diederich n° 9361. Massif central, Corrèze, Lapeau, près du viaduc des Rochers-Noirs, sur *Quercus*, 1984/07/13, leg. J.-C. Boissière, herb. Boissière n° 2793. Bassin parisien, Seine-et-Marne, Fontainebleau, sentier des Artistes, 20 m à l'ouest des rochers des Deux-Soeurs, sur *Fagus sylvatica*, 1976/03/16, leg. J.-C. Boissière, herb. Boissière n° 1300; Seine-et-Marne, Fontainebleau, route de la Fontaine, 300 m au sud-est du carrefour du Nid-de-l'Aigle, sur *Quercus*, 1980/07/02, leg. J.-C. Boissière, herb. Boissière n° 2202. Val de Loire, Loir-et-Cher, Chambord, réserve de Chambord, La Hammentière, sur *Quercus robur*, alt. 90 m, 1995/05/24, leg. O. Bricaud et C. Roux, herb. C. Roux, MARSSJ n° 22 052; Les Touches, haie près de la rivière Caussons, alt. 80 m, leg. O. Bricaud et C. Roux, herb. C. Roux, MARSSJ n° 22 069; Les Gouffres, taillis sous futaie en défens, alt. 90 m, 1995/05/25, leg. O. Bricaud et C. Roux, herb. C. Roux, MARSSJ n° 22 144; SE de la Gabillière, alt. 103 m, 1995/05/24, leg. O. Bricaud et C. Roux, herb. C. Roux, MARSSJ n° 22 264; La Motte, charmaie, alt. 95 m, 1995/05/24, leg. O. Bricaud et C. Roux, herb. C. Roux, MARSSJ n° 22 324.

ÎLES BRITANNIQUES : île de Skye, SW Broadford, Drinan, sur *Corylus* et *Betula*, NG 55 15, 1987/05/25, leg. P. Diederich, herb. Diederich n° 8210.