

Découverte de cinq espèces rares de macrolichens dans les Pyrénées occidentales françaises : une présence relictuelle ?

Didier MASSON

386 rue des Flamboyants, F-40600 Biscarrosse, France
di.masson@wanadoo.fr

Résumé – Cinq espèces de lichens foliacés viennent d'être découvertes dans le département des Pyrénées-Atlantiques (France) : *Anaptychia palmulata* (Michx.) Vain., *Leptogium laceroides* B. de Lesd., *Phaeophyscia adiastrata* (Essl.) Essl., *Phaeophyscia rubropulchra* (Degel.) Essl. et *Pyxine sorediata* (Ach.) Mont. Le statut relictuel préglaciaire de ces macrolichens, rares et liés aux forêts caducifoliées, est étayé par plusieurs éléments. Chaque taxon est décrit et comparé avec les espèces voisines, son écologie locale est détaillée et sa distribution européenne est précisée. *Anaptychia palmulata* et *P. adiastrata* sont mentionnés pour la première fois en Europe ; *P. rubropulchra* en France, en Italie et en Turquie ; *L. laceroides* et *P. sorediata* à l'île de la Réunion (océan Indien occidental).

Anaptychia / Leptogium / Phaeophyscia / Pyxine / épiphytes / forêts tempérées caducifoliées / biogéographie / espèces relictuelles / reliques tertiaires

Abstract – Five foliose lichens species have just been discovered in the department of Pyrénées-Atlantiques (France): *Anaptychia palmulata* (Michx.) Vain., *Leptogium laceroides* B. de Lesd., *Phaeophyscia adiastrata* (Essl.) Essl., *Phaeophyscia rubropulchra* (Degel.) Essl. and *Pyxine sorediata* (Ach.) Mont. The preglacial relictual status of these macrolichens, which are rare and associated with deciduous forests, is supported by several arguments. Each taxon is described and compared with the related species, its local ecology is detailed and its European distribution is given. *Anaptychia palmulata* and *P. adiastrata* are new to Europe; *P. rubropulchra* to France, Italy and Turkey; *L. laceroides* and *P. sorediata* to Reunion Island (western Indian Ocean).

Anaptychia / Leptogium / Phaeophyscia / Pyxine / epiphytes / temperate deciduous forests / biogeography / relict species / Tertiary relics

INTRODUCTION

L'extrémité occidentale de la chaîne des Pyrénées jouxtant l'océan Atlantique constitue l'une des régions de France les plus riches en lichens, peut-être l'une des plus riches d'Europe (van den Boom *et al.*, 1995 ; Etayo *et al.*, 1993 ; Puntillo *et al.*, 2000 ; Vivant, 1988). Le climat océanique, la bonne qualité globale de l'air, la diversité des topoclimats comme celle des substrats géologiques, la relative fréquence de vieux arbres contribuent à en faire une zone géographique propice au développement des lichens (Etayo & Gómez-Bolea, 1992 ; Vivant,

1988). Toutefois, n'étant prospectée par les lichénologues que depuis une quarantaine d'années, sa richesse effective demeure encore insuffisamment connue, y compris pour les macrolichens dont l'inventaire est apparemment encore loin d'être terminé (e.g. Masson, 2001, 2005).

Le présent travail signale l'existence, passée inaperçue jusqu'alors, de cinq espèces de lichens foliacés épiphytes dans des forêts caducifoliées du département des Pyrénées-Atlantiques. Il s'agit d'une *Collemataceae*, *Leptogium laceroides* B. de Lesd., et de quatre *Physciaceae*, *Anaptychia palmulata* (Michx.) Vain., *Phaeophyscia adiastrata* (Essl.) Essl., *Phaeophyscia rubropulchra* (Degel.) Essl. et *Pyxine sorediata* (Ach.) Mont. Les trois taxons *L. laceroides*, *P. rubropulchra* et *P. sorediata* sont très rares et/ou très mal connus en Europe. Le premier n'est signalé que dans quatre localités (Aragón *et al.*, 2005 ; Roux *et al.*, 2006), le second dans une seule localité (Berger *et al.*, 1998), le troisième dans six localités (Kanz *et al.*, 2005 ; Moberg, 1983 ; Nimis, 1993). Quant à *A. palmulata* et *P. adiastrata*, il s'agit semble-t-il des premières mentions européennes. La localisation des rares stations européennes de ces lichens forestiers n'est pas sans rappeler celle des refuges glaciaires quaternaires des ligneux caducifoliés sur ce continent (Bennett *et al.*, 1991 ; Krebs *et al.*, 2004 ; Magri *et al.*, 2006 ; Petit *et al.*, 2002). *Anaptychia palmulata* et *P. rubropulchra* ont en outre une répartition holarctique présentant la disjonction Amérique du Nord orientale / sud-ouest de l'Eurasie / Extrême-Orient, disjonction bien connue chez divers taxons de phanérogames dont les aires relictuelles modernes dériveraient d'une végétation forestière tempérée circumboréale tertiaire (e.g. Axelrod, 1983 ; Milne, 2004). Ces caractéristiques biogéographiques conduisent à envisager l'hypothèse d'un statut relicté pour ces lichens, tant à l'échelle des Pyrénées qu'à celle du continent européen.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les observations et la plus grande partie des spécimens mentionnés dans cet article ont été recueillis par l'auteur lors de prospections de terrain réalisées entre 1999 et 2007, principalement dans la moitié méridionale de la France. Des échantillons issus des herbiers MIN, TSB, UPS, ou encore de collections privées (herbier J.-M. Houmeau, herbier D. Masson, herbier J. Vivant) ont également été examinés pour comparaison.

La morphologie externe des échantillons a été étudiée au moyen d'un stéréomicroscope (grossissement de 9 à 40), l'anatomie à l'aide d'un microscope à transmission (grossissement maximum 1000). Les coupes ont été faites au rasoir et montées dans l'eau ou le chloral-lactophénol, après coloration éventuelle au bleu coton lactique. Les mesures des structures anatomiques ont été effectuées après montage dans l'eau, sauf celles des sorédies qui ont été réalisées sur des thalles secs. Les valeurs extrêmes observées des épaisseurs des faux-tissus sont données à 2 µm près pour les *Physciaceae*, à 1 µm près pour les *Leptogium*. Les intervalles de confiance à 5 % des diamètres des sorédies sont arrondis à la dizaine de µm la plus proche, ceux des longueurs et épaisseurs des spores au µm le plus proche. Ils encadrent la valeur moyenne qui figure en italique.

Les métabolites secondaires des *Physciaceae* ont été étudiés grâce aux tests classiques à la potasse (K), à l'hypochlorite de sodium (C) et à la para-

phénylène diamine (Pd). Des chromatographies sur couche mince (CCM) ont également été réalisées (couche de 0,25 mm de gel de silice 60 sur plaque de verre de 5 × 10 cm, ou couche de 0,20 mm de gel de silice 60 sur plaque d'aluminium de 5 × 10 cm) selon le protocole standard (Orange *et al.*, 2001) et en utilisant les éluants A, B et G. Le lichen *Ochrolechia upsaliensis* (L.) A. Massal. a été utilisé comme indicateur de l'acide variolariusque.

La terminologie des faux-tissus cellulux mycéliens adoptée est celle utilisée par Moberg (1977). Les types d'ascospores sont ceux proposés par Giralt & Mayrhofer (1995). La nomenclature des plantes vasculaires suit Kerguelen (1993).

Les bioclimats des localités pyrénéennes mentionnées dans ce travail sont déterminés à partir de la classification proposée par Rivas-Martínez *et al.* (1999). Tous sont de type mésotempéré euocéanique à ombrotype humide ou hyperhumide.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

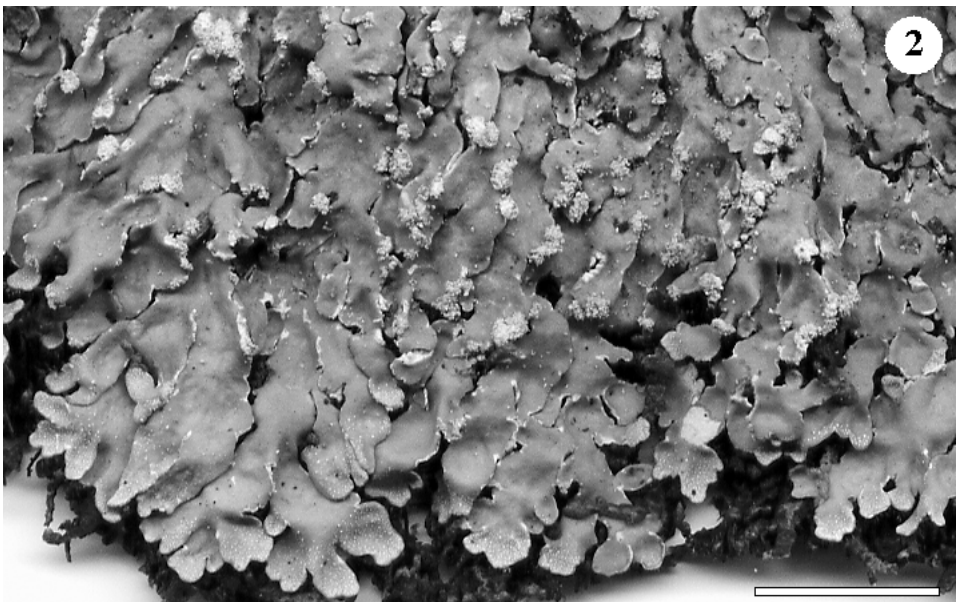
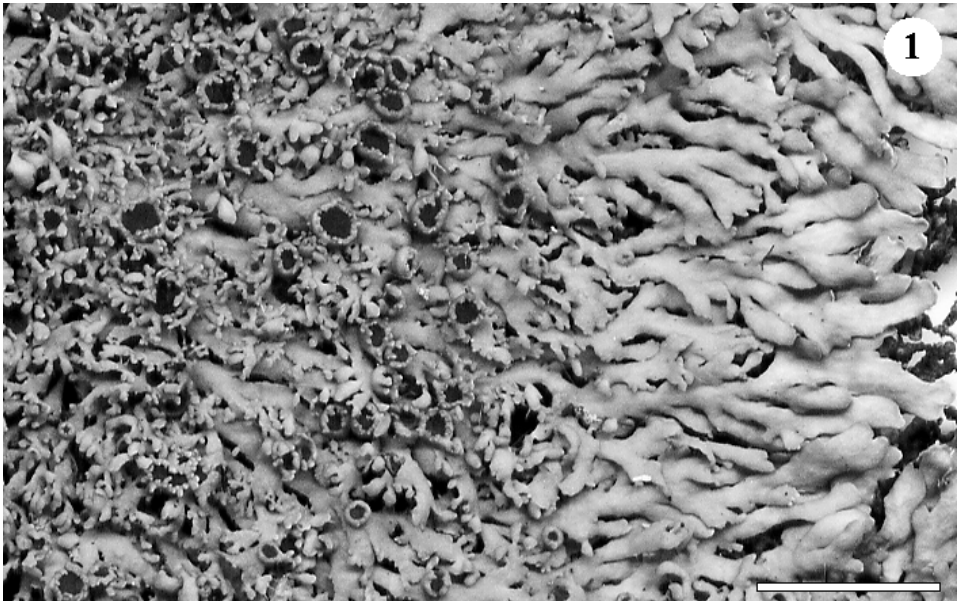
Anaptychia palmulata (Michx.) Vain. (1899)

basionyme : *Psoroma palmulata* Michx. (1803)

synonymes : *Parmelia detonsa* Fr. (1825) ; *Anaptychia* « *palmatula* » auct.

Description des spécimens pyrénéens

Thalle foliacé, de lâchement à modérément appliqué, plus ou moins en rosette, jusqu'à 6 cm de diamètre, dépourvu d'isidies et de soralies (Fig. 1). Les thalles sont parfois coalescents entre eux et peuvent alors couvrir une surface atteignant 300 cm². Lobes épais de 200 à 340 µm, plutôt allongés (1 à 3 mm de longueur) et assez étroits (0,3 à 1 mm de largeur), plus ou moins imbriqués, à ramifications plus ou moins dichotomiques, à extrémité arrondie, parfois élargie en éventail, et à marge garnie, spécialement dans la partie centrale du thalle, de petits lobules à base plus ou moins rétrécie (phyllidies) ; quelques rares lobules peuvent aussi être laminaux. Face supérieure de couleur crème à olivâtre, présentant parfois une discrète pruine blanche punctiforme vers l'extrémité des lobes. Face inférieure entièrement cortiquée et de couleur blanc sale à brunâtre plus ou moins foncé dans les parties plus âgées. Rhizines de longueur variable (jusqu'à 3 mm), simples ou fasciculées, occasionnellement squarreuses, d'abord blanches ou grisâtres puis devenant noirâtres en vieillissant. Apothécies nombreuses, laminales, sessiles, les plus grandes atteignant 2,5 mm de diamètre. Bord thallin épais, fréquemment teinté d'orangé, se garnissant avec l'âge de lobules plus ou moins ramifiés qui peuvent atteindre jusqu'à 2,5 mm de longueur et être munis de rhizines, voire même d'une apothécie. Disque brun rougeâtre, non prumineux. Spores ellipsoïdales, à constriction médiane, brunes, uniseptées, à paroi mince, de type *Physconia*, de grande taille : 35-40,6-46 × 17-19,7-23 µm, rapport longueur/épaisseur : 1,75-2,07-2,39 (n = 60) (Fig. 3). Cortex supérieur d'épaisseur variable, de 30 à 84 µm, distinctement prosoplectenchymateux, à hyphes périnclinales (caractère bien visible sur une coupe longitudinale). Couche algale continue ou non, de 34 à 80 µm d'épaisseur. Médulle blanche, souvent assez peu distincte, de 20 à 62 µm d'épaisseur. Cortex inférieur constitué d'un prosoplectenchyme à hyphes périnclinales, de 80 à 120 µm d'épaisseur, soit un rapport épaisseur cortex inf. / épaisseur totale de 0,35-0,37-0,43.



Figs 1-2: 1: *Anaptychia palmulata* (D. Masson 64.2426, hb. Masson). 2: *Pyxine soredata* (D. Masson 64.2440, hb. Masson). Barre d'échelle = 5 mm.

Chimie : Réactions colorées : cortex et médulle K-, ou K± jaune, C-, KC- ou KC± jaune, Pd-, CCM : acide variolariusque.

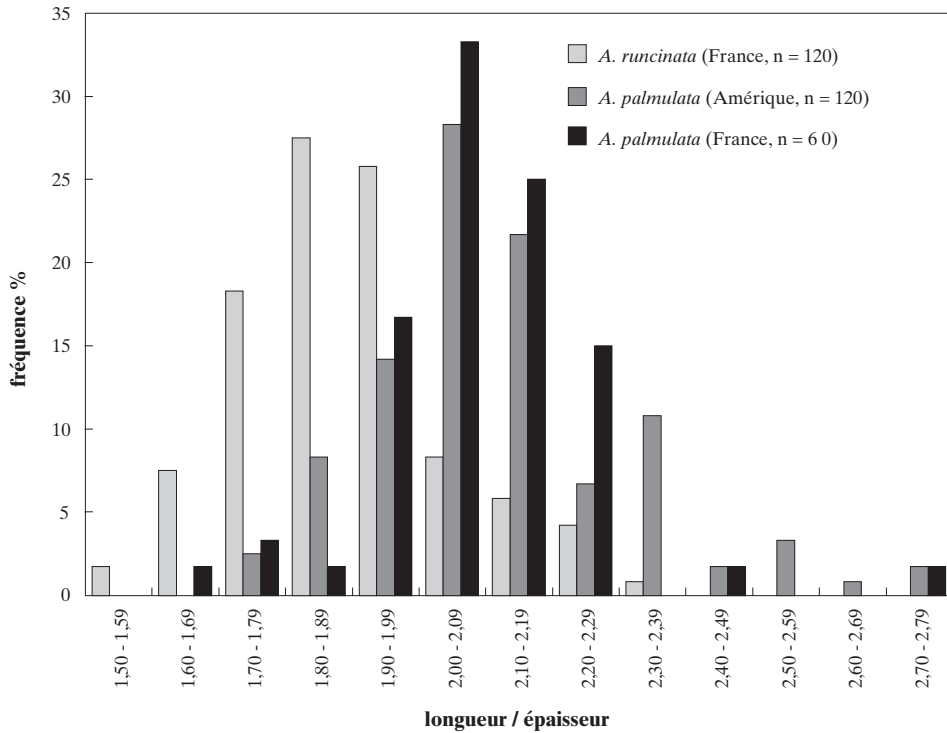


Fig. 3. Distribution des rapports longueur/épaisseur des ascospores pour trois populations de *Anaptychia palmulata* et *A. runcinata*. Pour chaque population, trois ou six thalles différents ont été étudiés et pour chacun d'entre eux, vingt spores issues de la même apothécie mesurées.

Écologie

Les échantillons étudiés ont été trouvés sur l'écorce moussue de troncs de *Corylus avellana* et de *Fagus sylvatica*, en compagnie de *Cetrelia cetrarioides* s.l., *Gomphillus calycioides* (Delise ex Duby) Nyl., *Heterodermia japonica* (M. Satô) Swinscow & Krog (*sensu* Moberg, 2004a), *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., *Parmeliella triptophylla* (Ach.) Müll. Arg., *Parmotrema crinitum* (Ach.) M. Choisy, *Pyxine sorediata* (Ach.) Mont., etc., au sein de riches communautés lichéniques appartenant au *Lobarion pulmonariae* Ochn. Les thalles étaient particulièrement abondants et bien développés entre 4,5 et 12 m de hauteur le long d'un fût de hêtre de 45 cm de diamètre, récemment abattu. Les sites sont des fonds de vallons humides et boisés (forêt atlantique caducifoliée, avec surtout *Acer campestre*, *Corylus avellana*, *Fagus sylvatica* et *Fraxinus excelsior*), entre 350 et 450 m d'altitude, dans le massif des Arbailles (Pyrénées-Atlantiques).

Répartition et commentaires

L'aspect général de ce lichen rappelle beaucoup celui de *Physconia venusta* (Ach.) Poelt, et c'est d'ailleurs sous ce nom qu'il a été tout d'abord identifié sur le terrain et collecté pour étude ultérieure au vu de l'étrangeté de la présence de cette espèce méditerranéenne (Otte *et al.*, 2002) sous un climat eu-atlantique. Toutefois ce taxon possède des rhizines précocement noires et très

distinctement squarreuses, l'extrémité de ses lobes est dépourvue de cortex inférieur et son cortex supérieur est constitué d'un faux-tissu plutôt scléroleptenchymateux. Le taxon nord américain *Physconia subpallida* Essl., très semblable à *P. venusta* mais à face inférieure entièrement cortiquée (Esslinger, 1994), peut également être exclu en raison de la morphologie des rhizines et de l'anatomie du cortex supérieur. L'espèce arctico-alpine *Anaptychia bryorum* Poelt possède aussi un cortex supérieur prosoplectenchymateux et des lobules à la marge des lobes, mais la face supérieure est brune, les lobes et lobules sont érigés dans la partie centrale du thalle (ce qui donne à ce dernier un aspect gazonnant) et l'écologie est très différente (espèce terricole-muscicole) (Kurokawa, 1962 ; Poelt, 1971). *Anaptychia isidiata* Tomin peut également être exclu puisqu'il est pourvu d'isidies laminales et marginales. Restent *Anaptychia runcinata* (With.) J.R. Laundon et le taxon très proche *A. palmulata* (Michx.) Vain. Le premier est saxicole-calcifuge (très rarement corticole), dans des sites exposés, notamment aux influences maritimes, et il a son optimum dans les régions littorales de l'Europe et de l'Afrique du Nord (Moberg, 2002 ; Rose, 1998), bien qu'il puisse s'éloigner d'une centaine de kilomètres du bord de mer (Ozenda & Clauzade, 1970). C'est un lichen assez aérohyrophile, plutôt photophile ou héliophile, héminitrophile et halotolérant (Roux, com. pers.). Le second a une écologie et une répartition différentes. Il est muscicole ou corticole sur troncs (essentiellement de feuillus : *Acer*, *Carpinus*, *Carya*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Juglans*, *Liriodendron*, *Quercus* ; parfois de conifères : *Thuja*) et muscicole sur rochers ombragés, dans des forêts tempérées d'Extrême-Orient (Russie, Chine, Corée, Japon) et d'Amérique du Nord (États-Unis, Canada), essentiellement de sa partie orientale (Brodo *et al.*, 2001 ; Culberson, 1966 ; Dey, 1978 ; Esslinger, 2007 ; Flenniken, 1999 ; Fytotek Database, 2005 ; Gowan & Brodo, 1988 ; Hale, 1956 ; Kashiwadani *et al.*, 1998, 2002 ; Kurokawa, 1962 ; Ladd, 2002 ; Lendemmer, 2004a ; Peck *et al.*, 2004 ; Tchabanenko, 2004 ; Fig. 4). Il est considéré comme un indicateur de forêts anciennes aux États-Unis (Selva, 1994) et comme une espèce caractéristique du *Lobarietum orientalis* Nakanishi au Japon (Yoshimura, 1998). D'après Kurokawa (1962, 1973), *A. runcinata* se différencie de *A. palmulata* par sa couleur générale d'un brun plus ou moins foncé (vs gris olivâtre à brunâtre), ses rhizines simples (vs squarreuses ou fasciculées), un cortex inférieur représentant plus de la moitié de l'épaisseur du thalle (vs la moitié), un cortex supérieur d'épaisseur très variable (vs à peu près constante) et une couche algale interrompue par endroits (vs continue). Les *A. runcinata* européens et les *A. palmulata* américains et asiatiques qui ont été étudiés (cf. spécimens examinés) révèlent cependant que l'aspect des rhizines, la régularité de l'épaisseur du cortex supérieur et la continuité de la couche algale sous-jacente sont des caractères très variables dans chaque taxon et ne permettent pas, en pratique, leur discrimination. L'épaisseur relative du cortex inférieur paraît être en revanche un critère discriminant ; chez *A. palmulata* la valeur moyenne du rapport épaisseur du cortex inférieur / épaisseur totale est significativement plus faible que celle chez *A. runcinata* (0,38 vs 0,45, test unilatéral de Wilcoxon-Mann-Whitney, $n_1 = 16$, $n_2 = 13$, $U = 13$, $P < 0,001$). Un autre critère, passé inaperçu jusqu'à présent semble-t-il, porte sur la morphologie des ascospores. Celles de *A. palmulata* sont plus étroites (Fig. 3), les valeurs moyennes du rapport longueur / épaisseur différant de manière très significative (2,09 vs 1,88, test Z bilatéral, $n_1 = 160$, $n_2 = 120$, $Z = 10,3$, $P < 10^{-9}$). Les thalles américains de *A. palmulata* examinés présentent le plus souvent de nombreux lobules dans leur partie centrale ainsi que sur la marge des apothécies âgées. Ces lobules sont habituellement beaucoup moins nombreux et moins développés chez *A. runcinata*. Leur présence sur le bord thallin des apothécies est également plus



Fig. 4. Répartition mondiale de *Anaptychia palmulata* [d'après Chen & Wang (1999), Fyotek Database (2005), Hale (1956), Kashiwadani *et al.* (2002), Kurokawa (1962), Newberry & St. Clair (1991), Park (1990) et le présent travail]. Un seul symbole peut représenter plusieurs localités proches.

rare chez les échantillons asiatiques de *A. palmulata* étudiés ; c'est sans doute pour cette raison que Kurokawa (1962), dans sa description de l'espèce, n'en fait pas mention. En ce qui concerne la chimie, tous les spécimens de *A. palmulata* testés par CCM se sont révélés contenir de l'acide variolarique, mais, contrairement à Esslinger (2007), nous avons également trouvé ce métabolite dans deux tiers des échantillons de *A. runcinata* chromatographiés. Les critères morphologiques et anatomiques pouvant permettre la distinction entre *A. runcinata* et *A. palmulata* sont résumés dans le tableau 1.

Tableau 1. Critères morphologiques et anatomiques permettant de différencier *Anaptychia palmulata* de *A. runcinata*. Les mesures ont été établies à partir de spécimens américains et asiatiques pour *A. palmulata*, européens pour *A. runcinata*.

	<i>Anaptychia palmulata</i>	<i>Anaptychia runcinata</i>
coloration de la face supérieure	généralement gris olivâtre	généralement brun ± foncé
présence de lobules	souvent abondants dans la partie centrale du thalle et, chez les spécimens américains, sur la marge des apothécies âgées	généralement peu abondants et peu développés
rapport épaisseur cortex inf./ épaisseur totale	0,28 - 0,38 - 0,43	0,40 - 0,45 - 0,50
rapport longueur/ épaisseur des ascospores	1,72 - 2,09 - 2,46	1,58 - 1,88 - 2,18

Les caractéristiques morphologiques et anatomiques comme l'écologie des spécimens basques étudiés correspondent parfaitement avec celles de l'espèce *Anaptychia palmulata* et s'intègrent tout à fait dans la variabilité de ce taxon, en particulier celle observée en Amérique du Nord.

Spécimens examinés

Anaptychia bryorum

AUTRICHE : **Salzburg** : Hohe Tauern, Glockner-Gruppe, Nordwest Hänge am Weg von der Krefelder zur Salzburger Hütte über Kaprun, *R. Santesson 24738*, 07-IX-1973 (UPS).

Anaptychia isidiata

CORÉE DU SUD : **Cheju Do** : Cheju island, along the Eorimok trail on the NW slope of Mt. Halla, from the timberline below the Witsae Oreum Shelter to the Eorimok National Park office, *G. Thor 17187*, 24-V-2001 (UPS) ; Cheju island, Namcheju-gun, Namwon-up, along the Songpanak trail on the east slope of Mt. Halla, from the Songpanak National Park office to the Azalea Field Shelter, *G. Thor 17430*, 28-V-2001 (UPS).

Anaptychia palmulata

ÉTATS-UNIS : **Arkansas** : Polk Co., Ouachita National Forest, Caney Creek Wilderness Area, S of Katy Mt. along Caney Creek, *C.M. Wetmore 84620*, 23-V-2000 (MIN). **Georgia** : Rabun, along the road to Black Rock Mountain State Park, c. 2 km from US23, *R. Moberg 11576*, 16-V-1995 (UPS). **Maine** : Hancock Co., Acadia National Park, Mt. Desert Isl. South end of Eagle Lake, *C.M. Wetmore 46159*, 20-VI-1983 (MIN) ; Togue Pond Camps, near Mt Katahdin, *G. Degelius s.n.*, 01-IX-1939 (UPS). **Michigan** : Keweenaw Co., Isle Royale National Park, half mile E of Windigo along Greenstone Ridge Trail, *C.M. Wetmore 51879*, 06-VII-1984 (MIN). **Minnesota** : Cook Co., Superior National Forest, SW of Asinika lake on USFS 309, 14 mi. N of Grand Marais, *C.M. Wetmore 83687*, 18-VIII-1999 (MIN) ; St Louis Co., Voyageurs National Park, NE of Wolf Point in Crane lake, *C.M. Wetmore 40347*, 16-VII-1979 (MIN). **North Carolina** : Ashe Co., Blue Ridge Parkway, vicinity of Jumpinoff Rocks, *T.L. Esslinger 3920*, 15-IV-1972 (hb. Masson) [CCM] ; Macon Co., Cole Mountain, 3,5 miles N of Highlands, *T.D. Trana 7684*, 18-VI-1979 (MIN) ; Haywood, Great Smoky Mts National Park, S of Waterville, Baxter Creek trail, *R. Moberg 11482*, 13-V-1995 (UPS). **Pennsylvania** : Delaware Water Gap National Recreation Area, Raymondskill Falls, 1,5 mi. SW of Milford, *C.M. Wetmore 55777*, 29-VII-1986 (MIN). **Tennessee** : Swain Co., Great Smoky Mts National Park, Deep Creek campground, 2,5 mi. N of Bryson city, *T.R. McDonald 954*, 24-VII-1999 (MIN) [CCM] ; Sevier, Great Smoky Mts National Park, path Cherokee Orchard - Bull Head, 1 km W of LeConte Creek, *R. Moberg 11348*, 03-V-1995 (UPS). **Wisconsin** : Bayfield Co., Rainbow Lake Wilderness, Chequamegon National Forest, northwest side of Tower Lake, *C.M. Wetmore 70962*, 05-VIII-1992 (MIN) ; Polk Co., island in St Croix river 3 mi. south of Taylors Falls just north of Rice Lake, *C.M. Wetmore 63111*, 11-X-1988 (MIN) [CCM].

FRANCE : **Pyrénées-Atlantiques** : Alçay-Alçabéhéty-Sunharette, vallon d'Azaléguy, *D. Masson 64.2418 à 64.2427 / 64.2438*, 18-V-2007 (hb. Masson, LG, MARSSJ) [CCM] ; Saint-Just-Ibarre, vallon de la Bidouze, *D. Masson 64.1227*, 07-VI-2001, détermination confirmée par T.L. Esslinger (hb. Masson).

JAPON : **Tochigi** : Nikko, Sannok pass, *G. Degelius As-1065*, det. S. Kurokawa, 29-IV-1964 (UPS) [CCM].

RUSSIE : **Primor'e** : Lazo reserve, 5 km south of Glazkovka village, *R. Moberg 9881*, 22-IX-1991 (UPS).

Anaptychia runcinata (sélection)

FRANCE : **Aude** : Albas, vallon du ruisseau du Lizadou, *D. Masson 11.2558*, 26-XII-2007 (hb. Masson) [CCM]. **Corse-du-Sud** : Cargèse, Astica, *D. Masson 2A.2226*, 17-IV-2006 (hb. Masson) [CCM] ; Cargèse, Orchinu, *D. Masson 2A.2223*, 16-IV-2006 (hb. Masson). **Finistère** : Camaret-sur-Mer, pointe de Pen-Hir, *D. Masson 29.2487*, 23-VIII-2007 (hb. Masson) [CCM] ; Kerlouan, Meneham, *D. Masson 29.2486*, 19-VIII-2007 (hb. Masson) [CCM]. **Hérault** : Colombières-sur-Orb, massif du Caroux, baraque de Caylus, *D. Masson 34.1293*, 23-XII-2004 (hb. Masson) [CCM] ; Mons, gorges d'Héric, *D. Masson 34.1291 / 34.1292*, 21-XII-2004 (hb. Masson) [CCM] ; Saint-Gervais-sur-Mare, Les Pétètes-d'en-Cabausse, *D. Masson 34.2266*, 22-XII-2004 (hb. Masson). **Lozère** : Saint-Frézal-de-

Ventalon, Le Salson, *D. Masson* 48.1118, 16-IV-2004 (hb. Masson). **Var** : Bagnols-en-Forêt, gorges du Blavet, *D. Masson* 83.1289 / 83.1290, 17-II-1998 (hb. Masson) [CCM] ; Collobrières, chartreuse de la Verne, *D. Masson* 83.1280, 22-VII-2004 (hb. Masson) [CCM]. **Vendée** : Ile d'Yeu, anse des Fontaines, *D. Masson* 85.2441, 10-IV-2007 (Hb. Masson) [CCM] ; Les Sables-d'Olonne, pointe de Rhuys, *J. Vivant s.n.*, 17-V-1971 (hb. Vivant).

GRANDE-BRETAGNE : **Pays de Galles** : Dyfed, Fishguard, *G. Degelius s.n.*, 18-VII-1933 (UPS).

PORTUGAL : **Beira Litoral** : Mt Buçaco, north of Capela de Santo Antao, *O. Löfgren* 819a, 15-V-1980 (UPS, sous « *A. palmulata* »).

***Physconia venusta* (sélection)**

FRANCE : **Corse-du-Sud** : Piana, forêt domaniale, *D. Masson* 2A.2254, 21-IV-2006 (hb. Masson). **Gard** : Saint-André-de-Valborgne, mas Boudon, *D. Masson* 30.1299, 20-IV-2001 (hb. Masson). **Hérault** : Colombières-sur-Orb, massif du Caroux, Le Pas-du-Ras, *D. Masson* 34.1300, 23-XII-2004 (hb. Masson). **Lozère** : Saint-Frézal-de-Ventalon, Les Abrits, *D. Masson* 48.1114, 16-IV-2004 (hb. Masson). **Var** : Les Mayons, vallon de la Pommère, *D. Masson* 83.1295 / 83.1296, 25-VII-2001 (hb. Masson).

***Leptogium laceroides* B. de Lesd. (1933)**

synonyme : *Leptogium americanum* Degel. (1940)

Description des spécimens de France métropolitaine

Thalle foliacé de forme irrégulière, plus ou moins fragmenté, de 1 à 3 cm dans sa plus grande dimension, peu épais lorsqu'il est humide (de 75 à 110 µm), peu adhérent au substrat. Les lobes sont très irréguliers, à extrémité grossièrement arrondie, de 1 à 4 mm de largeur, parfois fenêtrés. Les marges sont fréquemment relevées, plus ou moins incisées-crênelées, contournées-frisées, de parcimonieusement à profusément isidiées et phyllidiées. Face supérieure gris brunâtre, lisse ou rugueuse, occasionnellement légèrement chagrinée, non plissée-striée, parfois localement pourvue d'un court feutrage de poils grisâtres ou blanc jaunâtre, isidiée-phyllidiée. Isidies de granuliformes à plus ou moins cylindriques, simples ou un peu coralloïdes, évoluant en phyllidies, surtout marginales mais aussi laminales par endroits. Face inférieure munie d'un tomentum de poils courts, de gris jaunâtre à beige. Apothécies absentes. Cortex supérieur formé d'une seule couche de cellules, épais de 7 à 10 µm. Médulle assez compacte ; *Nostoc* formant des chaînes peu distinctes, assez courtes (d'une dizaine de cellules). Cortex inférieur formé d'une seule couche de cellules, épais de 6 à 11 µm. Poils du tomentum de la face inférieure de longueur inférieure ou égale à 30 µm, formés de cellules subsphériques (diamètre de 3 à 7 µm).

Répartition

L'aire de répartition actuellement connue de cette espèce tempérée et tropicale montagnarde comprend l'Amérique (des Appalaches au sud du Chili), les îles de Madère et de Tristan da Cunha, le Portugal et la France continentale (Fig. 5), l'Afrique orientale, l'île de la Réunion (océan Indien) (cf. spécimens examinés), le Bhoutan, Taiwan, la Nouvelle-Guinée et la Nouvelle-Zélande (Aptroot & Feijen, 2002 ; Aptroot *et al.*, 1997, 2002 ; Arvidsson & Wall, 1985 ; Galloway, 1999 ; Galloway & Jørgensen, 1995 ; Jørgensen, 1997 ; Sierk, 1964).

Écologie

Les spécimens de France métropolitaine ont été trouvés sur des troncs moussus dans des forêts de feuillus peu denses (vieille châtaigneraie dans les Cévennes, chênaie-frênaie en Pays basque), humides, et situées dans des vallons à



Fig. 5. Répartition européenne de *Leptogium laceroides* [d'après Aragón *et al.* (2005), Roux *et al.* (2006) et le présent travail].

orientation générale nord. Dans les deux stations, les espèces associées (par exemple : *Collema subflaccidum* Degel., *Leptogium hibernicum* M.E. Mitch. ex P.M. Jørg., *Parmeliella testacea* P.M. Jørg.) sont caractéristiques du *Lobarion pulmonariae* et traduisent en outre une nette influence océanique.

L'écologie de ce lichen en France est en accord avec les données de la littérature (Aragón *et al.*, 2005 ; Arvidsson & Wall, 1985 ; van den Boom *et al.*, 1990 ; Büdel *et al.*, 2000 ; Cameron & Richardson, 2006 ; Dey, 1978 ; Galloway, 1999 ; Galloway & Jørgensen, 1995 ; Swinscow & Krog, 1988). Il s'agit d'une espèce corticole ou muscicole, hygrophile, ombrophile, plutôt non photophile, sylvatique.

Commentaires

Leptogium laceroides est anatomiquement très proche de *L. burgessii* (L.) Mont. (Jørgensen & Nash III, 2004). Il s'en distingue par la présence d'isidies. *Leptogium hibernicum* possède également des isidies et une face inférieure munie de poils courts à cellules sphériques. Toutefois la face supérieure est distinctement plissée-striée chez ce taxon, le thalle s'épaissit beaucoup plus fortement lorsqu'il est humide (jusqu'à 500 µm), les cortex sont plus minces (cortex supérieur : 4-6 vs 7-10 µm, cortex inférieur : 5-8 vs 6-11 µm) et les chaînes de *Nostoc* sont plus distinctes et plus longues (jusqu'à plusieurs dizaines de cellules) (Aragón *et al.*, 2005 ; obs. pers.).

FRANCE : **Gard** : Saint-André-de-Majencoules, valat de Bragal, alt. 570 m, sur le tronc moussu d'un vieux *Castanea sativa*, *D. Masson* 30.1044, 16-IV-2001, détermination confirmée par P.M. Jørgensen (hb. Masson). **Pyrénées-Atlantiques** : Saint-Just-Ibarre, vallon de la Bidouze, alt. 370 m, sur le tronc moussu d'un *Fraxinus excelsior*, *D. Masson* 64.1045, 07-VI-2001, détermination confirmée par P.M. Jørgensen (hb. Masson). **Réunion** : Saint-Benoît, forêt de Bébour, Bras-Cabot, *D. Masson* 974.0366 / 974.0382 / 974.0398, 15-IV-2003 (hb. Masson) ; Salazie, piton d'Enchain, *D. Masson* 974.0333, 13-IV-2003 (hb. Masson).

Spécimens examinés

FRANCE : **Gard** : Saint-André-de-Majencoules, valat de Bragal, alt. 570 m, sur le tronc moussu d'un vieux *Castanea sativa*, *D. Masson* 30.1044, 16-IV-2001, détermination confirmée par P.M. Jørgensen (hb. Masson). **Pyrénées-Atlantiques** : Saint-Just-Ibarre, vallon de la Bidouze, alt. 370 m, sur le tronc moussu d'un *Fraxinus excelsior*, *D. Masson* 64.1045, 07-VI-2001, détermination confirmée par P.M. Jørgensen (hb. Masson). **Réunion** : Saint-Benoît, forêt de Bébour, Bras-Cabot, *D. Masson* 974.0366 / 974.0382 / 974.0398, 15-IV-2003 (hb. Masson) ; Salazie, piton d'Enchain, *D. Masson* 974.0333, 13-IV-2003 (hb. Masson).

Phaeophyscia adiastrata (Essl.) Essl. (1978)

basionyme : *Physcia adiastrata* Essl. (1977)

Description des spécimens français

Thalle foliacé appliqué (Fig. 6), plus ou moins en rosette, de 2 cm de diamètre environ, parfois coalescent avec d'autres thalles. Lobes imbriqués, longs



Figs 6-7. 6 : *Phaeophyscia adiastrata* (D. Masson 64.1344, hb. Masson) ; les soralies sont nettement granuleuses, parfois isidifères. 7 : *Phaeophyscia rubropulchra* (D. Masson 64.2306, hb. Masson). Barre d'échelle = 5 mm.

de 0,5 à 1,5 mm et larges de 0,4 à 1,1 mm, à extrémité plus ou moins découpée et fréquemment relevée. Face supérieure plane ou un peu concave, en particulier à l'extrémité de certains lobes sorédiés, de couleur gris verdâtre. Thalle sorédié.

Soralies le plus souvent terminales et marginales, parfois un peu labriformes, rarement laminales. Sorédies nettement granuleuses, donnant parfois des isidies, d'un diamètre de 30-50-70 µm, concolores au thalle, souvent entassées de manière irrégulière. Face inférieure noire, plus pâle à l'extrémité des lobes. Rhizines noires, à extrémité distale parfois blanchâtre, quelquefois entièrement blanches vers la périphérie des lobes, de 0,1 à 0,5 mm de longueur, simples ou occasionnellement un peu squarreuses, peu débordantes mais bien visibles à l'extrémité des lobes relevés. Médulle blanche. Apothécies non observées. Cortex supérieur paraplectenchymateux, épais de 12 à 24 µm ; cortex inférieur paraplectenchymateux, épais de 10 à 20 µm.

Chimie : Réactions colorées : cortex K- ; médulle K-, C-, Pd-. CCM : aucun métabolite secondaire détecté.

Répartition

Dans l'état actuel des connaissances, la répartition de ce taxon couvre l'Amérique du Nord (essentiellement la partie orientale), l'Afrique orientale et australe, la Corée du Sud, la Russie orientale et le Caucase russe (Esslinger, 1977, 2004 ; Moberg, 2004b ; Otte, 2007 ; Park, 1990 ; Swinscow & Krog, 1988). Il n'était jusqu'alors pas signalé en Europe.

Écologie

Les échantillons étudiés ont été trouvés dans une localité du Pays basque, à 345 m d'altitude, sur l'écorce un peu moussue d'un tronc de *Fagus sylvatica*, en compagnie de *Phaeophyscia pusilloides* (Zahlbr.) Essl. et *P. rubropulchra* (Degel.) Essl. Le milieu est constitué d'une hêtraie (série hygrophile atlantique du hêtre ; Dupias, 1985), dans un petit vallon d'orientation générale nord-ouest, située à la marge occidentale du massif des Arbailles.

Les informations relatives à l'écologie de ce taxon sont rares dans la littérature. En Amérique du Nord, ce lichen est essentiellement muscicole (sur mousses saxicoles) ou corticole (principalement sur feuillus), plus rarement saxicole, le plus souvent dans des stations ombragées et forestières (Brodo *et al.*, 2001 ; Esslinger, 1977 ; Flenniken, 1999 ; Ladd, 2002). Il est surtout corticole et occasionnellement saxicole en Afrique (Moberg, 2004b ; Swinscow & Krog, 1988) ; corticole sur arbres caducifoliés en Corée du Sud (Park, 1990) et dans le Caucase (Otte, 2007).

Commentaires

Phaeophyscia adiastrata a une morphologie très proche de *P. rubropulchra*, en particulier quant à l'aspect des lobes et des soralies. Il s'en distingue par sa médulle blanche (et non rouge orangé), l'absence de métabolite secondaire et, lorsqu'il est fertile, par ses spores de dimensions plus faibles et de type *Physcia* (et non *Pachysporaria*) (Esslinger, 1977, 1978). La confusion avec *P. orbicularis* (Neck.) Moberg est également possible. L'aspect et la localisation des soralies (terminales et marginales chez *adiastrata*, laminales et submarginales chez *orbicularis*) et la taille très différente des sorédies (Fig. 8) permettent la distinction.

Spécimens examinés

ÉTATS-UNIS : **Minnesota** : Otter Tail Co., Maplewood State Park, K. Hansen 127 / 905, 20-V-1996 & 27-VI-1996 (hb. Masson) [CCM]. **Virginia** : Page Co., ca. 0,5 mi. S of Hazeltop Ridge Overlook at mile 54,9 of Skyline Drive, T.L. Esslinger 4722, 10-VI-1975 (Topotype, hb. Masson) [CCM].

FRANCE : **Pyrénées-Atlantiques** : Gamarthe, Halzako erréka, D. Masson 64.1344, 17-VI-2005, détermination confirmée par T.L. Esslinger (hb. Masson) [CCM].

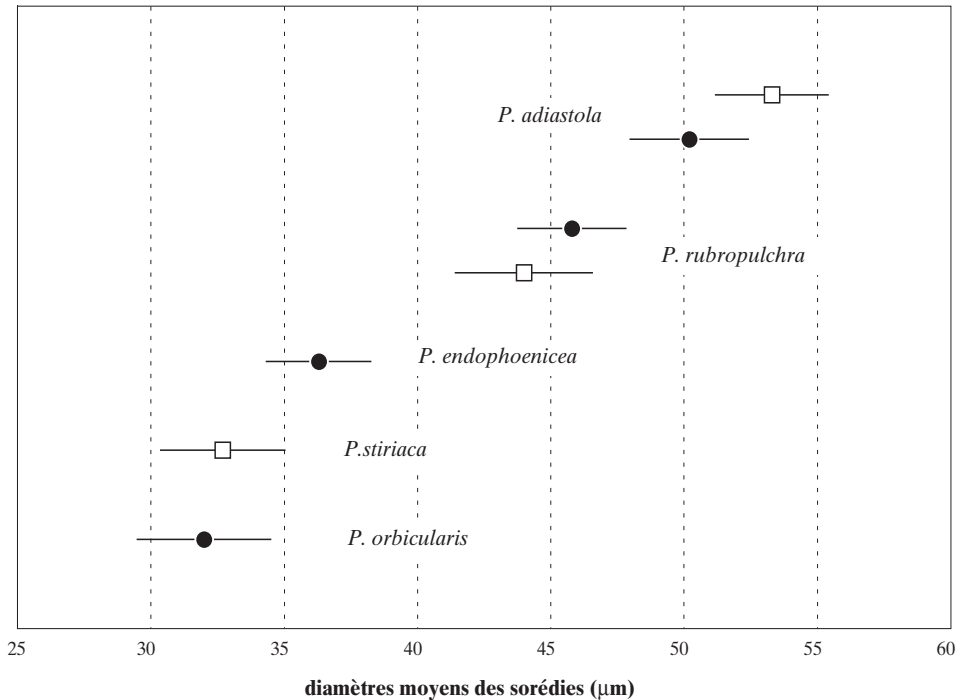


Fig. 8. Comparaison des diamètres moyens, avec leurs intervalles de confiance pour un risque de 5 %, des sorédies de cinq espèces de *Phaeophyscia*. Chaque moyenne a été calculée à partir d'un échantillon de 60 sorédies provenant de quatre thalles différents. Les points noirs correspondent à des spécimens originaires du sud-ouest de la France, les carrés à des spécimens originaires d'Autriche (*P. stiriaca*), des États-Unis (*P. adiaastola* et *P. rubropulchra*) et d'Italie (*P. rubropulchra*).

***Phaeophyscia rubropulchra* (Degel.) Essl. (1978)**

basionyme : *Physcia orbicularis* f. *rubropulchra* Degel. (1940)

synonymes : *Physcia rubropulchra* (Degel.) Moberg (1974) ; *Physcia endoaurantiaca* Barkh. (1968) (cf. Otte, 2004)

Description des spécimens français

Thalle foliacé appliqué (Fig. 7), en rosette ou de forme irrégulière, atteignant tout au plus 3 cm, parfois coalescent avec d'autres thalles. Lobes un peu imbriqués, longs de 0,5 à 2 mm et larges de 0,3 à 1 mm, à extrémité plus ou moins finement découpée et souvent relevée. Face supérieure plane ou plus ou moins concave vers l'extrémité des lobes, de couleur vert olive, gris verdâtre ou gris brunâtre, sorédiée. Soralies souvent terminales et parfois labriformes, mais aussi laminales ou marginales. Sorédies nettement granuleuses, de 30-46-60 µm de diamètre, concolores au thalle ou verdâtres. Face inférieure noire. Rhizines abondantes, de 0,1 à 0,5 mm de longueur, légèrement débordantes, simples ou occasionnellement squarreuses, noires, à extrémité distale parfois blanchâtre. Médulle rouge orangé. Apothécies et ascospores non observées. Cortex supérieur paraplectenchymateux, de 12 à 24 µm d'épaisseur ; cortex inférieur paraplectenchymateux, de 14 à 24 µm d'épaisseur.

Chimie : Réactions colorées : cortex K- ; médulle K+ pourpre, C+ pourpre, Pd-. CCM : skyrine, deux acides gras indéterminés (R_f relatifs moyens pour l'éluant G : 21 et 32) et parfois des traces de pigments jaunes.

Répartition

L'aire de répartition de cette espèce semble globalement limitée aux forêts tempérées de l'hémisphère nord (Fig. 9). Elle comprend principalement la partie orientale de l'Amérique du Nord (Esslinger, 1977) et l'Extrême-Orient : Russie orientale, Chine (Moberg, 1995), Corée du Sud (Park, 1990) et Japon (Kashiwadani, 1975). Des localités plus isolées sont signalées dans la chaîne des Cascades aux États-Unis (Neitlich & McCune, 1997), l'archipel des Açores (Degelius, 1941 ; Fytotek Database, 2005), la vallée du Danube en Autriche (Berger *et al.*, 1998), la chaîne Pontique en Turquie (Fytotek Database, 2005 ; présent travail) et le Caucase russe (Otte, 2001, 2004). Le présent travail permet d'ajouter les Pyrénées occidentales françaises ainsi que le Latium et le golfe de Trieste en Italie. Il est possible que ce taxon soit également présent en Croatie. Schuler (1902) cite, sous le nom de « *Physcia endochrysea* (Hmp.) Nyl. », des spécimens collectés en Istrie entre 50 et 150 m d'altitude, sur *Quercus*, et qui pourraient correspondre à *P. rubropulchra* (Ozimec, *in litt.*).

Écologie

Phaeophyscia rubropulchra a jusqu'alors été rencontré dans une quinzaine de localités, réparties dans douze communes du département des Pyrénées-Atlantiques. La plupart des localités se situent dans des bois frais de type chênaie-frênaie de l'étage collinéen atlantique, plus rarement dans des hêtraies hygrophiles atlantiques à la limite inférieure de l'étage montagnard (Fig. 10). Les altitudes s'échelonnent entre 345 et 775 m. Les sites sont typiquement des vallons boisés avec pâturage extensif en sous-bois. Ce lichen a été trouvé sur écorce peu acide, plus ou moins moussue, de troncs et branches d'arbres feuillus, d'arbustes ou de lianes. La nature et la fréquence des phorophytes sont les suivantes : *Corylus avellana* (dans 13 stations, sur un total de 20), *Fagus sylvatica* (6 stations), *Fraxinus excelsior* (5 stations), *Acer campestre* (4 stations), *Ulmus glabra* (3 stations), *Tilia cordata* (2 stations), *Crataegus monogyna* (1 station), *Sambucus nigra* (1 station), *Hedera helix* (1 station). Dans les Pyrénées, ce *Phaeophyscia* est fréquemment associé à *P. pusilloides*. Il a également été trouvé associé avec *Lepotogium cyanescens* (Rabenh.) Körb., *L. hibernicum*, *L. saturninum* (Dicks.) Nyl., *Normandina pulchella* (Borrer) Nyl., *Parmeliella triptophylla*, *P. testacea* et *Phaeophyscia endophoenicea* (Harm.) Moberg. Les spécimens pyrénéens ont une écologie proche de celle indiquée pour ce lichen en Amérique du Nord (Brodo *et al.*, 2001 ; Fytotek Database, 2005 ; Ladd, 2002) ou dans le Caucase (Otte, 2001, 2004) : espèce essentiellement corticole sur arbres feuillus (*Acer*, *Aesculus*, *Betula*, *Cornus*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Juglans*, *Liriodendron*, *Ostrya*, *Platanus*, *Populus*, *Quercus*, *Salix*, *Tilia* et *Ulmus* en Amérique du Nord ; *Alnus*, *Carpinus* et *Fagus* dans le Caucase), plus rarement muscicole ou saxicole, non héliophile et plutôt forestier. Sa fréquente association avec *P. pusilloides* transparaît également des données de la littérature (*e.g.* Eckhoff & Wiersma, 2002 ; Lendemmer, 2004b ; Otte, *loc. cit.* ; Peck *et al.*, 2004 ; Poelt, 1971 ; Washburn & Culley, 2006).

Commentaires

Trois *Phaeophyscia* sorédiés à médulle colorée, au moins partiellement, en orange existent en Europe : *P. endophoenicea*, *P. rubropulchra* et *P. stiriaca* (Poelt) Clauzade & Cl. Roux. *Phaeophyscia endophoenicea* est un taxon bien

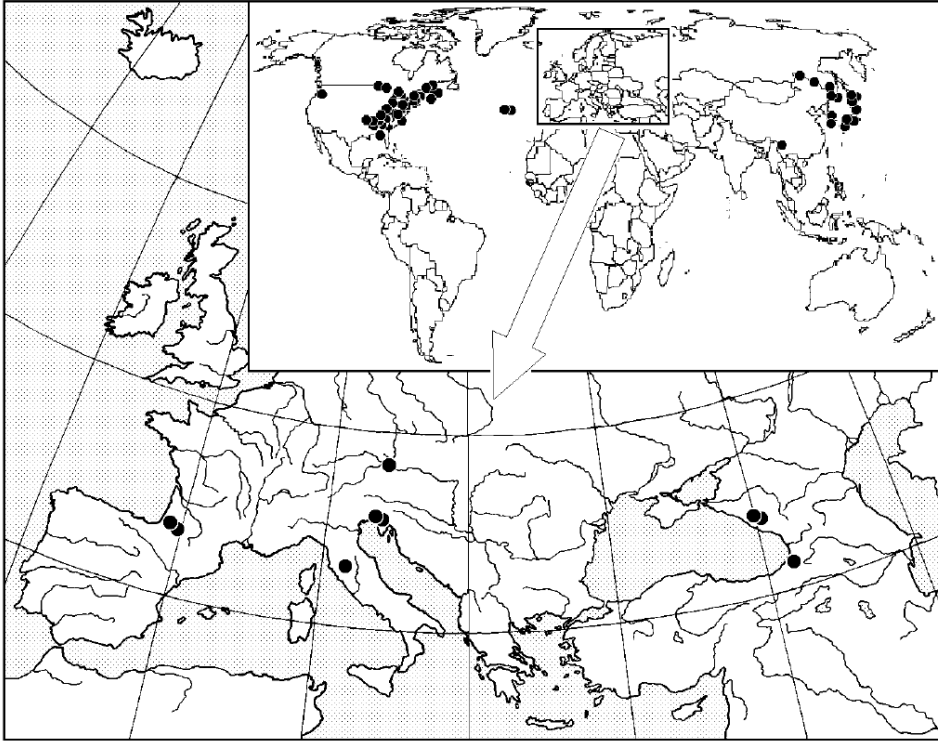


Fig. 9. Répartition mondiale et européenne de *Phaeophyscia rubropulchra* [d'après Berger *et al.* (1998), Esslinger (1977), Fytotek Database (2005), Kashiwadani (1975), Moberg (1995), Neitlich & McCune (1997), Otte (2001, 2004), Park (1990), Thomson (1963) et le présent travail]. Un seul symbole peut représenter plusieurs localités proches.

répandu dans les Pyrénées (obs. pers.) et l'hypothèse que les spécimens pyrénéens déterminés comme *P. rubropulchra* ne soient qu'une forme de cette espèce se développant dans des milieux ombragés et très humides a été envisagée (Moberg, *in litt.*). Au moins deux arguments plaident à l'encontre de cette hypothèse : (1) la présence constante de deux acides gras chez *P. rubropulchra* (cf. CCM réalisées ; Dey, 1978 ; Esslinger, *in litt.*) et leur absence, tout aussi constante, chez *P. endophoenicea* (cf. CCM réalisées) ; (2) l'observation, à deux reprises, de la coexistence de thalles des deux espèces se développant sur le même tronc de *Fraxinus excelsior* (n° 64.1223 et n° 64.1224) ou sur la même branche de *Corylus avellana* (n° 64.1331 et n° 64.1332). Soumis aux mêmes conditions environnementales, les thalles restent pourtant bien distincts et présentent une morphologie et une chimie soit de type *endophoenicea*, soit de type *rubropulchra*. Outre la différence relative aux métabolites secondaires, *P. endophoenicea* se distingue morphologiquement de *P. rubropulchra* par ses soralies plus nettement lab-riformes, ses sorédies de taille beaucoup plus réduite (Fig. 8) – la différence entre les diamètres moyens est hautement significative (test *Z* bilatéral, $n_1 = 60$, $n_2 = 60$, $Z = 6,7$, $P < 10^{-9}$) – ainsi que par son cortex supérieur plus épais (Fig. 11). Les ascospores ont également une morphologie différente [celles de *P. rubropulchra* sont de type *Pachysporaria* (Esslinger, 1978), alors que celles de

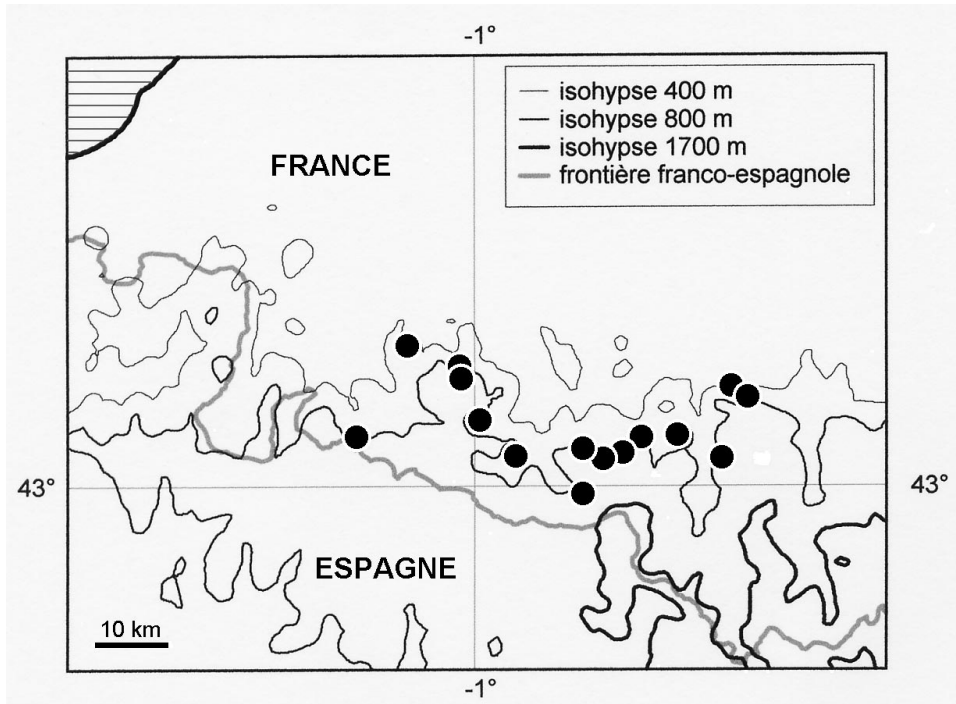


Fig. 10. Répartition de *Phaeophyscia rubropulchra* dans les Pyrénées occidentales françaises. Toutes les localités actuellement connues sont situées dans la région forestière du Front pyrénéen (typologie de l'Inventaire forestier national), à l'ouest de la vallée d'Ossau. Les isohypses 400, 800 et 1 700 m délimitent grossièrement les étages collinéen atlantique et montagnard sur le versant nord des Pyrénées occidentales (Dupias, 1985).

P. endophoenicea sont de type *Physcia* (obs. pers.)), mais jusqu'alors aucun thalle fertile de *P. rubropulchra* n'a été découvert en France. Dans les Pyrénées occidentales, les deux taxons n'ont pas la même répartition altitudinale. *Phaeophyscia endophoenicea* se trouve à une altitude moyenne significativement plus élevée que *P. rubropulchra* (986 m vs 499 m ; test unilatéral de Wilcoxon-Mann-Whitney, $n_1 = 16$, $n_2 = 19$, $U = 16$, $P < 0,001$) ; *P. endophoenicea* est donc plutôt un lichen de l'étage montagnard, *P. rubropulchra* plutôt un lichen de l'étage collinéen atlantique. D'après le protologue (Poelt, 1973) et l'échantillon examiné, le taxon *Phaeophyscia stiriaca* des Alpes orientales (Hafellner & Türk, 2001 ; Poelt, *loc. cit.*) se différencie de *P. rubropulchra* par ses soralies terminales distinctement labrifformes, ses sorédies plus petites (Fig. 8), sa médulle blanche pigmentée de rouge orangé uniquement dans sa partie inférieure, sa face inférieure d'abord blanchâtre puis brun plus ou moins foncé avec par endroits quelques taches orangées et enfin, si l'on se réfère à l'échantillon autrichien examiné et chromatographié, par ses métabolites secondaires dépourvus d'acides gras.

Spécimens examinés

Phaeophyscia rubropulchra

AUTRICHE : **Oberösterreich** : Schlögener Schlinge, *F. Berger* 9447, det. R. Moberg, 03-XII-1995 [UPS, spécimen cité dans Berger *et al.* (1998)] [CCM].

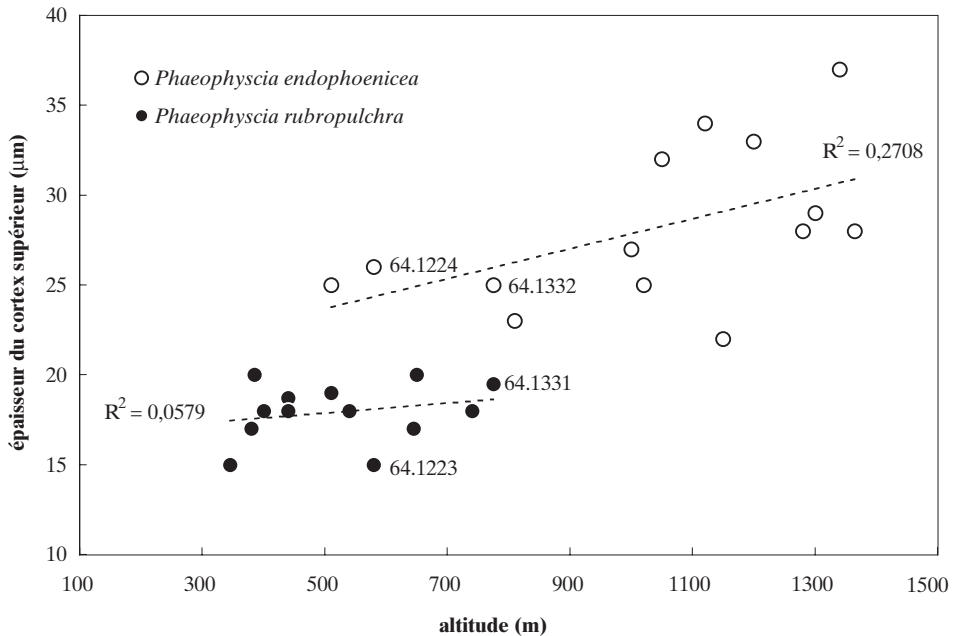


Fig. 11. Épaisseurs comparées du cortex supérieur de thalles de *P. endophoenicea* et de *P. rubropulchra* collectés à différentes altitudes dans les Pyrénées. Chaque point correspond à la moyenne de trois mesures d'épaisseur effectuées sur un même thalle. Les échantillons 64.1223 et 64.1224 cohabitaient sur le même tronc, les échantillons 64.1331 et 64.1332 sur la même branche. À des altitudes ou dans des conditions environnementales similaires, le cortex supérieur de *P. rubropulchra* est toujours plus mince que celui de *P. endophoenicea*.

ÉTATS-UNIS : **Indiana** : Parke, Turkey Run, *G. Carlin* 82-68, 25-VII-1982 (UPS) [CCM]. **Michigan** : Cheboygan, N of Burt Lake, Reece's Bog, *L. Tibell* 7401, 19-VIII-1977 (UPS) [CCM]. **Minnesota** : Lake Co., Beaver Bay, Beaver River just above entry into Lake Superior, *T.L. Esslinger* 11426, 30-IX-1989 (hb. Masson) [CCM]. **New Hampshire** : Coos Co., White Mountains national forest, Dolly Copp Campground, *T.L. Esslinger* 9720, 19-VIII-1986 (hb. Masson) [CCM].

FRANCE : **Pyrénées-Atlantiques** : Alçay-Alçabéhéty-Sunharette, vallon d'Aza-léguy, *D. Masson* 64.2417, 18-V-2007 (Hb. Masson) [CCM]; Arette, Cam-dét-Ragutio, *D. Masson* 64.2111, 14-II-2006 (hb. Masson); Arette, Saudiat, *D. Masson* 64.1222, 15-IX-2001, détermination confirmée par T.L. Esslinger (hb. Masson, hb. Esslinger) [CCM]; Estérençuby, sources de la Nive, *D. Masson* 64.1225, 23-IX-2000 (hb. Masson, UPS); Gamarthe, Halzako erréka, *D. Masson* 64.1343, 17-VI-2005 (hb. Masson) [CCM]; Lanne, arrec d'Aygonce, *D. Masson* 64.1335 / 64.1336 / 64.1339, 09-VI-2005 (hb. Masson) [CCM]; Lanne, arrec de Ritchole, *D. Masson* 64.1331, 09-VI-2005 (hb. Masson) [CCM]; Larrau, Etchélu, *D. Masson* 64.1218, 10-VIII-2001 (hb. Masson) [CCM]; Larrau, moulin Parapolatzé, *D. Masson* 64.1219, 10-VIII-2001 (hb. Masson) [CCM]; Lourdios-Ichère, arrec de Laüinde, *D. Masson* 64.2112 / 64.2113 / 64.2114, 15-II-2006 (hb. Masson) [CCM]; Musculdy, haut vallon de la Bidouze, *D. Masson* 64.1226, 18-V-2001 (hb. Masson, UPS); Oloron-Sainte-Marie, vallon de Nécorre, *D. Masson* 64.2369, 06-XI-2006 (hb. Masson); Oloron-Sainte-Marie, vallon de l'Ourtau, *D. Masson* 64.2350 / 64.2352 / 64.2363, 06-XI-2006 (hb. Masson) [CCM]; Sainte-Engrâce, Ehujarré, *D. Masson* 64.1221, 12-VI-2002, détermination confirmée par T.L. Esslinger (hb. Masson, hb. Esslinger) [CCM]; Sainte-Engrâce, Ibarborda, *D. Masson* 64.1223, 12-VI-2002 (hb. Masson) [CCM]; Saint-Just-Ibarre, gorges de

la Bidouze, *J. Vivant s.n.*, 17-XII-1970 (hb. Vivant, sous « *P. endophoenicea* ») ; Saint-Just-Ibarre, Ur Belcha, *D. Masson 64.1220*, 07-VI-2001 (hb. Masson) [CCM] ; Sarrance, vallon de l'Aygue Bère, *D. Masson 64.2306*, 29-IX-2006 (hb. Masson) [CCM].

ITALIE : **Friuli** : prov. Udine, Muzzana del Turgnano, bosco Coda di Manin, *A Gambera s.n.*, 07-XII-2001 (TSB, n° 34305) [CCM]. **Lazio** : prov. Viterbo, lago di Mezzano, *M. Tretiach s.n.*, 19-26-VIII-1993 (TSB, n° 17681) [CCM]. **Venezia Giulia** : prov. Trieste, Slivia, Carso Triestino, *M. Tretiach s.n.*, 28-IV-1991 (TSB, n° 15415).

TURQUIE : **Rize** : Kaçkar Mts, Ayder, *A. Guttová, J. Halde, Z. Palice & C. Printzen s.n.*, 01-VII-2001 (UPS) [CCM].

Phaeophyscia endophoenicea (sélection)

FRANCE : **Alpes-Maritimes** : Saint-Vallier-de-Thiery, Le Ponadiou, *D. Masson 06.1214*, 28-VII-2001 (hb. Masson) [CCM]. **Ariège** : Le Port, étang de Lers, *D. Masson 09.1285*, 25-VIII-2004 (hb. Masson). **Lozère** : Barre-des-Cévennes, L'Hermet, *D. Masson 48.1215*, 26-IV-2002 (hb. Masson) [CCM]. **Pyrénées-Atlantiques** : Banca, forêt d'Hayra, *D. Masson 64.2270*, 12-VI-2001 (Hb. Masson) ; Bilhères, bois de Bergouets, *D. Masson 64.2059*, 18-XII-2005 (hb. Masson) [CCM] ; Bilhères, chapelle de Houndas, *D. Masson 64.2060*, 18-XII-2005 (hb. Masson) ; Lanne, arrec de Ritchole, *D. Masson 64.1332*, 09-VI-2005 (hb. Masson) [CCM] ; Larrau, forêt d'Irati, *D. Masson 64.1211 / 64.2268 / 64.2269*, VII-1999 & VIII-2001 (hb. Masson) [CCM] ; Laruns, vallée d'Ossau entre les Eaux-Chaudes et Gabas, *J.-M. Houmeau 85-3/C12*, 29-III-1985 [hb. Houmeau, spécimen cité dans Houmeau & Roux (1991)] ; Lecumberry, forêt d'Irati, *D. Masson 64.1213 / 64.2267*, VII-1999 (hb. Masson) [CCM] ; Mendive, Iratiko erréka, *D. Masson 64.1212*, 11-III-2000 (hb. Masson) [CCM] ; Osse-en-Aspe, Labays, *D. Masson 64.2122*, 13-II-2006 (hb. Masson) ; Sainte-Engrâce, Ibarborda, *D. Masson 64.1224*, 12-VI-2002 (hb. Masson) [CCM]. **Hautes-Pyrénées** : Gèdre, forêt de Barrada, *D. Masson 65.1216*, 11-II-2000 (hb. Masson) [CCM]. **Haute-Savoie** : Onnion, Le Rogin, *D. Masson 74.1217*, 22-VIII-2001 (hb. Masson) [CCM].

ITALIE : **Abruzzi** : prov. L'Aquila, Gole del Sagittario below Villalago, *P.L. Nimis & M. Tretiach s.n.*, 11-VIII-1996 (TSB, n° 25252) [CCM]. **Liguria** : prov. Genova, Parco regionale d'Aveto, laghi delle Agoraie, *M. Tretiach s.n.*, 20-VI-1998 (TSB, n° 31082) [CCM]. **Puglia** : prov. Foggia, Gargano, Foresta Umbra, *P.L. Nimis & M. Tretiach s.n.*, 05-IV-1996 (TSB, n° 23030) [CCM].

Phaeophyscia stiriaca

AUTRICHE : **Steiermark** : Grazer Bergland, nördlichster Teil des Krainzgrabens W Großstübing, Bez. Graz-Land, *J. Poelt s.n.*, det. J. Poelt, 19-II-1995 (UPS) [CCM].

***Pyxine sorediata* (Ach.) Mont. (1842)**

basionyme : *Lecidea sorediata* Ach. (1814)

synonymes : *Physcia endochrysoides* Nyl. (1875) ; *Pyxine endochrysoides* (Nyl.) Degel. (1941) ; *Physcia interpallens* Nyl. (1898)

Description des spécimens pyrénéens

Thalle foliacé appliqué (Fig. 2), en rosette irrégulière, atteignant 8 cm dans sa plus grande dimension ; thalles fréquemment coalescents entre eux, les « colonies » ainsi formées pouvant atteindre 20 cm de diamètre. Lobes imbriqués, ramifiés irrégulièrement, longs de 1 à 3 mm et larges de 0,7 à 1,5 mm, à extrémités arrondies. Face supérieure d'un gris cendré légèrement bleuté, plane ou plus fréquemment concave, particulièrement à l'extrémité des lobes. Pseudocyphelles blanches, marginales, exceptionnellement laminales. Pruline blanche ponctiforme, localisée à l'extrémité des lobes. Sorales marginales se développant à partir des pseudocyphelles et devenant plus ou moins capitiformes. Sorédies granuleuses, de 50-65-90 µm de diamètre, de couleur blanc bleuté. Face inférieure noire, crème ou grisâtre à l'extrémité des lobes. Rhizines minces et longues (jusqu'à 3 mm), plus ou

moins fasciculées, noires à pointe parfois claire dans la partie centrale, grises ou crèmes à l'extrémité des lobes. Médulle d'un jaune plus ou moins orangé. Apothécies lécidéines à disque noir non pruineux et marge noire, laminales, sessiles, atteignant 1,3 mm de diamètre, à stipe interne orange. Ascospores ellipsoïdales, brunes, uniseptées, à paroi épaisse aux extrémités, de type *Dirinaria*, de 15-17,4-20 × 6-7,4-9 µm (n = 40). Cortex supérieur paraplectenchymateux, de 30 à 48 µm d'épaisseur ; cortex inférieur prosoplectenchymateux, de 14 à 30 µm d'épaisseur.

Chimie : Réactions colorées : cortex K± jaune, UV- ; médulle K-, C-, Pd- ; épithécium K+ pourpre ; faux-tissu du stipe interne proche de l'hypothécium K+ rouge. CCM : atranorine en quantité plus ou moins importante, au moins 11 terpénoïdes et au moins 4 pigments.

Répartition

Ce lichen est présent sur tous les continents, hormis l'Antarctique : Amérique du Nord (surtout la partie orientale), Amérique du Sud, Macaronésie, Europe, Afrique australe et orientale, Asie centrale, péninsule indienne, Extrême-Orient, Australie, Mélanésie (Aptroot, 1987 ; Brodo *et al.*, 2001 ; Degelius, 1941 ; Fytotek Database, 2005 ; Kalb, 1987, 2002 ; Moberg, 2004b ; Swinscow & Krog, 1988). En Europe, les mentions de *Pyxine sorediata* sont peu nombreuses et le plus souvent anciennes : Massif central français, Latium en Italie, Bohême et Transylvanie (Fig. 12). Le présent travail permet d'ajouter les Pyrénées françaises et l'île de la Réunion (océan Indien).

Écologie

Les spécimens pyrénéens ont été découverts dans trois localités du Pays basque situées dans des vallons humides et à des altitudes comprises entre 380 et 530 m. Ils s'y développent sur des troncs et branches moussus (*Corylus avellana* et surtout *Fagus sylvatica*) dans des forêts atlantiques caducifoliées (chênaie-frênaie, hêtraie). Des thalles fertiles ont été trouvés dans le houppier d'un hêtre, entre 14 et 20 m de hauteur. Il s'agit semble-t-il du premier cas de reproduction sexuée signalé en Europe pour cette espèce (Moberg, 1983). Dans les trois localités, les macrolichens associés (*Cetrelia cetrarioides* s.l., *Heterodermia japonica*, *H. speciosa* (Wulfen) Trevis., *Lobaria pulmonaria*, *L. scrobiculata* (Scop.) DC., *Parmotrema crinitum*, etc.) sont caractéristiques du *Lobarion pulmonariae*. L'échantillon du Puy-de-Dôme, ancienne et unique donnée française non pyrénéenne (Moberg, 1983), a également été collecté sur écorces (Harmand, 1909 – sous le nom de « *Physcia interpellens* »).

L'écologie de ce lichen dans les Pyrénées est en accord avec les données de la littérature, en particulier celles relatives à la zone tempérée (e.g. Brodo *et al.*, 2001 ; Dey, 1978 ; Gowan & Brodo, 1988 ; Ladd, 2002 ; Lendemmer, 2006 ; Park, 1990). Ainsi, dans le Caucase, il se comporte apparemment comme dans les Pyrénées : il a été trouvé sur *Fagus sylvatica* subsp. *orientalis* dans des hêtraies de vallées montagnardes, entre 900 et 1 100 m d'altitude (Otte, 2001, 2004). Il s'agit d'une espèce corticole (surtout sur feuillus, beaucoup plus rarement sur conifères), saxicole ou muscicole, hygrophile, ombrophile, sylvatique.

Pyxine sorediata est un lichen qui semble très rare en Europe (Sérusiaux, 1989a), alors qu'il est beaucoup plus commun et répandu dans la partie orientale de l'Amérique du Nord (Brodo *et al.*, 2001 ; Flenniken, 1999 ; Ladd, 2002).

Commentaires

Pyxine sorediata est caractérisé par son cortex supérieur dépourvu de lichexanthone, la présence de pseudocyphelles marginales bien visibles, de

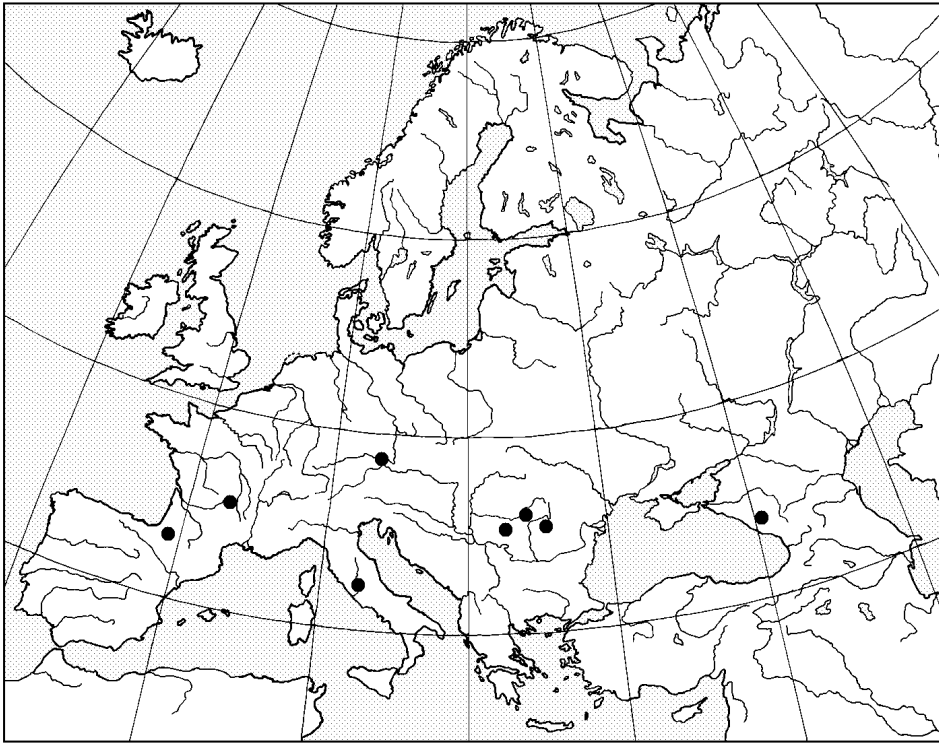


Fig. 12. Répartition européenne de *Pyxine soreidiata* [d'après Kanz *et al.* (2005), Moberg (1983), Nimis (1993), Otte (2004) et le présent travail]. Un seul symbole peut représenter plusieurs localités proches.

soralies marginales, de pruine ponctiforme à l'extrémité des lobes et sa médulle colorée en jaune orangé. L'espèce *P. subcinerea* Stirt., également présente en Europe [Portugal et Italie (Breuss, 1989 ; Nimis, 1993)], se distingue principalement par la présence de lichexanthone dans le cortex supérieur, une combinaison de terpénoïdes différente et une pruine, lorsqu'elle est présente, formant des taches plus ou moins étendues sur la face supérieure (Amtoft, 2002 ; Kalb, 2002 ; Moberg, 1983). La confusion avec *Physconia enteroxantha* (Nyl.) Poelt est également possible, mais ce taxon possède une face supérieure davantage brunâtre, des rhizines distinctement squarreuses et a un chimisme complètement différent (présence d'acide sécalonique A en quantité variable ; Esslinger, 2002).

Spécimens examinés

ÉTATS-UNIS : **Tennessee** : Blount Co., Great Smoky Mts. National Park, Cades Cove, SW of Gregory's Cave, *A. Nordin* 4073, 12-V-1995 (UPS) [CCM].

FRANCE : **Pyénées-Atlantiques** : Alçay-Alçabéhéty-Sunharette, vallon d'Azaléguy, *D. Masson* 64.2428 à 64.2437 / 64.2439 / 64.2440, 18-V-2007 (hb. Masson, LG, MARSSJ) [CCM] ; Larrau, vallon d'Etchélu, *D. Masson* 64.2348 / 64.2349, 10-VIII-2001 (hb. Masson) [CCM] ; Saint-Just-Ibarre, vallon de la Bidouze, *D. Masson* 64.2347, 07-VI-2001 (hb. Masson). **Réunion** : La Possession, cirque de Mafate, sentier Scout, *D. Masson* 974.1713, 24-VII-2005 (hb. Masson) [CCM].



Fig. 13. Répartition européenne de *Leptogium corticola* [d'après Hafellner & Türk (2001), John & Breuss (2004), Jørgensen & James (1983), Masson (2001), Nimis (1993, 2003), Nimis & Tretiach (1993), Puntillo (1996)]. Un seul symbole peut représenter plusieurs localités proches.

RUSSIE : Touva : South Siberia Mts, Todginskaya valley, vicinity of Toorokhem village, *T. Omyukova 10, det. R. Moberg, 27-VII-1995* (UPS) [CCM].

Intérêt biogéographique

Au-delà de l'intérêt floristique, la présence de ces cinq macrolichens dans les forêts caducifoliées des Pyrénées-Atlantiques mérite une approche biogéographique, même si elle reste en grande partie conjecturale. Tous les cinq sont rares, sinon très rares, dans le sud-ouest de l'Eurasie. En revanche, ils sont plus fréquents, voire communs pour les *Physciaceae*, dans les forêts mélangées caducifoliées et les forêts mixtes de la partie orientale de l'Amérique du Nord (e.g. Brodo, 1968 ; Dey, 1978 ; Eckhoff & Wiersma, 2002 ; Gowan & Brodo, 1988 ; Harris & Lendemer, 2005 ; Kaucher & Snider, 1982 ; Ladd, 2002 ; Lendemer, 2006 ; Manierre, 1999). Tous se rencontrent également dans les forêts tempérées d'Extrême-Orient. Le même type de distribution et d'écologie se retrouve chez deux autres macrolichens, eux aussi rares en Europe et récemment découverts dans les Pyrénées occidentales françaises : *Leptogium corticola* (Taylor) Tuck. (Masson, 2001) et *Cetrelia chicitae* (W.L. Culb.) W.L. Culb. & C.F. Culb. (Culbertson, 1972 ; Masson, inédit ; Randlane & Saag, 2004). Ces taxons présentent une répartition européenne assez similaire (figures 4, 5, 9, 12 et 13), c'est-à-dire disjointe d'une part et comprenant d'autre part, pour l'essentiel, les péninsules

ibériques et italiennes, les Alpes orientales et la région Pontique. Cette distribution coïncide en grande partie avec ce qui est connu de la localisation de refuges glaciaires quaternaires de ligneux caducifoliés en Europe (e.g. Carcaillet & Vernet, 2001 ; Huntley & Birks, 1983 ; Krebs *et al.*, 2004 ; Magri *et al.*, 2006 ; Petit *et al.*, 2002 ; Willis, 1996). En l'état actuel des connaissances chorologiques, tous ces constats conduisent à l'hypothèse d'une présence relictuelle de ces lichens, en Europe d'une manière générale et dans les Pyrénées occidentales en particulier. Même s'il est impossible d'exclure totalement une dispersion de propagules à longue distance, le statut relictuel semble davantage compatible avec, par exemple, la présence de la totalité des sept taxons dans le même massif pyrénéen (massif des Arbailles dans le Pays basque). Les milieux fermés que constituent les forêts fréquentées par ces espèces ne sont pas, *a priori*, spécialement propices à la dissémination à grande distance de diaspores de taille relativement importante comme les isidies de *L. laceroides*, les sorédies granuleuses des deux *Phaeophyscia* et de *Pyxine sorediata*, et les grosses spores de *A. palmulata*. De récentes études ont d'ailleurs montré que divers lichens foliacés épiphytes du *Lobarion*, inféodés aux vieilles forêts climaciques, présentaient des capacités de dispersion limitées (Hilmo, 2002 ; Scheidegger *et al.*, 1998 ; Sillett & Goward, 1998 ; Sillett *et al.*, 2000). Enfin, dans le cas d'une dissémination par des spores, l'établissement de la symbiose lichénique après germination dans un site favorable nécessite la présence de l'algue associée dans le milieu colonisé. Or il apparaît que les *Physciaceae* foliacés, et notamment les taxons du genre *Anaptychia*, semblent très sélectifs dans leur association avec leur photosymbiote du genre *Trebouxia* (Helms, 2003). L'hypothèse alternative d'une introduction relativement récente de propagules via celle de plants d'origine nord américaine d'essences utilisées en sylviculture dans le sud-ouest de la France (*Quercus rubra* L. et *Liriodendron tulipifera* L. pour l'essentiel) ne semble guère vraisemblable. Pour reprendre le cas remarquable du massif des Arbailles, ce dernier est vierge de ce type d'introduction (Étchepare, com. pers.).

La présence de cet ensemble de lichens sylvatiques, si elle est bien de nature relictuelle, est un argument supplémentaire en faveur de la possible existence d'une zone de refuge glaciaire pléistocène pour des milieux forestiers caducifoliés dans la partie la plus occidentale des Pyrénées (Pays basque) et/ou dans les vallées littorales des monts Cantabriques (Iriarte *et al.*, 2005 ; Magri *et al.*, 2006 ; Michel, 2005 ; Uzquiano, 1992).

Compte tenu de la distribution mondiale d'*Anaptychia palmulata*, Kurokawa (1972, 1973) a proposé de le considérer comme une relique tertiaire. Ce statut a également été suggéré pour *Anzia* sect. *Anzia* Yoshim., autre taxon principalement corticole et lié aux forêts tempérées feuillues de l'hémisphère Nord et qui possède ce même type d'aire disjointe : Amérique du Nord orientale et Asie orientale pour les représentants actuels et présence fossile (à l'Éocène) en Europe (Rikkinen & Poinar, 2002 ; Yoshimura, 1987). Ce genre de disjonction, bien connu en phytogéographie, est classiquement interprété comme caractéristique de taxons liés à la forêt caducifoliée arctotertiaire, largement répandue aux latitudes septentrionales au Cénozoïque, dont la fragmentation progressive sous l'influence de phénomènes géologiques et climatiques (refroidissement et augmentation de l'aridité) ainsi que son évolution plus ou moins complexe (via des migrations multiples par exemple) sont à l'origine des forêts tempérées caducifoliées actuelles d'Amérique du Nord, d'Europe et d'Asie orientale (Graham, 1993 ; Mai, 1989 ; Tallis, 1991). *Phaeophyscia rubropulchra* possède probablement une histoire analogue vu sa répartition contemporaine. L'aire holarctique de *P. adiastrum* présente le même type de disjonction mais ce lichen est également

présent en Afrique orientale et australe. Une répartition fort similaire est observée chez *Fuscopannaria leucosticta* (Tuck.) P.M. Jørg., espèce elle aussi corticole, forestière, et relique tertiaire vraisemblable (Jørgensen & Sipman, 2007). Pour *Leptogium laceroides* et *Pyxine sorediata* la situation est plus complexe car outre la zone holarctique, leur aire géographique comprend également la zone inter-tropicale où ils y sont largement répandus. On peut remarquer que leur distribution relictuelle européenne – comprenant en particulier les Pyrénées occidentales – tout comme leur affinité tropicale sont analogues à celles de la flore lichénique foliicole d'Europe méridionale, présumée être, en grande partie, une flore relique tertiaire (Puntillo *et al.*, 2000 ; Sérusiaux, 1989b).

Remerciements. Je remercie vivement T.L. Esslinger (Fargo) pour la vérification de l'identité des *Phaeophyscia* et celle de *Anaptychia* ainsi que pour les échantillons et les informations généreusement transmis. Ma reconnaissance s'adresse également à P.M. Jørgensen (Bergen) pour la vérification de l'identité du *Leptogium*, à C. Coste (Castres), C. Roux (Mirabeau) et E. Sérusiaux (Liège) pour m'avoir fait bénéficier de leurs commentaires sur des versions préliminaires du manuscrit, à J.-M. Houmeau (Parthenay), R. Moberg, A. Nordin (Uppsala), M. Tretiach (Trieste) et C.M. Wetmore (St Paul) qui m'ont communiqué des échantillons pour comparaison, à J. Hafellner (Graz) et S. Ozimec (Zagreb) qui m'ont procuré de la documentation, à J.-F. Etchepare (Trois-Villes) pour ses renseignements sur la forêt des Arbailles et enfin à la direction du Jardin botanique de Bordeaux pour son rôle efficace d'intermédiaire auprès des herbiers institutionnels.

RÉFÉRENCES

- AMTOFT A., 2002 — *Pyxine subcinerea* in the Eastern United States. *The Bryologist* 105 : 270-272.
- APTROOT A., 1987 — Pyxinaceae (Lichens). *Flora of the Guianas. Series E : Fungi and Lichens*, fasc. 1: 1-58.
- APTROOT A. & FEIJEN F.J., 2002 — Annotated checklist of the lichens and lichenicolous fungi of Bhutan. *Fungal Diversity* 11: 21-48.
- APTROOT A., DIEDERICH P., SÉRUSIAUX E. & SIPMAN H.J.M., 1997 — Lichens and lichenicolous fungi from New Guinea. *Bibliotheca Lichenologica* 64: 1-220.
- APTROOT A., SPARRIUS L.B. & LAI M.-J., 2002 — New Taiwan macrolichens. *Mycotaxon* 84: 281-292.
- ARAGÓN G., OTÁLORA M.A.G. & MARTÍNEZ I., 2005 — New data on the genus *Leptogium* (lichenized ascomycetes) in the Iberian Peninsula. *Nova Hedwigia* 80: 199-226.
- ARVIDSSON L. & WALL S., 1985 — Contribution to the lichen flora of Madeira. *The Lichenologist* 17: 39-49.
- AXELROD D.I., 1983 — Biogeography of oaks in the Arcto-Tertiary province. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 70: 629-657.
- BENNETT K.D., TZEDAKIS P.C. & WILLIS K.J., 1991 — Quaternary refugia of north European trees. *Journal of Biogeography* 18: 103-115.
- BERGER F., PRIEMETZHOFFER F. & TÜRK R., 1998 — Neue und seltene Flechten und lichenicole Pilze aus Oberösterreich, Österreich IV. *Beitrage zur Naturkunde Oberösterreichs* 6: 397-416.
- BOOM P.P.G. van den, APTROOT A. & van der KNAAP W.O., 1990 — New and interesting lichen records from Portugal. *Nova Hedwigia* 50: 463-472.
- BOOM P.P.G. van den, ETAYO J. & BREUSS O., 1995 — Interesting records of lichens and allied fungi from the western Pyrenees (France and Spain). *Cryptogamie, Bryologie-Lichénologie* 16: 263-283.
- BREUSS O., 1989 — Interessante Flechtenfunde aus Mittel- und Südeuropa. *Linzer Biologische Beitrage* 21: 591-600.
- BRODO I.M., 1968 — The lichens of Long Island, New York : a vegetational and floristic analysis. *New York State Museum & Science Service Bulletin* 410: i-x + 1-330.
- BRODO I.M., DURAN SHARNOFF D. & SHARNOFF S., 2001 — *Lichens of North America*. Yale University Press, New Haven & London, 795 p.

- BÜDEL B., MEYER A., SALAZAR N., ZELLNER H., ZOTZ G. & LANGE O.L., 2000 — Macrolichens of montane rain forests in Panama, Province Chiriquí. *The Lichenologist* 32: 539-551.
- CAMERON R.P. & RICHARDSON D.H.S., 2006 — Occurrence and abundance of epiphytic cyanolichens in protected areas of Nova Scotia, Canada. *Opuscula Philolichenum* 3 : 5-14.
- CARCAILLET C. & VERNET J.-L., 2001 — Comments on “The full-glacial forests of central and southeastern Europe” by Willis *et al.* *Quaternary Research* 55: 385-387.
- CHEN J.B. & WANG D.P., 1999 — The lichen family Physciaceae (Ascomycota) in China. I. The genus *Anaptychia*. *Mycotaxon* 73: 335-342.
- CULBERSON W.L., 1966 — Chemistry and taxonomy of the lichen genera *Heterodermia* and *Anaptychia* in the Carolinas. *The Bryologist* 69: 472-487.
- CULBERSON W.L., 1972 — Disjunctive distributions in the lichen-forming fungi. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 59: 165-173.
- DEGELIUS G., 1941 — Lichens from the Azores, mainly collected by Dr. H. Persson. *Göteborgs Kungl. Vetenskaps- och Vitterhets-Samhälles Handlingar*, Ser. B 1(7): 1-46
- DEY J.P., 1978 — Fruticose and foliose lichens of the high-mountain areas of the southern Appalachians. *The Bryologist* 81: 1-93.
- DUPIAS G., 1985 — *Végétation des Pyrénées. Notice détaillée de la partie pyrénéenne des feuilles 69 Bayonne - 70 Tarbes - 71 Toulouse - 72 Carcassonne - 76 Luz - 77 Foix - 78 Perpignan.* Éditions du CNRS, Paris, 209 p.
- ECKHOFF J.D. & WIERSMA G.B., 2002 — Baseline data for long-term forest vegetation monitoring at Bear brook watershed in Maine. *MAFES Technical Bulletin* 180 : 1-99 + annexes.
- ESSLINGER T.L., 1977 — Studies in the lichen family Physciaceae. I. A new North American species. *Mycotaxon* 5: 299-306.
- ESSLINGER T.L., 1978 — Studies in the lichen family Physciaceae. II. The genus *Phaeophyscia* in North America. *Mycotaxon* 7: 283-320.
- ESSLINGER T.L., 1994 — New species and new combinations in the lichen genus *Physconia* in North America. *Mycotaxon* 51: 91-99.
- ESSLINGER T.L., 2002 — *Physconia*. In : Nash III T.H., Ryan B.D., Gries C. & Bungartz F. (eds), *Lichen flora of the greater Sonoran desert region. Volume 1.* Lichens Unlimited, Arizona State University, Tempe, pp. 373-383.
- ESSLINGER T.L., 2004 — *Phaeophyscia*. In : Nash III T.H., Ryan B.D., Diederich P., Gries C. & Bungartz F. (eds), *Lichen flora of the greater Sonoran desert region. Volume 2.* Lichens Unlimited, Arizona State University, Tempe, pp. 403-414.
- ESSLINGER T.L., 2007 — A synopsis of the North American species of *Anaptychia* (Physciaceae). *The Bryologist* 110: 788-797.
- ETAYO J. & GÓMEZ-BOLEA A., 1992 — Estabilidad ecológica por medio de bioindicadores líquénicos en robledales de los Pirineos atlánticos. *Folia Botanica Miscelánea* 8: 61-75.
- ETAYO J., AGUIRRE B. & DIEDERICH P., 1993 — Interesting or new lichens from the Atlantic Pyrenees and the north of the Iberian Peninsula. II. *Nova Hedwigia* 57: 179-194.
- FLENNIKEN D.G., 1999 — *The macrolichens in West Virginia.* Carlisle Printing, Sugarcreek, 231 p.
- FYTOTEK DATABASE, 2005 — <http://www-hotel.uu.se/evolmuseum/fytotek/index>. Consulté le 27-XII-2005.
- GALLOWAY D.J., 1999 — Notes on the lichen genus *Leptogium* (Collembataceae, Ascomycota) in New Zealand. *Nova Hedwigia* 69: 317-355.
- GALLOWAY D.J. & JØRGENSEN P.M., 1995 — The lichen genus *Leptogium* (Collembataceae) in southern Chile, South America. In : Daniels F.J.A., Schulz M. & Peine J. (eds), *Flechten Follmann. Contributions to lichenology in honour of Gerhard Follmann.* Botanical Institute, University of Cologne, pp. 227-247.
- GIRALT M. & MAYRHOFER H., 1995 — Some corticolous and lignicolous species of the genus *Rinodina* (lichenized Ascomycetes, Physciaceae) lacking secondary lichen compounds and vegetative propagules in Southern Europe and adjacent regions. *Bibliotheca Lichenologica* 57: 127-160.
- GOWAN S.P. & BRODO I.M., 1988 — The lichens of Fundy National Park, New Brunswick, Canada. *The Bryologist* 91: 255-325.
- GRAHAM A., 1993 — History of the vegetation : Cretaceous (Maastrichtian) - Tertiary. In : Flora of North America Editorial Committee (ed.), *Flora of North America north of Mexico, vol. 1.* Oxford University Press, New York, pp. 57-70.
- HAFELLNER J. & TÜRK R., 2001 — Die lichenisierten Pilze Österreichs - eine Checkliste des bisher nachgewiesenen Arten mit Verbreitungsangaben. *Stapfia* 76: 3-167.
- HALE M.E., 1956 — Studies on the chemistry and distribution of North American lichens (6-9). *The Bryologist* 59: 114-117.
- HARMAND J., 1909 — *Lichens de France. Phylloclés.* P. Klincksieck, Paris, 483-755.

- HARRIS R.C. & LENDEMER J.C., 2005 — Contributions to the lichen flora of Pennsylvania: a checklist of lichens collected during the first Howard Crum bryological workshop, Delaware Water Gap National Recreation Area. *Opuscula Philolichenum* 2: 1-10.
- HELMS G.W.F., 2003 — *Taxonomy and symbiosis in associations of Physciaceae and Trebouxia*. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Biologischen Fakultät der Georg-August Universität Göttingen, 155 p.
- HILMO O., 2002 — Growth and morphological response of old-forest lichens transplanted into a young and an old *Picea abies* forest. *Ecography* 25: 329-335.
- HOUMEAU J.-M. & ROUX C., 1991 — Contribution à l'étude des lichens et des champignons lichénicoles des Pyrénées. *Bulletin de la Société botanique du Centre-Ouest*, N.S., 22: 545-556.
- HUNTLEY B. & BIRKS H.J.B., 1983 — *An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0 - 13000 years ago*. Cambridge University Press, Cambridge, 667 p.
- IRIARTE M.J., GÓMEZ-ORELLANA L., MUÑOZ SOBRINO C., RAMIL-REGO P. & ARRIZABALAGA A., 2005 — La dinámica de la vegetación en el NW peninsular durante la transición del Paleolítico Medio al Paleolítico Superior. *Museo de Altamira. Monografías* 20: 231-253.
- JOHN V. & BREUSS O., 2004 — Flechten der östlichen Schwarzmeer-Region in der Türkei (BLAM-Exkursion 1997). *Herzogia* 17: 137-156.
- JØRGENSEN P.M., 1997 — Further notes on hairy *Leptogium* species. *Symbolae Botanicae Upsalienses* 32: 113-130.
- JØRGENSEN P.M. & JAMES P.W., 1983 — Studies on some *Leptogium* species of Western Europe. *The Lichenologist* 15: 109-125.
- JØRGENSEN P.M. & NASH III T.H., 2004 — *Leptogium*. In: Nash III T.H., Ryan B.D., Diederich P., Gries C. & Bungartz F. (eds), *Lichen flora of the greater Sonoran desert region. Volume 2*. Lichens Unlimited, Arizona State University, Tempe, pp. 330-350.
- JØRGENSEN P.M. & SIPMAN H.J.M., 2007 — The lichen *Fuscopannaria leucosticta* (Tuck.) P.M. Jørg. found in the tropics. *The Lichenologist* 39: 305-307.
- KALB K., 1987 — Brasilianische Flechten. 1. Die Gattung *Pyxine*. *Bibliotheca Lichenologica* 24: 1-89.
- KALB K., 2002 — *Pyxine*. In: Nash III T.H., Ryan B.D., Gries C. & Bungartz F. (eds), *Lichen flora of the greater Sonoran desert region. Volume 1*. Lichens Unlimited, Arizona State University, Tempe, pp. 437-441.
- KANZ B., DÜRHAMMER O. & PRINTZEN C., 2005 — Lichens and lichenicolous fungi of the Bavarian Forest. *Preslia* 77: 355-403.
- KASHIWADANI H., 1975 — The genera *Physcia*, *Physconia*, and *Dirinaria* (Lichens) of Japan. *Ginkgoana* 3: 1-77.
- KASHIWADANI H., OHMURA Y. & UMEZU Y., 1998 — Lichens of Mt. Hikosan and its adjacent area, Kyushu, Japan. *Memoirs of the National Science Museum*, Tokyo 30: 73-92.
- KASHIWADANI H., MOON K.H., INOUE M., THOR G. & KIM Y.S., 2002 — Lichens of the Cheju Island, Republic of Korea. I. The macrolichens. In: Kubodera T. *et al.* (eds), Proceedings of the 3rd and 4th Symposia on collection building and natural history studies in Asia and the Pacific rim. *National Science Museum Monographs* 22: 115-135.
- KAUCHER P.R. & SNIDER J.A., 1982 — The macrolichen flora of five Adams County nature preserves. *Ohio Journal of Science* 82: 302-305.
- KERGUÉLEN M., 1993 — *Index synonymique de la flore de France*. Secrétariat de la faune et de la flore, Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 196 p.
- KREBS P., CONEDERA M., PRADELLA M., TORRIANI D., FELBER M. & TINNER W., 2004 — Quaternary refugia of the sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.): an extended palynological approach. *Vegetation History and Archaeobotany* 13: 145-160.
- KUROKAWA S., 1962 — A monograph of the genus *Anaptychia*. *Beihefte zur Nova Hedwigia* 6: 1-115.
- KUROKAWA S., 1972 — Probable mode of differentiation of lichens in Japan and eastern North America. In: Graham A. (ed.), *Floristics and paleofloristics of Asia and eastern North America*. Elsevier, Amsterdam, pp. 139-146.
- KUROKAWA S., 1973 — Supplementary notes on the genus *Anaptychia*. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 37: 563-607.
- LADD D., 2002 — *Lichens of the lower Ozark region of Missouri and Arkansas*. Missouri Botanical Garden / Nature Conservancy Report to the Missouri Department of Conservation, Columbia.
- LENDEMER J.C., 2004a — Recent records of lichens in the local area (MD, NJ, PA) I. *Opuscula Philolichenum* 1: 9-20.
- LENDEMER J.C., 2004b — Lichens of Eastern North America Exsiccata. Fascicle III, n° 101-150. *Opuscula Philolichenum* 1: 41-54.

- LENDEMER J.C., 2006 — Contributions to the lichen flora of New Jersey : a preliminary checklist of the lichens of the Wharton State Forest. *Opuscula Philolichenum* 3: 21-40.
- MAGRI D., VENDRAMIN G.G., COMPS B., DUPANLOUP I., GEBUREK T., GÖMÖRY D., LATAŁOWA M., LITT T., PAULE L., ROURE J.M., TANTAU I., van der KNAAP W.O., PETIT R.J. & de BEAULIEU J.-L., 2006 — A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist* 171: 199-221.
- MAI D.H., 1989 — Development and regional differentiation of the European vegetation during the Tertiary. *Plant Systematics and Evolution* 162: 79-91.
- MANIERRE W.R., 1999 — Bryophytes and lichens of the Huron Mountain Club. Part II. Lichens. *Evansia* 16: 153-166.
- MASSON D., 2001 — *Hypotrachyna pseudosinuosa* et *Leptogium corticola*, deux lichens nouveaux pour la France. *Bulletin de la Société linnéenne de Bordeaux* 29: 185-193.
- MASSON D., 2005 — Taxinomie, écologie et chorologie des espèces françaises des genres *Hypotrachyna* et *Parmelinopsis* (Ascomycota lichénisés, Parmeliaceae). *Cryptogamie, Mycologie* 26: 205-263.
- MICHEL P., 2005 — Un repaire würmien d'hyènes des cavernes : la grotte d'Unikoté (Iholdy, Pyrénées-Atlantiques, France). *Museo de Altamira. Monografías* 20: 131-150.
- MILNE R.I., 2004 — Phylogeny and biogeography of *Rhododendron* subsection *Pontica*, a group with a tertiary relict distribution. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33: 389-401.
- MOBERG R., 1977 — The lichen genus *Physcia* and allied genera in Fennoscandia. *Symbolae Botanicae Upsalienses* 22: 1-108.
- MOBERG R., 1983 — Studies on Physciaceae (Lichens) II. The genus *Pyxine* in Europe. *The Lichenologist* 15: 161-167.
- MOBERG R., 1995 — The lichen genus *Phaeophyscia* in China and Russian Far East. *Nordic Journal of Botany* 15: 319-335.
- MOBERG R., 2002 — *Anaptychia*. *Nordic Lichen Flora* 2: 9-10.
- MOBERG R., 2004a — The lichen genus *Heterodermia* in Europe and the Macaronesian Islands. *Bibliotheca Lichenologica* 88: 453-463.
- MOBERG R., 2004b — Notes on foliose species of the lichen family Physciaceae in southern Africa. *Symbolae Botanicae Upsalienses* 34: 257-288.
- NEITLICH P.N. & McCUNE B., 1997 — Hotspots of epiphytic lichen diversity in two young managed forests. *Conservation Biology* 11: 172-182.
- NEWBERRY C.C. & St CLAIR L.L., 1991 — Additions to the lichen flora of Utah I. *The Bryologist* 94: 154-156.
- NIMIS P.L., 1993 — *The lichens of Italy. An annotated catalogue*. Museo Regionale di Scienze Naturali, Monografie XII, Torino, 897 p.
- NIMIS P.L., 2003 — *Checklist of the Lichens of Italy 3.0*. University of Trieste, Dept. of Biology, IN3.0/2. <http://dbiodbs.univ.trieste.it>
- NIMIS P.L. & TRETJACH M., 1993 — A contribution to lichen floristics in Italy. *Bollettino del Museo regionale di Scienze naturali di Torino* 11: 1-45.
- ORANGE A., JAMES P.W. & WHITE F.J., 2001 — *Microchemical methods for the identification of lichens*. British Lichen Society, 101 p.
- OTTE V., 2001 — Flechten und Moose im Gebiet des Bolschoi Tchtsch (NW-Kaukasus) – eine erste Übersicht, ergänzt durch einige von D. Benkert bestimmte Pezizales. *Feddes Repertorium* 112: 565-582.
- OTTE V., 2004 — Flechten, Moose und lichenicole Pilze aus dem nordwestlichen Kaukasus – erster Nachtrag. *Feddes Repertorium* 115: 155-163.
- OTTE V., 2007 — Flechten, lichenicole Pilze und Moose aus dem Nordwest-Kaukasus - zweiter Nachtrag. *Herzogia* 20: 221-237.
- OTTE V., ESSLINGER T.L. & LITERSKI B., 2002 — Biogeographical research on European species of the lichen genus *Physconia*. *Journal of Biogeography* 29: 1125-1141.
- OZENDA P. & CLAUZADE G., 1970 — *Les Lichens. Étude biologique et flore illustrée*. Masson et Cie, Paris, 801 p.
- PARK Y.S., 1990 — The macrolichen flora of South Korea. *The Bryologist* 93: 105-160.
- PECK J.E., GRABNER J., LADD D. & LARSEN D.R., 2004 — Microhabitat affinities of Missouri Ozarks lichens. *The Bryologist* 107: 47-61.
- PETIT R.J., BREWER S., BORDÁCS S., BURG K., CHEDDADI R., COART E., COTTRELL J., CSAIKL U.M., van DAM B., DEANS J.D., ESPINEL S., FINESCHI S., FINKELDEY R., GLAZ I., GOICOECHEA P.G., JENSEN J.S., KÖNIG A.O., LOWE A.J., MADSEN S.F., MÁTYÁS G., MUNRO R.C., POPESCU F., SLADE D., TABBENER H., de VRIES S.G.M., ZIEGENHAGEN B., de BEAULIEU J.-L. & KREMER A., 2002 — Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest Ecology and Management* 156: 49-74.

- POELT J., 1971 — Über einige für Nordamerika neue Flechten. *The Bryologist* 74: 154-158.
- POELT J., 1973 — *Physcia stiriaca* und *Physcia strigosa*, zwei neue Arten der Sect. *Obscura* aus dem südlichen Mitteleuropa. *Portugaliae Acta Biologica* (B) 12: 193-207.
- PUNTILLO D., 1996 — *I Licheni di Calabria*. Museo Regionale di Scienze Naturali, Monografie XXII, Torino, 229 p.
- PUNTILLO D., BRICAUD O. & SÉRUSIAUX E., 2000 — A further locality with foliicolous lichens in Italy, with taxonomical and ecological data on foliicolous lichens in Western Europe. *Cryptogamie, Mycologie* 21: 171-186.
- RANGLAND T. & SAAG A., 2004 — Distribution patterns of some primary and secondary cetrarioid species. *Symbolae Botanicae Upsalienses* 34: 359-376.
- RIKKINEN J. & POINAR G.O., 2002 — Fossilised *Anzia* (*Lecanorales*, lichen-forming *Ascomycota*) from European Tertiary amber. *Mycological Research* 106: 984-990.
- RIVAS-MARTÍNEZ S., SÁNCHEZ-MATA D. & COSTA M., 1999 — North american boreal and western temperate forest vegetation. *Itinera Geobotanica* 12: 3-311.
- ROSE F., 1998 — 47 *Anaptychia runcinata* (With.) Laundon. In : Seaward M.R.D. (ed.), *Lichen Atlas of the British Isles*. British Lichen Society, London.
- ROUX C., COSTE C., MASSON D. & BAUVET C., 2006 — Lichens et champignons lichénicoles du parc national des Cévennes (France). 3 – Les basses Cévennes. *Bulletin de la Société linnéenne de Provence* 57: 59-84.
- SCHEIDEGGER C., FREY B. & WALSER J.-C., 1998 — Reintroduction and augmentation of populations of the endangered *Lobaria pulmonaria*: methods and concepts. In : Kondratyuk S. & Coppins B. (eds), *Lobarion lichens as indicators of the primeval forests of the Eastern Carpathians*. Phytosociocentre, Kiev, pp. 33-52.
- SCHULER J., 1902 — Zur Flechtenflora von Fiume. *Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Clubs in Fiume* 6: 131-250.
- SELVA S.B., 1994 — Lichen diversity and stand continuity in the northern hardwoods and spruce-fir forests of northern New England and western New Brunswick. *The Bryologist* 97: 424-429.
- SÉRUSIAUX E., 1989a — Liste rouge des macrolichens dans la Communauté européenne. Institut de botanique, Liège, non paginé.
- SÉRUSIAUX E., 1989b — Foliiicolous lichens: ecological and chorological data. *Botanical Journal of the Linnean Society* 100: 87-96.
- SIERK H.A., 1964 — The genus *Leptogium* in North America north of Mexico. *The Bryologist* 67: 245-317.
- SILLETT S.C. & GOWARD T., 1998 — Ecology and conservation of *Pseudocyphellaria rainierensis*, a Pacific Northwest endemic lichen. In : Glenn M.G., Harris R.C., Dirig R. & Cole M.S. (eds), *Lichenographia Thomsoniana: North American lichenology in honor of John W. Thomson*. Mycotaxon Ltd, Ithaca, pp. 377-388.
- SILLETT S.C., McCUNE B., PECK J.E., RAMBO T.R. & RUCHTY A., 2000 — Dispersal limitations of epiphytic lichens result in species dependent on old-growth forests. *Ecological Applications* 10: 789-799.
- SWINSCOW T.D.V. & KROG H., 1988 — *Macrolichens of East Africa*. British Museum (Natural History), London, 390 p.
- TALLIS J.H., 1991 — *Plant community history. Long-term changes in plant distribution and diversity*. Chapman and Hall, London, 398 p.
- TCHABANENKO S.I., 2004 — Lichens of southern part of Sakhalin and Kurile islands. *Abstracts 5th IAL Symposium Lichens in Focus*, Tartu, August 16-21 2004.
- THOMSON J.W., 1963 — The lichen genus *Physcia* in North America. *Beihefte zur Nova Hedwigia* 7: 1-172.
- UZQUIANO P., 1992 — L'homme et le bois au Paléolithique en région Cantabrique, Espagne. Exemples d'Altamira et d'El Buxu. *Bulletin de la Société botanique de France* 139: 361-372.
- VIVANT J., 1988 — Les lichens des Pyrénées occidentales françaises et espagnoles. *Documents d'Écologie pyrénéenne* 5: 3-119.
- WASHBURN S.J. & CULLEY T.M., 2006 — Epiphytic macrolichens of the greater Cincinnati metropolitan area – part II: distribution, diversity and urban ecology. *The Bryologist* 109: 516-526.
- WILLIS K.J., 1996 — Where did all the flowers go? The fate of temperate European flora during glacial periods. *Endeavour* 20: 110-114.
- YOSHIMURA I., 1987 — Taxonomy and speciation of *Anzia* and *Pannoparmelia*. *Bibliotheca Lichenologica* 25: 185-195.
- YOSHIMURA I., 1998 — Lung lichens and their vegetation in Japan and the other regions. In : Kondratyuk S. & Coppins B. (eds), *Lobarion lichens as indicators of the primeval forests of the Eastern Carpathians*. Phytosociocentre, Kiev, pp. 53-63.

