

Une espèce nord-américaine de *Dermatocarpon* (*Verrucariaceae*) dans les Alpes françaises ?

A North American species of *Dermatocarpon* (*Verrucariaceae*) in the French Alps ?

Didier MASSON¹

¹ Vertevoye, 2860 route d'Irieu, F-40390 Saint-Martin-de-Seignanx ;
di.masson@wanadoo.fr

Résumé. Plusieurs thalles d'un représentant du genre *Dermatocarpon*, apparemment nouveau pour la flore européenne, ont été collectés en 2010 dans une localité du parc national du Mercantour (Alpes-de-Haute-Provence, France). Leur phénotype est semblable à celui de l'espèce *D. reticulatum*. Ils présentent en particulier une face inférieure sombre, munie de courtes protubérances plus ou moins anguleuses, typique de cette espèce. Des données moléculaires sont nécessaires toutefois pour confirmer la présence en Europe de ce taxon connu de la façade occidentale de l'Amérique du Nord.

Abstract. Several thalli of an apparently new representative of the *Dermatocarpon* genus for the European flora were collected in 2010 in a locality of the Mercantour National Park (Alpes-de-Haute-Provence, France). Their phenotype is similar to that of *D. reticulatum*. In particular, they feature a dark lower surface with short, more or less angular protuberances, typical of this species. However, molecular data are required to confirm the presence in Europe of this taxon, which is currently only known from western North America.

Introduction

Le genre *Dermatocarpon* Eschw., tel qu'il est défini actuellement, forme un groupe monophylétique au sein de la famille des *Verrucariaceae* (GUEIDAN *et al.* 2009). Il est notamment caractérisé par un thalle foliacé et un cortex inférieur constitué d'un paraplectenchyme à hyphes à parois épaisses et à lumières plus grandes du côté interne (HARADA 1993 ; HEIDMARSSON 2001 ; AMTOFT *et al.* 2008 ; ORANGE *et al.* 2023). La taxonomie infragénérique demeure confuse, le nombre d'espèces incluses dans le genre varie ainsi notablement d'un auteur à l'autre : 17 (KIRK *et al.* 2008), 20 (LÜCKING *et al.*

2016), environ 24 (ORANGE 1998) ou environ 35 espèces (HEIDMARSSON et BREUSS 2004). Quinze espèces seraient présentes en Europe occidentale selon ROUX (2014), dont 11 en France métropolitaine (ROUX et coll. 2020). En l'absence de métabolites secondaires solubles dans l'acétone, la délimitation des taxons infra-génériques repose essentiellement sur des critères morpho-anatomiques tels que le caractère uni- ou plurilobé du thalle, sa taille et son épaisseur, l'aspect de la couche épinécrale, l'aspect et la couleur de la face inférieure, la présence ou l'absence de rhizinomorphes ou de tomentum sur celle-ci, la morphologie des rhizinomorphes, la présence d'un ou de plusieurs crampons de fixation, la taille et la forme de ascospores (HARADA 1993 ;

BREUSS 1995, 2003 ; ORANGE 1998 ; HEIDMARSSON 1996, 1998, 2001 ; AMTOFT 2006 ; AMTOFT *et al.* 2008). La présence éventuelle de polysaccharide(s) dans le thalle, particulièrement dans la médulle, qui peut être mise en évidence par le réactif de Melzer est une caractéristique dont l'intérêt taxonomique est controversé (AMTOFT *et al.* 2008 ; HEIDMARSSON 2017).

Lors d'un inventaire des champignons lichénisés et lichénicoles du secteur de Haute-Ubaye du parc national du Mercantour (ROUX *et al.* 2011), une collecte d'un énigmatique *Dermatocarpon* a été réalisée. Le présent travail a pour objectif de préciser la taxonomie de cet échantillon.

Méthodes

La morphologie externe des spécimens examinés au laboratoire a été étudiée au moyen d'un stéréomicroscope Olympus SZ30 (grossissement de 9 à 45), l'anatomie à l'aide d'un microscope à transmission Zeiss PrimoStar (grossissement maximum 1000). Les coupes anatomiques ont été effectuées à main levée avec une lame de rasoir, les préparations obtenues étant montées dans l'eau. Les valeurs extrêmes observées des épaisseurs des faux tissus sont données à 5 µm près. Trente ascospores provenant d'un même périthèce ont été mesurées dans l'eau. Les intervalles de confiance à 5 % [moyenne ± (1,96 × écart-type)] des longueurs, des épaisseurs et des rapports Q = longueur/épaisseur sont arrondies à l'unité la plus proche pour les premières, au dixième le plus proche pour les derniers. Ils encadrent la valeur moyenne qui figure en italique ; les valeurs extrêmes observées sont mentionnées entre parenthèses.

En l'absence de métabolites secondaires détectables par chromatographie sur couche mince dans le genre *Dermatocarpon*, la chimie a uniquement été étudiée par les tests à la potasse (K), à l'hypochlorite de sodium (C), à la paraphénylène diamine (Pd) et au réactif de Melzer (I).

Résultats

Dermatocarpon cf. reticulatum H. Magn., Ann. Crypt. Exot. 5(1) : 18 (1932).

Type : USA. Washington : Cascade Mountains, Upper Naches River Region, May 1931, J.M. Grant 8601 (UPS, holotype ; non vu).

Caractéristiques morpho-anatomiques principales des spécimens collectés (fig. 1) : thalles foliacés, généralement monophylles, parfois polyphylles, de 1 à 4 cm de diamètre ; un seul crampon (thalles ombiliqués) ; face supérieure d'un gris cendré plus ou moins légèrement violacé, d'aspect « pruiné » ; périthèces très légèrement saillants, pourtour de l'ostiole brunâtre ; face inférieure foncée, de brune à noirâtre, chagrinée verruculeuse, occasionnellement faiblement réticulée, plus ou moins densément ornée de courtes protubérances de forme plus ou moins pyramidale ou arrondie, de 20 à 35 µm de haut pour un diamètre à la base de 20 à 50 µm ; rhizinomorphes absents ; ascospores simples, hyalines, ellipsoïdales, (10)11–13,7–16(16) × (6)6–7,0–8(8) µm, Q : (1,5)1,5–2,0–2,5(2,7) ; cortex supérieur de 15 à 25 µm d'épaisseur, à couche épinérale d'hyphes mortes remplies d'air ; couche algale de 30 à 50 µm d'épaisseur, médulle de 70 à 110 µm d'épaisseur ; cortex inférieur de 40 à 110 µm d'épaisseur, la partie brune la plus externe de 10 à 45 µm d'épaisseur.

Chimie : réactions colorées du cortex et de la médulle : K–, C–, KC–, Pd–, I–.

Écologie : les thalles collectés dans les Alpes-de-Haute-Provence faisaient partie d'une petite colonie établie sur une face verticale orientée au sud d'un gros rocher de grès non calcaire, ombragé par un sorbier des oiseleurs (*Sorbus aucuparia*). Ce rocher est localisé en bordure d'un mélèzin, non loin d'un torrent, dans un vallon d'orientation globale nord-sud. La station (n° 114 dans ROUX *et al.* 2011) est située à 1930 m d'altitude, à la limite des étages montagnard et subalpin. Sur la même face ont également été récoltés quelques thalles de *Dermatocarpon miniatum* var. *miniatum* (L.) W. Mann. Sur une autre face, d'orientation différente (ENE), du même rocher, se développaient des thalles d'*Umbilicaria cylindrica* (L.) Delise, ce qui confirme la nature non carbonatée du substrat.

Discussion

La caractéristique la plus remarquable des thalles collectés est leur face inférieure munie de denses et courtes protubérances plus ou moins anguleuses, ce qui lui donne une texture analogue à celle d'un papier de verre à grain très fin (fig. 1D) qui n'est pas sans rappeler l'aspect de la face inférieure de cer-

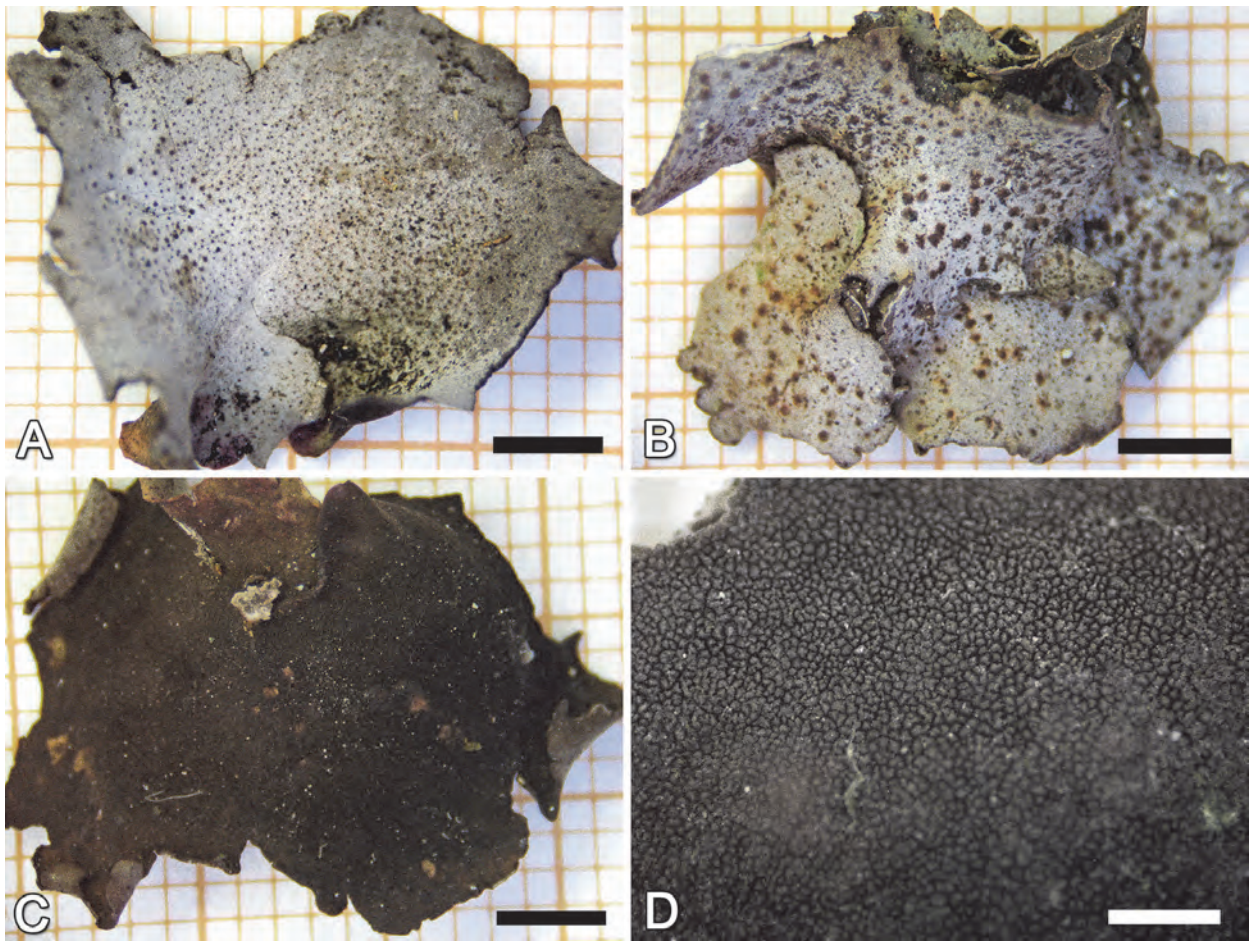


Fig. 1 : *Dermatocarpon* cf. *reticulatum*, Masson 04.3629. **A–B.** Aspect général de la face supérieure de deux thalles. **C.** Aspect général de la face inférieure. **D.** Détail de la face inférieure chagrinée verruculeuse. Barres d'échelle : A–C, 3 mm ; D, 0,4 mm. Photos : D. Masson.

taines espèces du genre *Umbilicaria* Hoffm. comme par exemple *U. freyi* Codogno, Poelt & Puntillo ou *U. ruebeliana* (Du Rietz & Frey) Frey. Aucun représentant du genre *Dermatocarpon* en Europe ne présente une telle morphologie de la face inférieure (POELT 1969 ; WIRTH *et al.* 2013 ; ROUX 2014 ; HEIDMARSSON 2017 ; ORANGE *et al.* 2023). Celle de *D. minutum* var. *circosodes* (Ach.) Zahlbr. porte des papilles grossières brun clair, se développant occasionnellement en grappes, et visibles à l'œil nu (BREUSS 1995 ; HEIDMARSSON 2001 ; obs. pers.) ; elles sont bien différentes des tubercules noirâtres, de forme souvent plus ou moins pyramidale et visibles uniquement à la loupe que l'on trouve à la face inférieure des spécimens étudiés ici. En revanche, cette morphologie de la face inférieure est diagnos-

tique d'une espèce américaine, *D. reticulatum* (KROG 1968 ; GOWARD *et al.* 1994 ; BREUSS 1995 ; BRODO *et al.* 2001 ; HEIDMARSSON et BREUSS 2004 ; AMTOFT 2006 ; MCCUNE et GEISER 2009 ; BRODO 2016). D'une manière générale, l'ensemble du phénotype des spécimens des Alpes méridionales s'accorde avec celui de l'espèce *D. reticulatum* (d'après les descriptions de MAGNUSSON 1932 ; BREUSS 1995 ; HEIDMARSSON et BREUSS 2004), ce qui a été confirmé par Anja Amtoft et Starri Heiðmarsson qui ont examiné des spécimens issus de la collection alpine.

Peu d'informations relatives à l'écologie de *Dermatocarpon reticulatum* sont disponibles. L'espèce se développe sur des substrats rocheux dans des habitats relativement secs, parfois au niveau de zones

d'écoulements ou d'inondations temporaires (HEIDMARSSON et BREUSS 2004 ; MCCUNE et GEISER 2009). Divers types de roches (volcaniques, plutoniques, sédimentaires) peuvent être colonisés mais le substrat est toujours non carbonaté selon ROSENRETER et MCCUNE (1992) et MCCUNE et GEISER (2009). Pour BRODO *et al.* (2001), en revanche, *D. reticulatum* se rencontre sur des calcaires. Les données de la littérature plaident cependant davantage en faveur d'une espèce plutôt calcifuge (par exemple DEBOLT et MCCUNE 1993 ; SALIX 2004 ; HENSON *et al.* 2013 ; HUTTEN *et al.* 2013). Des thalles « errants », non fixés au substrat, peuvent également se rencontrer sur le sol de milieux steppiques (ROSENRETER et MCCUNE 1992). D'après ces informations, l'écologie des spécimens de la Haute-Ubaye semble globalement compatible avec celle de *D. reticulatum*.

Dermatocarpon reticulatum est une espèce répandue le long de la façade occidentale de l'Amérique du Nord, du sud de l'Alaska à la frontière mexicaine (BRODO *et al.* 2001). Elle vient d'être récemment signalée dans l'Himalaya, d'une localité située à la frontière entre l'Inde et le Tibet, vers 4000 m d'altitude (JOSHI *et al.* 2018). Malheureusement la description proposée dans la publication de JOSHI *et al.* (2018) ne se rapporte pas à la collection étudiée mais reprend celle de HEIDMARSSON et BREUSS (2004) et, par ailleurs, la photographie disponible ne permet pas de visualiser correctement l'aspect de la face inférieure. La présence de *D. reticulatum* dans la chaîne himalayenne mériterait donc d'être confirmée.

La possible existence de *D. reticulatum* dans les Alpes (et peut-être également dans l'Himalaya) constituerait une disjonction majeure dans l'aire de répartition de cette espèce. Une telle distribution disjointe Amérique du Nord occidentale – Europe occidentale, connue chez les phanérogames (RAVEN 1972), existe également chez quelques espèces de champignons lichénisés (KÄRNEFELT 1980 ; GALLOWAY 2008) mais cette biogéographie originale peut être un artefact lié à des données taxonomiques insuffisantes. Le cas de *Kaernefeltia merrillii* (Du Rietz) A. Thell & Goward en est un bon exemple. Ce lichen corticole subfruticuleux présente une aire de répartition américaine similaire à celle de *D. reticulatum* (BRODO *et al.* 2001) et il a, par ailleurs, été signalé en Espagne (KÄRNEFELT 1980 ; THELL et GOWARD 1996 ; LLIMONA et HLADUN 2001 ; CARBALLAL et PAZ-BERMEDEZ 2008). Sur la foi de données phé-

notypiques, la conspécificité des exemplaires espagnols et américains a été largement admise depuis la publication de THELL et GOWARD (1996). Or une récente analyse de phylogénie moléculaire (THELL *et al.* 2007) suggère que les spécimens espagnols appartiennent à une espèce différente, nommément *Kaernefeltia iberica* (A. Crespo & Barreno) A. Crespo & Barreno (CRESPO *et al.* 2016). En l'absence de données moléculaires, il n'est donc pas possible d'être certain que l'échantillon alpin étudié ici appartient bien à l'espèce *Dermatocarpon reticulatum*.

Dermatocarpon cf. reticulatum n'a été trouvé que dans une seule station lors du travail d'inventaire du secteur de Haute-Ubaye du parc national du Mercantour réalisé en 2010 (ROUX *et al.* 2011). Il n'a pas été rencontré, quatre ans plus tard, lors de la session Haute-Ubaye de l'association française de lichénologie (BERTRAND et ROUX 2016). Il peut sembler par ailleurs étonnant que ce taxon n'ait jamais été signalé antérieurement dans les Alpes, chaîne montagneuse pourtant activement prospectée par les lichénologues (NIMIS *et al.* 2018). Deux hypothèses, non exclusives, peuvent être avancées : (a) ce lichen est rare en Europe, (b) une observation superficielle conduit à le considérer comme une forme à face inférieure sombre de l'espèce très polymorphe et largement répandue *D. miniatum* (L.) W. Mann (CLAUZADE et ROUX 1985 ; HEIDMARSSON 2003). Seul l'examen à la loupe de la face inférieure permet en effet de détecter sa structure particulière et caractéristique.

Spécimens examinés (sélection)

Dermatocarpon miniatum var. *circodes* : PYRENEES-ATLANTIQUES. LARUNS : la Tume, N 42°54', O 0°25', alt. 1400 m, sur falaise calcaire, 25/06/1995, J. Vivant *s.n.* (herb. D. Masson).

Dermatocarpon miniatum var. *miniatum* : ALPES-DE-HAUTE-PROVENCE. JAUSIERS : vallon des Granges Communes, N 44°22'37", E 6°49'50", alt. 1930 m, en bordure d'un mélèzin non loin d'un torrent dans un vallon, sur une face verticale orientée sud d'un gros rocher de grès non calcaire ombragé par un *Sorbus aucuparia*, 20/07/2010, D. Masson 04.3630 (herb. D. Masson).

Dermatocarpon cf. reticulatum : ALPES-DE-HAUTE-PROVENCE. JAUSIERS : vallon des Granges Communes, N 44°22'37", E 6°49'50", alt. 1930 m, en bordure d'un mélèzin non loin d'un torrent dans un vallon, sur une face verticale orientée sud d'un gros rocher de grès non calcaire ombragé par un *Sorbus aucuparia*, 20/07/2010, D. Masson 04.3629 (herb. D. Masson, AMNH).

Remerciements

L'échantillon étudié a été collecté lors d'un travail d'inventaire de l'AFIL dans le parc national du Mercantour mené en collaboration avec Corinne Bauvet, Michel Bertrand, Olivier Bricaud et Claude Roux. Michel Bertrand et Claude Roux ont, par ailleurs, relu une première version du manuscrit et m'ont fait ainsi bénéficier de leurs commentaires. Mes remerciements s'adressent également à Anja Amtoft et Starri Heiðmarsson qui ont bien voulu examiner des spécimens de la collection et me donner leur avis quant à leur détermination spécifique. Starri Heiðmarsson m'a en outre aimablement procuré de la documentation.

Bibliographie

- AMTOFT A., 2006. — A new species of *Dermatocarpon* (Verrucariaceae) from the United States and the Bahamas. *The Bryologist*, 109 : 182–184.
- AMTOFT A., LUTZONI F. et MIADLIKOWSKA J., 2008. — *Dermatocarpon* (Verrucariaceae) in the Ozark Highlands, North America. *The Bryologist*, 111 : 1–40.
- BERTRAND M. et ROUX C., 2016. — Compte rendu de la session lichénologique de l'AFIL en Haute-Ubaye – juillet 2014. *Bulletin de l'Association française de lichénologie*, 41(1) : 23–62.
- BREUSS O., 1995. — Bemerkungen zur Sektion Polyrhizien der Flechtengattung *Dermatocarpon* (Verrucariaceae). *Österreichische Zeitschrift für Pilzkunde*, 4 : 137–145.
- BRODO I. M., 2016. — *Keys to Lichens of North America: Revised and expanded*. Édit. Yale University Press, New Haven and London, 427 p.
- BRODO I. M., DURAN SHARNOFF S. et SHARNOFF S., 2001. — *Lichens of North America*. Édit. Yale University Press, New Haven, 795 p.
- CARBALLAL R. et PAZ-BERMEDEZ G., 2008. — Nuevas citas de líquenes del Parque Natural “Serra da Enciña da Lastra” (Ourense, Galicia, España). *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)*, 17 : 5–10.
- CLAUZADE G. et ROUX C., 1985. — Likenoj de Okcidenta Eŭropo. Ilustrita determinlibro. *Bulletin de la Société botanique du Centre-Ouest*, n° spéc. 7, Édit. S.B.C.O., Royan, 893 p.
- CRESPO A., DIVAKAR P. K., LEAVITT S. D. et LUMBSCH H. T., 2016. — A synopsis on the generic classification of Parmeliaceae in Mexico in the light of molecular data. *Bibliotheca Lichenologica*, 110 : 55–67.
- DEBOLT A. et MCCUNE B., 1993. — Lichens of Glacier National Park, Montana. *The Bryologist*, 96 : 192–204.
- GALLOWAY D. J., 2008. — Lichen biogeography. In : Nash III T.H. (Ed.) : *Lichen Biology*. Second Edition. Édit. Cambridge University Press, New York : 315–335.
- GOWARD T., MCCUNE B. et MEIDINGER D., 1994. — The Lichens of British Columbia. Illustrated Keys. Part 1 - Foliose and Squamulose species. *B.C. Ministry of Forests Research Program, Special Report Series*, 8 : 1–181.
- GUEIDAN C., SAVIC S., THÜS H., ROUX C., KELLER C., TIBELL L., PRIETO M., HEIDMARSSON S., BREUSS O., ORANGE A., FRÖBERG L., AMTOFT WYNNS A., NAVARRO-ROSINES P., KRZEWICKA B., PYKÄLÄ J., GRUBE M. et LUTZONI F., 2009. — Generic classification of the Verrucariaceae (Ascomycota) based on molecular and morphological evidence: recent progress and remaining challenges. *Taxon*, 58 : 184–208.
- HARADA H., 1993. — A taxonomic study on *Dermatocarpon* and its allied genera (Lichenes, Verrucariaceae) in Japan. *Natural History Research*, 2 : 113–152.
- HEIDMARSSON S., 1996. — Pruina as a taxonomic character in the lichen genus *Dermatocarpon*. *The Bryologist*, 99 : 315–320.
- HEIDMARSSON S., 1998. — Species delimitation in four long-spored species of *Dermatocarpon* in the Nordic countries. *Annales Botanici Fennici*, 35 : 59–70.
- HEIDMARSSON S., 2001. — The genus *Dermatocarpon* (Verrucariales, lichenized Ascomycotina) in the Nordic countries. *Nordic Journal of Botany*, 20 : 605–639.
- HEIDMARSSON S., 2003. — Molecular study of *Dermatocarpon miniatum* (Verrucariales) and allied taxa. *Mycological Research*, 107 : 459–468.
- HEIDMARSSON S., 2017. — *Dermatocarpon*. – In : MOBERG R., TIBELL S. & TIBELL L. (eds), *Nordic Lichen Flora*, 6 : 19–25.
- HEIDMARSSON S. et BREUSS O., 2004. — *Dermatocarpon*. – In : NASH III T. H., RYAN B. D., DIEDERICH P., GRIES C. et BUNGARTZ F. (Ed.) : *Lichen flora of the greater Sonoran desert region. Volume 2*. Édit. Lichens Unlimited, Arizona State University, Tempe : 88–93.
- HENSON A., LEA C. et BATES S. T., 2013. — Lichens of granitic rocks in Rocky Mountains National Park, Larimer County, Colorado, U.S.A. *Evansia*, 30(1) : 17–23.
- HUTTEN M., ARUP U., BREUSS O., ESSLINGER T. L., FRYDAY A. M., KNUDSEN K., LENDEMER J. C., PRINTZEN C., ROOT H. T., SCHULTZ M., SHEARD J., TØNSBERG T. et MCCUNE B., 2013. — Lichens and lichenicolous fungi of Yosemite National Park, California. *North American Fungi*, 8(11) : 1–47.
- JOSHI Y., BISHT K., UPADHYAY S. et CHANDRA K., 2018. — Three new records of lichens from India. *Nelumbo*, 60 : 90–94.
- KÄRNEFELT I., 1980. — Lichens of western North America with disjunctions in Macaronesia and West Mediterranean region. *Botaniska Notiser*, 133 : 569–577.
- KIRK P. M., CANNON P. F., MINTER D. W. et STALPERS J. A. (Ed.), 2008. — *Dictionary of the Fungi. 10th Edition*. Édit. CAB International, Wallingford, 771 p.

- KROG H., 1968. — The macrolichens of Alaska. *Norsk Polarinstitutt Skriffter*, 144 : 1–180.
- LLIMONA X. et HLADUN N. L., 2001. — Checklist of the Lichens and lichenicolous Fungi of the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Bocconea*, 14 : 5–581.
- LÜCKING R., HODKINSON B. P. et LEAVITT S. D., 2016. — The 2016 classification of lichenized fungi in the Ascomycota and Basidiomycota – Approaching one thousand genera. *The Bryologist*, 119 : 361–416.
- MAGNUSSON A. H., 1932. — Lichens from western Northamerica, mainly Washington and Alaska. *Annales de Cryptogamie Exotique*, 5 : 16–38.
- MCCUNE B. et GEISER L., 2009. — *Macrolichens of the Pacific Northwest (2nd Edition)*. Édit. Oregon State University Press, Corvallis, 464 p.
- NIMIS P. L., HAFELNER J., ROUX C., CLERC P., MAYRHOFER H., MARTELOS S. et BILOVITZ P. O., 2018. — The lichens of the Alps – an annotated checklist. *MycKeys*, 31 : 1–634.
- ORANGE A., 1998. — *Dermatocarpon leptophylloides* and related species in the British Isles. *The Lichenologist*, 30 : 1–20.
- ORANGE A., CANNON P., PRIETO M., COPPINS B., SANDERSON N. et SIMKIN J., 2023. — Verrucariales: Verrucariaceae, including the genera *Agonimia*, *Atla*, *Bagliettoa*, *Catapyrenium*, *Dermatocarpon*, *Endocarpon*, *Henrica*, *Heteroplacidium*, *Hydropunctaria*, *Involucropyrenium*, *Merismatium*, *Nesothele*, *Normandina*, *Parabagliettoa*, *Placidopsis*, *Placidium*, *Placopyrenium*, *Polyblastia*, *Psoroglaena*, *Sporodictyon*, *Staurrothele*, *Thelidium*, *Trimmatothele*, *Verrucaria*, *Verrucula*, *Verruculopsis* and *Wahlenbergiella*. *Revisions of British and Irish Lichens*, 31 : 1–104.
- POELT J., 1969. — *Bestimmungsschlüssel europäischer Flechten*. Édit. J. Cramer, Vaduz, 757 p.
- RAVEN P. H., 1972. — Plant species disjunctions: a summary. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 59 : 234–246.
- ROSENTRETER R. et MCCUNE B., 1992. — Vagrant *Dermatocarpon* in Western North America. *The Bryologist*, 95 : 15–19.
- ROUX C., 2014. — Likenoj de Okcidenta Eŭropo. Suplemento 4a : eltiraĵo 3 (extrait 3). *Bulletin de la Société linnéenne de Provence*, 65 : 43–45.
- ROUX C., BAUVET C., BERTRAND M., BRICAUD O. et MASSON D., 2011. — *Inventaire des lichens et des champignons lichénicoles du parc national du Mercantour. 1 – Secteur de Haute-Ubaye*. Rapport d'étude de l'Association française de lichénologie, 86 p. + 6 tab. hors texte + 11 fig. hors texte.
- ROUX C. et coll., 2020. — *Catalogue des lichens et champignons lichénicoles de France métropolitaine. 3^e édition revue et augmentée*. Édit. Association française de lichénologie (AFL), Fontainebleau, 1341 p.
- SALIX J. L., 2004. — *Lichens and their distribution in Lewis and Clark Caverns State Park*. Thesis in Master of Science in Biological Sciences, Montana State University, Bozeman, 74 p.
- THELL A. et GOWARD T., 1996. — The new cetrarioid genus *Kaernefeltia* and related groups in the Parmeliaceae (lichenized Ascomycotina). *The Bryologist*, 99 : 125–136.
- THELL A., SÖCHTING U., KÄRNEFELT I., ELIX J. A. et SANCHO L. G., 2007. — Phylogeny of *Himantormia* – an Antarctic genus in the Parmeliaceae (lichenized ascomycetes). *Bibliotheca Lichenologica*, 95 : 531–541.
- WIRTH W., HAUCK M. et SCHULTZ M., 2013. — *Die Flechten Deutschlands*. Édit. Eugen Ulmer KG, Stuttgart, 1244 p.