

L'Association française de lichénologie apporte son soutien à une thèse de doctorat portant sur les lichens des collectivités et départements français d'outre-mer

Élise LEBRETON¹, Emmanuël SÉRUSIAUX² et Nicolas MAGAIN³

¹ Doctorante, Biologie, Évolution, Conservation, Centre de recherche Inbios, Université de Liège, Quartier Vallée 1, Chemin de la Vallée 4, B-4000 Liège, Belgique

² Directeur de thèse, chargé de cours, Biologie, Evolution, Conservation, Centre de recherche Inbios, Université de Liège, Quartier Vallée 1, Chemin de la Vallée 4, B-400 Liège, Belgique

³ Co-directeur de thèse, professeur émérite, Biologie, Evolution, Conservation, Centre de recherche Inbios, Université de Liège, Quartier Vallée 1, Chemin de la Vallée 4, B-4000 Liège, Belgique

Auteur pour correspondance: elise.lebreton@uliege.be

Résumé. Organismes régulièrement inventoriés en France métropolitaine, les lichens restent peu étudiés dans les territoires français d'outre-mer (absence de catalogue de référence). Cette communication relate la genèse d'une thèse sur les lichens foliicoles des régions tropicales et subtropicales et, en particulier, sur la famille des *Gomphillaceae* (*Ascomycota*, *Graphidales*). Notre projet de thèse, soutenu en partie par l'AFL, vise à comprendre comment leur mode de vie sur support éphémère pourrait influencer leur évolution. Cette étude met en œuvre des missions de collectes dans divers territoires d'outre-mer (Guadeloupe et Nouvelle-Calédonie) ainsi que des collaborations internationales.

Mots clés : thèse ; foliicoles ; *Gomphillaceae* ; tropiques ; taxonomie ; phylogénie.

The Association Française de Lichénologie (French Lichenology Association) supports a PhD on the lichens from french overseas collectivities and departments.

Abstract. Although frequently inventoried in mainland France, lichens remain poorly studied in french overseas territories (lack of reference catalog). This paper describes a PhD thesis on foliicolous lichens in tropical and subtropical areas, with a focus on family *Gomphillaceae* (*Ascomycota*, *Graphidales*). Our PhD thesis project supported in part by the AFL, aims to understand how their lifestyle on ephemeral substrates might influence their evolution, in terms of diversification and substitution rates. Two field trips (to Guadeloupe and New Caledonia) were carried out while international collaborations extended the sampling to other geographical areas.

Keywords : thesis ; foliicolous ; *Gomphillaceae* ; tropics ; taxonomy ; phylogeny.

Introduction

Les territoires français d'outre-mer sont en majorité des îles situées dans les trois principaux océans de la planète (fig. 1) :

- l'océan Indien : la réunion, Mayotte, les îles Éparses, les Terres Australes.
- l'océan Pacifique : la polynésie française, Wallis-et-Futuna, Nouvelle-Calédonie, Clipperton.
- l'océan Atlantique : Guadeloupe, Martinique, Saint-Martin, Saint-Barthélemy, Saint-Pierre-et-Miquelon.

Deux territoires – la Guyane française et la Terre Adélie – se trouvent sur des continents. Ainsi, ces territoires français d'outre-mer représentent une large gamme de conditions climatiques et biogéographiques, allant de la zone subarctique à la zone équatoriale, ce qui induit une grande diversité d'espèces. L'isolement des territoires insulaires par rapport à ceux des continents a, en plus, favorisé une spéciation conduisant à des taux d'endémisme élevés (FLORENCE 1997 ; GRANDCOLAS *et al.* 2008). La superficie des territoires d'outre-mer est variable, allant de quelques km² pour Clipperton à 84 000 km²

pour la Guyane (PONCET *et al.* 2016). Ainsi, ces territoires recouvrent une surface totale d'environ 117 827 km² soit environ 17,5 % du territoire français métropolitain (sans considérer la Terre Adélie). Sachant que 97 % des espèces françaises recensées comme endémiques (plantes vasculaires et bryophytes) se trouvent dans ces territoires (environ 4 000 espèces selon VÉRON *et al.* 2021), l'exceptionnelle biodiversité dont la France a la responsabilité se concentre donc sur une surface réduite de son territoire. L'ensemble des territoires insulaires tropicaux, a d'ailleurs été défini comme un des points chauds de biodiversité « où des concentrations exceptionnelles d'espèces endémiques subissent une perte exceptionnelle d'habitats » (traduit de l'anglais par MYERS *et al.* 2000).

Bien que des avancées taxonomiques significatives aient été récemment réalisées pour l'ensemble de la biodiversité terrestre et marine des territoires d'outre-mer (GARGOMINY *et al.* 2022), nos connaissances portant sur la fonge restent encore fragmentaires. Si l'Association Française de Lichénologie (AFL) a réalisé pour la France métropolitaine un inventaire de référence constamment mis à jour et augmenté dans le Catalo-

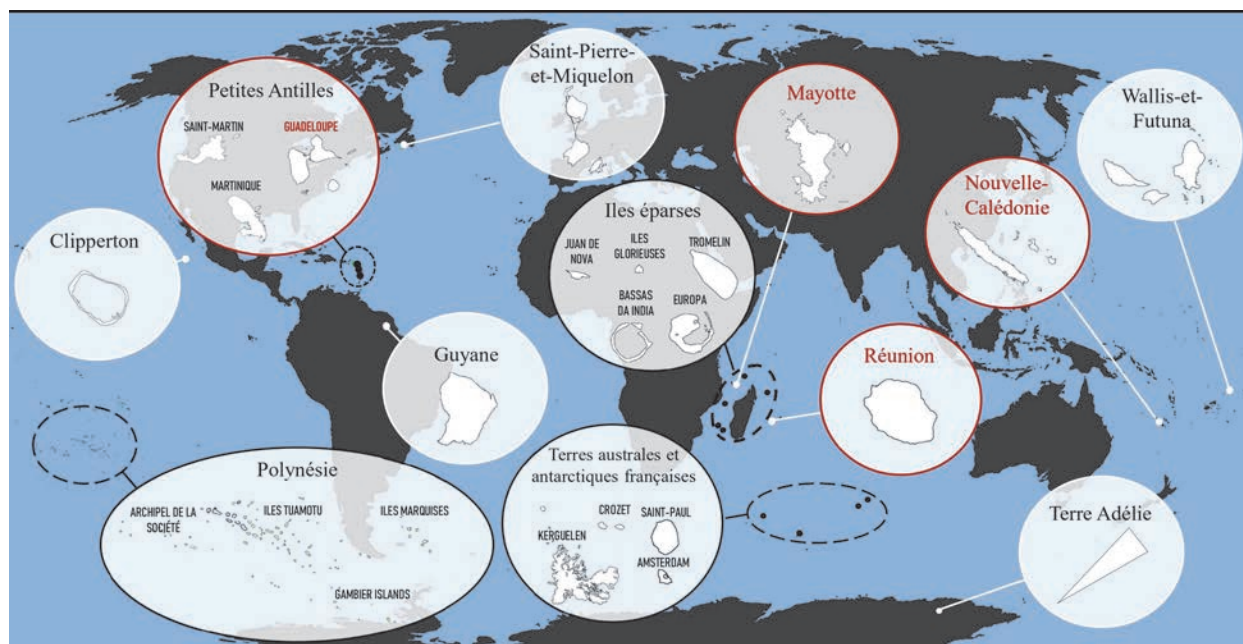


Fig. 1 : Carte des territoires français d'outre-mer repris de VÉRON *et al.* (2021). En rouge figurent les territoires étudiés dans le projet de thèse.

logue des Lichens et champignons lichénicoles de France (ROUX et coll. 2020), une démarche d'actualisation, d'augmentation et de consolidation des données pour les collectivités et départements d'outre-mer mérite d'être réalisée avec pour objectif potentiel la création du tout premier catalogue des lichens d'outre-mer.

Et même si la réalisation de cet ouvrage reste à venir, plusieurs initiatives émergent déjà dans ces régions, notamment à travers le projet de doctorat porté par nous-même et nos collaborateurs.

Contexte du projet : les lichens foliicoles, des microlichens majoritairement tropicaux et subtropicaux

Dans les forêts tropicales, les surfaces végétales aériennes (racines, troncs, branches, feuilles) constituent une niche écologique exploitée par divers organismes appelés épiphytes. Les épiphytes macroscopiques et multicellulaires sont très divers ; ils peuvent être des plantes vasculaires (par exemple orchidées, broméliacées, fougères), des plantes non vasculaires (mousses, hépatiques, anthocérotes), ou encore des champignons (basidiomycètes, ascomycètes, lichénisés ou non). Parmi ces espèces, certaines sont appelées foliicoles car elles colonisent la surface des feuilles vivantes et contribuent de manière significative à la biodiversité tropicale en

exploitant une niche écologique contraignante (MOORE 2003). La majorité de ces espèces sont des mousses, des hépatiques à feuilles, des champignons lichénisés et non lichénisés (LÜCKING *et al.* 2017).

Les lichens foliicoles sont fréquents dans toutes les zones tropicales et subtropicales (LLOP et GÓMEZ-BOLEA 2006) (fig. 2), rares sur le littoral (LEBRETON *et al.* 2019 ; LEBRETON & APTROOT 2020) et diversifiés dans les forêts de basse à haute altitude (GRADSTEIN *et al.* 2003). On les trouve également dans des zones extratropicales, comme les forêts humides tempérées, où leur présence est considérée comme un vestige des climats humides du tertiaire (SÉRUSIAUX 1989). Leur biodiversité exceptionnellement élevée sous les tropiques s'explique par la présence de nombreuses essences d'arbres sempervirentes¹ permettant ainsi le développement optimal de ces lichens.

Le concept de lichen foliicole recouvre davantage une réalité écologique que taxonomique (PINOKIYO *et al.* 2006). De nombreux taxons ont été observés uniquement sur feuilles (FARKAS et SIPMAN 1993). Néanmoins un certain nombre de ces espèces communes se rencontrent aussi sur d'autres substrats (écorce ou roche notamment). En réalité, les espèces considérées comme exclusivement foliicoles pourraient être moins nombreuses qu'on ne le pense (GRADSTEIN et ALLEN 1992).

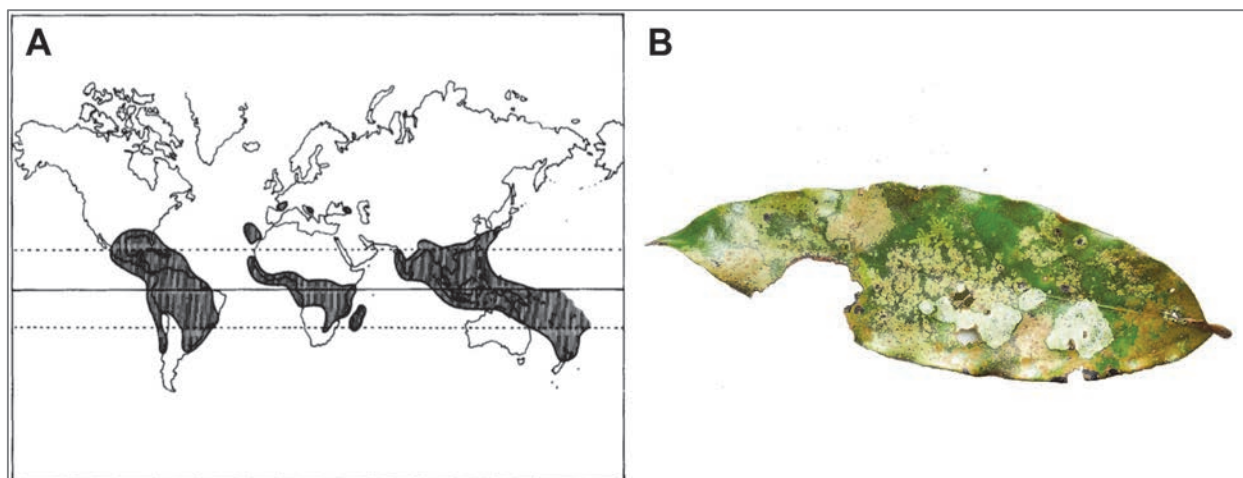


Fig. 2 : A. Répartition mondiale des lichens foliicoles selon SERUSIAUX (1989). **B.** Feuille colonisée par des lichens en Nouvelle-Calédonie. Photo Damien Brouste

¹ qui conserve un feuillage vert toute l'année en l'absence d'hiver



Fig. 3. Photos des missions terrain en Guadeloupe (A–C) et en Nouvelle-Calédonie (D–F). **A.** Sentier de la Mamelles Pigeon, forêt dense humide (700–800 m alt.). **B.** Rivière Vieux habitants, Élise Lebreton traverse la rivière portant un stock de lichens foliicoles au-dessus de sa tête. **C.** Littoral de Trois Rivières, Emmanuël Sérusiaux montre à Nicolas Magain où frapper pour récolter un beau spécimen saxicole. **D.** Sentier menant au plateau de Dogny, forêt dense humide (700–800 m alt.). **E.** Parc de la rivière bleue, le minibus est en panne, nous y allons donc en vélo. **F.** Mont Mou, forêt de nuages (env. 1000 m alt.), Damien Brouste (arrière-plan) et Émilie Ducouret (premier plan) en pleine recherche de lichens foliicoles. Photos : A, C–D et F, Élise Lebreton ; B, Nicolas Magain ; E, Antoine Lespagnol.

Les lichens foliicoles présentent un intérêt notable comme modèle d'étude des mécanismes qui conditionnent l'existence d'une grande diversité biologique à petite échelle, celle de l'étendue d'une feuille d'arbre. Ils peuvent coloniser une feuille en quelques mois seulement, sont abondants et diversifiés (COLEY *et al.* 1993). Lücking et Matzer (2001) ont ainsi identifié jusqu'à 49 espèces de lichens sur une seule feuille de dicotylédone et 81 espèces sur une seule feuille de palmier au Costa Rica (un record absolu à ce jour). Les feuilles constituant un support éphémère, le cycle de vie des lichens foliicoles est court (LÜCKING 2008). Aussi, du fait de leur croissance rapide, les cortèges de lichens foliicoles répondent rapidement aux changements environnementaux (PINOKIYO *et al.* 2006). Ils constituent donc de bons indicateurs du microclimat et des perturbations anthropiques dans les forêts (LÜCKING 1997).

Genèse du projet de doctorat

Au niveau macro-évolutif, il est vraisemblable que la transition de certains champignons lichénisés de croissance lente sur un substrat stable tel qu'un rocher ou l'écorce d'un tronc d'arbre vers une croissance rapide sur le substrat plus éphémère d'une feuille d'arbre ait entraîné des conséquences dans l'histoire évolutive de ces groupes. Alors qu'il faut plusieurs décennies à certains lichens pour atteindre leur taille optimale (SANTO *et al.* 2007), la courte durée de vie des feuilles a contraint les organismes qui s'y développent à des cycles de générations beaucoup plus courts. Chez les animaux, il a été démontré que la vitesse d'évolution, estimée par le taux de substitution des nucléotides dans le génome, était plus importante chez les animaux avec des cycles de générations plus courts (MARTIN et PALUMBI 1993). Chez les champignons lichénisés non-foliicoles, il a été démontré que le mode de reproduction avait également une influence sur la vitesse d'évolution (MAGAIN *et al.* 2018). Des changements écologiques, biotiques ou abiotiques, ont également un impact sur le taux de diversification. Ainsi la transition d'une interaction spécialiste à une interaction généraliste vis-à-vis du partenaire photosynthétisant (MAGAIN *et al.* 2017), ou l'acquisition d'un nouveau partenaire photosynthétisant et fixateur d'azote (SCHNEIDER *et al.* 2016) entraînent des augmentations des taux de diversification. Au niveau abiotique, un changement de substrat peut aussi augmenter les taux de

diversification (RESL *et al.* 2018). Il est donc probable que la transition vers un nouveau type de substrat et la courte durée de vie de ce substrat ont eu un impact très important sur l'histoire évolutive des champignons lichénisés foliicoles.

L'objectif du projet de doctorat est de déterminer les conséquences de ce mode de vie bien particulier chez les lichens. Comment le fait de vivre et de se développer sur une feuille, dont la durée de vie ne dépasse pas quelques années, influence-t-il l'évolution de ces organismes, par rapport aux espèces voisines non-foliicoles qui mettent parfois des décennies à atteindre leur taille optimale ?

Afin de répondre à la question formulée ci-dessus nous avons choisi d'étudier les lichens de la famille des *Gomphillaceae*. En effet, cette famille possède à la fois des espèces effectuant leur cycle de vie sur des feuilles, par exemple les genres *Echinoplaca* et *Aderkomys*, mais également des espèces colonisant les écorces des troncs et les roches (genres *Gyalideopsis* et *Gyalidea*). En faisant appel à des méthodes phylogénétiques et macro-évolutives, nous reconstruirons l'histoire évolutive des genres de *Gomphillaceae* afin de comparer les lichens foliicoles et les non foliicoles, et de savoir comment la vie sur un substrat éphémère a influencé leur devenir.

Nous nous intéressons également aux interactions avec le partenaire photosynthétisant. Les champignons lichénisés s'associent-ils avec les mêmes partenaires algaux sur les feuilles et sur d'autres substrats, ou observe-t-on un changement de partenaire au moment de la transition vers la feuille ? Enfin, observe-t-on des changements du taux de diversification et de vitesse d'évolution chez le partenaire photosynthétisant ? Pour répondre à ces questions, nous reconstruisons, tout comme pour le mycosymbiote, la phylogénie des photosymbiotes.

De nombreux territoires étudiés

Les collectivités et départements français d'outre-mer, majoritairement situés dans les zones tropicales et subtropicales, sont des lieux idéaux pour effectuer de larges récoltes de lichens foliicoles et faire de nombreuses découvertes tout en complétant l'inventaire de la biodiversité française d'outre-mer (fig. 3 et 4).

Dans le cadre de ce travail de thèse, les Gomphillacées de quatre territoires tropicaux et subtropicaux sont étudiées, celles de Guadeloupe, de

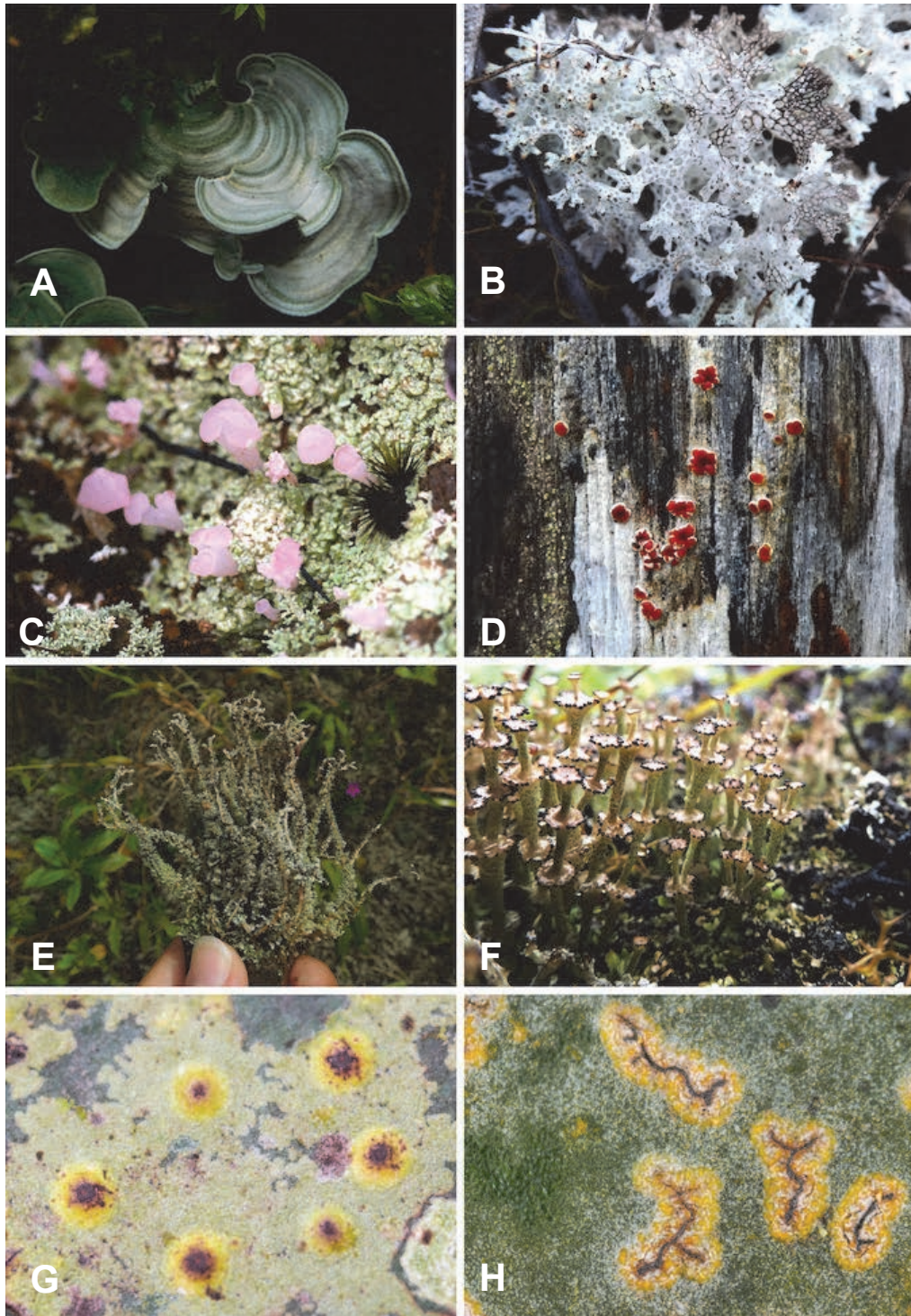


Fig. 4 : Quelques lichens rencontrés en Guadeloupe (A, C, E) et Nouvelle-Calédonie (B, D, G–H). **A.** *Cora glabrata* s.lat., terricole. **B.** *Pulchrocladia retipora* (Labill.) S. Stenroos, Pino-Bodas & Ahti, terricole. **C.** *Phyllobaeis erythrella* (Mont.) Kalb, terricole. **D.** *Haematomma* sp., corticole. **E.** *Stereocaulon virgatum* Ach., terricole. **F.** *Cladonia* sp., terricole. **G.** *Porina* du groupe *epiphylla*, foliicole. **H.** *Enterographa ducouretiana* Lebreton & Ertz, foliicole. Photos : A–B et D–F, Élise Lebreton ; C, Guillaume Lespagnol ; G–H, Damien Brouste.

Nouvelle-Calédonie, de la Réunion et de Mayotte. Les lichens des deux premiers territoires ont été collectés par l'équipe de Liège en janvier 2021 et avril 2023 en Guadeloupe et en novembre 2022 en Nouvelle-Calédonie. Le matériel d'étude pour les deux derniers territoires provient des collectes effectuées par Pierre-Louis Stenger et Claudine Ah-peng à la Réunion (2022 et 2023) et par Damien à Mayotte (2017, spécimens conservés au congélateur pour assurer une bonne conservation de l'ADN). Parallèlement, et du fait de différentes collaborations avec des lichénologues internationaux, des lichens de territoires tropicaux ou subtropicaux non-français ont été également inclus dans l'étude, tels que des échantillons de : Madère (collectes d'Emmanuel Sérusiaux en 2021), Madagascar (collectes de Damien Ertz en 2014, 2019 et 2022), Sainte-Lucie (collectes de Pieter van den Boom en 2020) et Brésil (collectes d'Andre Aptroot en 2022).

Un projet soutenu par l'AFL

L'équipe de Liège a mené deux missions de terrain en 2022 afin de collecter des échantillons de lichens frais, nécessaires pour des analyses ADN qui ne peuvent pas être réalisées sur des spécimens d'herbier. L'AFL a apporté un soutien financier à ces deux missions : Guadeloupe (janvier 2022) ; Nouvelle-Calédonie (novembre 2022).

Le premier soutien financier a été accordé par l'AFL en début d'année 2022 pour les collectes effectuées en Guadeloupe et leur séquençage ADN ; ce financement a été complété par une subvention attribuée par le Parc national de Guadeloupe dans le cadre de l'appel à projets scientifiques 2021. Le troisième soutien financier a été obtenu grâce à PatriNat², un service commun de l'OFB³, du MNHN, du CNRS et de l'IRD⁴. En effet, grâce à un financement géré par ce service et dans le cadre de l'Inventaire National du Patrimoine Naturel (INPN), l'AFL conjointement avec l'Université de Liège, a pu obtenir une subvention pour un projet intitulé « La diversité des lichens dans les territoires français

d'outre-mer : amélioration des connaissances en Nouvelle-Calédonie et en Guadeloupe ». Cette dernière subvention a permis de couvrir les frais liés à la mission en Nouvelle-Calédonie ainsi qu'une partie des coûts liés au séquençage des lichens. Quant à la seconde mission en Guadeloupe d'avril 2023, celle-ci a été effectuée sur nos fonds propres.

Grâce au projet INPN il est donc également question d'améliorer les connaissances sur d'autres groupes de lichens non foliicoles. Ces récoltes opportunistes en Guadeloupe et Nouvelle-Calédonie ont déjà permis la description de deux espèces nouvelles, *Enterographa ducouretiana* Lebreton & Ertz (LEBRETON *et al.* 2023), lichen foliicole de Nouvelle-Calédonie, et *Mazosia byssoidea* Lebreton & Ertz, lichen corticole de Guadeloupe (ERTZ et LEBRETON 2023, sous presse.).

De nouvelles collaborations

Ces récoltes ont également permis d'initier des collaborations avec d'autres chercheurs, telle qu'une collaboration dans le cadre du projet FRAME⁵ porté par le Muséum d'histoire naturelle d'Oslo (fig. 5).

Le projet FRAME – financé par le biais des Actions Marie Skłodowska-Curie –, sous la direction d'Antoine Simon et Einar Timdal, a choisi la flore lichénique néo-calédonienne comme modèle pour évaluer l'efficacité d'une technique de muséomique, une approche visant à obtenir des séquences d'ADN à partir de spécimens d'herbiers anciens. L'objectif principal est de combiner cette approche avec une exploration sur le terrain afin d'estimer la biodiversité des champignons lichénisés de Nouvelle-Calédonie, en mettant particulièrement l'accent sur la famille des *Lobariaceae* (par exemple *Lobaria*, *Pseudocyphellaria*, *Sticta*, etc.), tout en éclairant les facteurs qui ont contribué à la diversification de ces lichens au sein des écosystèmes insulaires du Pacifique Sud.

Cette dernière collaboration vise à mettre en commun les récoltes réalisées en Nouvelle-Calédonie par nos deux équipes, ouvrant ainsi la porte à de

² PatriNat : centre d'expertise et de données sur le patrimoine naturel

³ Office français de la biodiversité : est un établissement public dédié à la protection et la restauration de la biodiversité en métropole et dans les territoires d'outre-

mer, sous la tutelle des ministères chargés de l'écologie et de l'agriculture.

⁴ Institut de recherche pour le développement : est une institution française publique de recherche

⁵ *Fungal Research in the Age of Museomic Exploration* : assure la révision des collections historiques de lichens.



Fig. 5 : Collaboration entre deux projets distincts. **A.** Nouvelle-Calédonie, Monts Koghis. Élise Lebreton et Antoine Simon à la recherche de microlichens sur les racines contreforts d'un arbre en novembre 2022. **B.** Visite d'Antoine Simon à Liège fin septembre 2023. L'occasion de passer en revue les spécimens néo-calédoniens et de prendre la pose avec *Usnea barbata* s.lat. Photos : A, Philippe Bourdeau ; B, Laurent Gohy.

nombreuses découvertes passionnantes pour cette région, dont la biodiversité lichénique reste largement inexplorée.

Remerciements

Ce projet de thèse ne pourrait avoir lieu sans le soutien financier du FRIA F.R.S. - FNRS (frs-fnrs.be - crédit n°1.E.087.21F), du Parc national de Guadeloupe (guadeloupe-parcnational.fr - convention de subvention n°2021-34, appel à projets scientifiques), de l'Association française de lichénologie (afl-lichenologie.fr - don) et de l'Inventaire national du patrimoine naturel - Paris (inpn.mnhn.fr - appel à projets INPN 2022 pour la contribution à la connaissance naturaliste), avec le soutien de PatriNat (OFB, CNRS, MNHN). Nous tenons à remercier l'ONF Guadeloupe et l'IAC (Institut agronomique néo-calédonien) pour le soutien scientifique apporté au projet.

De nombreuses personnes ont apporté leur aide en Nouvelle-Calédonie, et nous tenons à exprimer notre gratitude envers chacune d'entre elles. Tout d'abord, nous souhaitons chaleureusement remercier l'équipe de bénévoles qui a grandement facilité les démarches administratives pour l'obtention des permis de récoltes et l'organisation de la mission scientifique. Un grand merci à Émilie Ducouret, Damien Brouste, Pierre-Louis Stenger, Antoine Lespagnol et Fabian Carriconde (chercheur à l'IAC). Notre reconnaissance va à Philippe Bourdeau, président de la Société mycologique de Nouvelle-Calédonie, pour ses conseils et son accompagnement lors de notre mission dans les monts Koghis. Nous tenons à remercier David Bruy, conservateur de l'herbier NOU, pour avoir mis à notre dis-

position des presses botaniques, indispensables pour le séchage des lichens foliicoles. Merci à l'Association Gwada Botanica, ainsi qu'Alain Chauchoy, Lilian Procopio et Mike Hélicon, pour leur assistance précieuse dans l'identification des arbres porteurs de lichens en Guadeloupe. Un grand merci également aux scientifiques de l'île de la Réunion, Claudine Ah-peng et Pierre-Louis Stenger (P-L Stenger ayant déménagé de Nouvelle-Calédonie vers la Réunion entre temps), ainsi que Pieter van den Boom pour Sainte-Lucie, qui nous ont généreusement envoyé des spécimens de *Gomphillaceae* par colis, ce qui constitue un véritable atout pour notre projet (ajouts de territoires d'études inédits).

Nous nous considérons extrêmement chanceux de pouvoir compter sur André Aptroot, Robert Lücking et Damien Ertz, lichénologues impliqués dans ce projet pour l'aide à la détermination des lichens récoltés et conseils avisés. En plus de fournir des spécimens de grande qualité, leur expertise s'est avérée d'une aide inestimable dans ce projet. Merci à eux !

Enfin, nous tenions à remercier Joël Boustie pour avoir suggéré l'inclusion de cette communication dans le présent bulletin, ainsi que pour son soutien continu dans notre projet de recherche. Merci à Michel Bertrand pour ses conseils, son travail de corrections et de mise en page du texte.

Les spécimens collectés bénéficient des permis de récoltes suivants :

- Nouvelle-Calédonie : permis n° 395-2022/ARR/DDDT et n° 609011-18/2022/JJC
- Guadeloupe : permis PNG n° 2022-03 et n° 2023-17 (+ convention de l'ONF en cours d'édition)
- La Réunion : permis n° DIR-I-2022-220

Bibliographie

- COLEY P. D., KURSAR T. A., et MACHADO J. -L., 1993. — Colonization of tropical rain forest leaves by epiphylls: effects of site and host plant leaf lifetime. *Ecology*, 74(2) : 619–623.
- ERTZ D. et LEBRETON É., 2023. — A new corticolous species of *Mazosia* (Roccellaceae, Arthoniales) from Guadeloupe, remarkable by its byssoid thallus. *Cryptogamie Mycologie*, in press.
- FARKAS E. et SIPMAN H., 1993. — Bibliography and checklist of foliicolous lichenized fungi up to 1992. *Tropical Bryology*, 7 : 93–148.
- FLORENCE J., 1997. — *Flore de la Polynésie française*. 2 vol. IRD/MNHN édit., France, 1144 p.
- GARGOMINY O., TERCERIE S., REGNIER C., DUPONT P., DASZKIEWICZ P., ANTONETTI P., LEOTARD G., RAMAGE T., IDCZAK L., VANDEL E., PETITTEVILLE M., LEBLOND S., BOULLET V., DENYS G., DE MASSARY J. C., DUSOULIER F., LEVEQUE A., JOURDAN H., TOUROULT J., ROME Q., LE DIVELEC R., SIMIAN G., SAVOURE-SOUBELET A., PAGE N., BARBUT J., CANARD A., HAFFNER P., MEYER C., VAN ES J., PONCET R., DEMERGES D., MEHRAN B., HORELLOU A., AH-PENG C., BERNARD J. -F., BOUNIAS-DELACOUR A., CAESAR M., COMOLET-TIRMAN J., COURTECUISSIE R., DELFOSSE E., DEWYNTER M., HUGONNOT V., LAVOCAT BERNARD E., LEBOUVIER M., LEBRETON E., MALECOT V., MOREAU P.A., MOULIN N., MULLER S., NOBLECOURT T., NOËL P., PELLEN R., THOUVENOT L., TISON J. M., GRADSTEIN S. R., RODRIGUES C., ROUHAN G. et VERON S., 2022. — TAXREF v16.0, référentiel taxonomique pour la France. PatriNat (OFB-CNRS-MNHN), Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Archive de téléchargement contenant 8 fichiers. <https://inpn.mnhn.fr/telechargement/referentiel/Espece/taxref/16.0/menu>
- GRADSTEIN S. R. et ALLEN N. S., 1992. — Bryophyte diversity along an altitudinal gradient in Darién National Park, Panama. *Bryophyte Diversity and Evolution*, 5(1) : 1–61.
- GRADSTEIN S. R., NADKARNI N. M., KROMER T., HOLZ I. et NOSKE N., 2003. — A Protocol for Rapid and Representative Sampling of Vascular and Non-Vascular Epiphyte Diversity of Tropical Rain Forest. *Selbyana*, 24(1) : 105–111.
- GRANDCOLAS P., MURIENNE J., ROBILLARD T., DESUTTER-GRANDCOLAS L., JOURDAN H., GUILBERT E., et DEHARVENG L., 2008. — New Caledonia: a very old Darwinian island? *Biological Sciences*, 363(1508) : 3309–3317.
- LEBRETON É., LEBLOND S. et PONCET R., 2019. — *Étude spatio-temporelle des lichens foliicoles de basse altitude en Guadeloupe à partir des collectes de Casimir Le Gallo*. Edit. Muséum national d'Histoire naturelle – UMS Patrinat, Paris, Mémoire de master, 93 p.
- LEBRETON É. et APTROOT A., 2020. — *Enterographa serusiauxii*, a new foliicolous lichen species from Guadeloupe. *Plant and Fungal Systematics*, 65(1) : 131–133.
- LEBRETON É., CARRICONDE F., BROUSTE D., LESPAGNOL A., STENGER, P. L., SERUSIAUX E. et ERTZ D., 2023. — *Enterographa ducouretiana* sp. nov. (lichenized Ascomycota, Roccellaceae), a new foliicolous species from New Caledonia. *Phytotaxa*, 609(3) : 247–252.
- LLOP E. et GÓMEZ-BOLEA A., 2006. — Foliicolous lichens and associated lichenicolous fungi in the north-eastern Iberian Peninsula: The effect of environmental factors on distribution. *Lichenologist*, 38(1) : 55–65.
- LÜCKING R., 1997. — The use of foliicolous lichens as bioindicators in the tropics, with special reference to the microclimate. *Abstracta Botanica*, 21(1) : 99–116.
- LÜCKING R. et MATZER M., 2001. — High foliicolous lichen alpha-diversity on individual leaves in Costa Rica and Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation*, 10 : 2139–2152.
- LÜCKING R., 2008. — Foliicolous lichenized fungi. *Flora Neotropica Monograph* 103: 1–867.
- LÜCKING R., HODKINSON B. P. et LEAVITT S. D., 2017. — The 2016 classification of lichenized fungi in the Ascomycota and Basidiomycota—Approaching one thousand genera. *The Bryologist*, 119(4) : 361–417.
- MAGAIN N., MIADLIKOWSKA J., GOFFINET B., SÉRUSIAUX E. et LUTZONI F., 2017. — Macroevolution of specificity in cyanolichens of the genus *Peltigera* section *Polydactylon* (Lecanoromycetes, Ascomycota). *Systematic Biology*, 66(1) : 74–99.
- MAGAIN N., TNIONG C., GOWARD T., NIU D., GOFFINET B., SÉRUSIAUX E., VITIKAINEN O., LUTZONI F. et MIADLIKOWSKA J., 2018. — Species delimitation at a global scale reveals high species richness with complex biogeography and patterns of symbiont association in *Peltigera* section *Peltigera* (lichenized Ascomycota: Lecanoromycetes). *Taxon*, 67(5) : 836–870.
- MARTIN A. P. et PALUMBI S. R., 1993. — Body size, metabolic rate, generation time, and the molecular clock. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 90(9) : 4087–4091.
- MOORE P. D., 2003. — Shady deals with lichens. *Nature*, 421(6923) : 591–593.
- MYERS N., MITTERMEIER R. A., MITTERMEIER C. G., DA FONSECA G. A. et KENT J., 2000. — Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772) : 1–853.
- PINOKIYO A., SINGH K. P. et SINGH J. S., 2006. — Leaf-colonizing lichens: Their diversity, ecology and future prospects. *Current Science*, 90(4) : 509–518.
- PONCET R., GAUDILLAT V., TOUROULT J. et PONCET L., 2016. — Revue des typologies et cartographies de végétations et habitats terrestres d'Outre-mer : recensement,

- évaluation et synthèse. Édité. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, Rapport SPN-MNHN 2016 - 101, 228 p.
- RESL P., FERNÁNDEZ MENDOZA F., MAYRHOFER H. et SPRIBILLE T., 2018. — The evolution of fungal substrate specificity in a widespread group of crustose lichens. *Proceedings of the Royal Society B*, 285(1889) : 20180640.
- ROUX C. et coll., 2020. — *Catalogue des lichens et champignons lichénicoles de France métropolitaine. 3e édition revue et augmentée*. Édité. Association française de lichénologie (A.F.L.), Fontainebleau, 1341 p.
- SANCHO L. G., GREEN T. A. et PINTADO A., 2007. — Slowest to fastest: extreme range in lichen growth rates supports their use as an indicator of climate change in Antarctica. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 202(8) : 667–673.
- SCHNEIDER K., RESL P. et SPRIBILLE T., 2016. — Escape from the cryptic species trap: lichen evolution on both sides of a cyanobacterial acquisition event. *Molecular ecology*, 25(14) : 3453–3468.
- SÉRUSIAUX E., 1989. — Follicolous lichens: ecological and chorological data. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 100(1) : 87–96.
- VÉRON S., RODRIGUES-VAZ C., LEBRETON É., AH-PENG C., BOULLET V., CHEVILLOTTE H., GRADSTEIN S. R., JÉRÉMIE J., LAVOCAT BERNARD E., LEBOUVIER M., MYER J. -Y., MUNZINGER J., PONCY O., THOUVENOT L., VISCARDI G., LÉOTARD G., GARGOMINY O., LEBLOND S., PIGNAL M., ROUHAN G., TERCERIE S., INVERNON V., et MULLER S., 2021. — An assessment of the endemic spermatophytes, pteridophytes and bryophytes of the French Overseas Territories: towards a better conservation outlook. *Biodiversity and Conservation*, 30(7) : 2097–2124.