

Redécouverte de *Gyalidea asteriscus* (Ascomycota, Gomphillaceae) à Fournès (France) : une espèce très rare retrouvée après plus de cinquante ans dans sa localité historique française

Michel BERTRAND^{1,*}, Elise LEBRETON² et James MOLINA³

¹ FR-84750, Viens. bertrand.mic@wanadoo.fr

² BE-4000, Liège, Laboratoire de biologie, évolution, conservation, Centre de recherche Inbios, Université de Liège. elise.lebreton@uliege.be

³ FR-34170 Castelnau-le-Lez, association Les amis du conservatoire botanique national méditerranéen

* auteur pour correspondance

Résumé. Le lichen étoilé, *Gyalidea asteriscus* (Anzi) Aptroot & Lücking, est une espèce rare colonisant les sols calcaires ou loessiques. Elle est inféodée à des habitats xérothermiques (ou steppes) relictuels et menacés. Signalée pour la première fois en France par Clauzade et Roux en 1972 dans les fosses de Fournès (Gard), elle était présumée éteinte depuis l'installation d'une briqueterie sur ce site en 1978. Elle a cependant été redécouverte en 2025 avec l'identification de huit populations, ce qui confirme sa persistance dans cette localité historique. L'analyse morpho-anatomique des spécimens rattache ces populations à la sous-espèce *G. asteriscus* subsp. *asteriscus*. Une compilation des données d'occurrences mondiales pour cette espèce, provenant de bases de données internationales telles que GBIF et iNaturalist, ainsi que la bibliographie, montre une répartition mondiale avec quatre grands ensembles : Europe, Amérique du Nord, Amérique du Sud (Pérou), et Asie (nord de la Chine, Kirghizistan, Pakistan, Russie). Néanmoins, en l'absence de données moléculaires sur cette espèce, nous ne pouvons pas confirmer qu'il s'agisse d'une ou plusieurs espèces. En Europe centrale, l'espèce peut se montrer localement abondante, mais sa distribution reste fragmentée et confinée à des zones réduites. En France, trois stations avérées sont connues : Fournès (Gard), Hautes-Pyrénées et Maurienne (Savoie). Les observations récentes confirment l'intérêt patrimonial du site des fosses de Fournès, qui abrite également d'autres lichens rares et déterminants de ZNIEFF (*Acarospora nodulosa*, *Diploschistes diacapsis*), ainsi qu'une flore vasculaire de grand intérêt (*Stipellula parviflora*, *Strigosella africana*). Trois espèces de lichens sont par ailleurs signalées pour la première fois dans le département du Gard : *Caloplaca raesaenenii*, *Diplotomma muro-rum* et *Placidium tenellum*. La forte sensibilité à l'érosion du sol au sein de cette localité, amplifiée par les menaces d'origine anthropique (extraction du sol, agriculture, changement climatique) justifie l'intégration de *G. asteriscus* à la liste rouge des lichens de France ainsi que la mise en place de mesures de conservation ciblées pour protéger ces milieux fragiles.

Abstract. The Star lichen, *Gyalidea asteriscus* (Anzi) Aptroot & Lücking, is a rare species restricted to calcareous or loess soils. It is confined to relict and threatened xerothermic (or steppe) habitats. First recorded in France by Clauzade and Roux in 1972 in the Fournès Badlands, it was considered extinct following the establishment of a brickworks on this site in 1978. Its rediscovery in 2025, with the identification of eight populations, confirms its persistence in this locality. Morphological and anatomical analysis of the specimens establishes these specimens as *G. asteriscus* subsp. *asteriscus*. Compilation of worldwide data from GBIF, iNaturalist and literature highlights a fragmented distribution across four main regions: Europe, North America, South America (Peru), and Asia (northern China, Kyrgyzstan, Pakistan and Russia). However, most of these records are based on historical data and likely no

longer reflect the current distribution of the species. The absence of molecular data also leaves open the question of whether these records represent a single species or a complex. In central Europe, populations can be locally abundant, but their distribution is fragmented and confined to small areas. In France, three confirmed sites are currently known: Fournès (Gard), Hautes-Pyrénées and Maurienne (Savoie). Recent surveys underline the patrimonial value of the Fournès Badlands, which also host other rare lichens (*Acarospora nodulosa*, *Diploschistes diacapsis*) and noteworthy vascular flora (*Stipellula parviflora*, *Strigosella africana*). Three lichenized fungi are also newly reported for the Gard department: *Caloplaca raesaenii*, *Diplotomma murorum* and *Placidium tenellum*. The combination of threats such as active soil erosion in the locality, amplified by human activities (soil extraction, agriculture and climate change), support the inclusion of *G. asteriscus* on the French Red List of lichens and the need for targeted conservation measures for these fragile areas.



Fig. 1. *Gyalidea asteriscus*, fosses de Fournès. Photos terrain, M. Bertrand.

Introduction

En 1972, Clauzade et Roux publient une description de la végétation lichéno-bryophytique des fosses de Fournès (Gard) et mentionnent pour la première fois en France *Gyalidea asteriscus* (Anzi) Aptroot &

Lücking [\equiv *Solorinella asteriscus* Anzi] dans cette station xérothermique (CLAUZADE et ROUX 1972) (fig. 1). La description du site et de son écologie sont abondamment détaillées par les auteurs (fig. 2A–C). Cependant l'installation d'une briqueterie en 1978 a depuis fait disparaître les trois placettes répertoriant *G.*

asteriscus. De ce fait, l'espèce, jamais revue depuis sur le site, a été déclarée éteinte dans le département du Gard (ROUX et coll. 2025).

En 2025, lors de nouvelles prospections sur le site des fosses de Fournès dans le but d'obtenir de nouveaux spécimens frais dans le cadre de l'étude taxonomique et phylogénétique de la famille des Gomphillaceae Walt. Watson par le second auteur, l'espèce a de nouveau été observée sur site. En effet, huit populations indépendantes et réparties sur l'ensemble du site ont pu être identifiées, non sans mal car très peu visibles. Lorsque les conditions climatiques sont chaudes et sèches, ce qui est le cas une grande partie de l'année dans cette station, cette espèce passe pratiquement inaperçue sur les croutes marneuses induites de ces « tonsures à cryptogames », ce qui explique probablement qu'elle n'ait pas été revue depuis cinquante ans.

Gyalidea asteriscus [\equiv *Solorinella asteriscus*] constitue un cas d'étude particulièrement intéressant sur le plan nomenclatural, systématique et écologique. Nous prenons l'opportunité de cette redécouverte pour faire ici un *synopsis* de l'espèce et quelques compléments à la connaissance de cette espèce sur ce site.

Dans le « Catalogus licheninum », ANZI (1860 : 37) établit le genre monospécifique *Solorinella* Anzi pour *Solorinella asteriscus* Anzi, une espèce découverte sur sol calcaire près de Madesimo, dans le nord de la Lombardie (Italie). L'année suivante, STIZENBERGER (1861) décrit indépendamment la même espèce sous le nom d'*Actinopelte theobaldii* Stizenb. La position systématique de *Solorinella asteriscus* demeura incertaine pendant plus d'un siècle (APTROOT et LÜCKING 2002, 2003 ; VEZDA et POELT 1969). Initialement placée dans la tribu des *Lecanoreae*, sous tribu des *Pannarieae* (Anzi 1860), l'espèce fut ultérieurement transférée dans les *Peltigeraceae* Dumort., notamment par Zahlbruckner (1907) à côté des genres *Nephroma* Ach., *Peltigera* Willd. et *Solorina* Ach. en raison de ressemblances superficielles avec *Solorina bispora* Nyl. (VEZDA et POELT 1969). Ce rapprochement reposait en effet sur la morphologie des apothécies, un thalle foliacé très réduit, un mode de vie sur sol (terricole) ainsi que la production de spores unispores. Les petits lobes formant les branches des apothécies « étoilées » de *S. asteriscus* étaient alors interprétés comme étant le prolongement du thalle, une organisation comparable à ce qui est observé pour les lichens du genre *Solorina*.

L'étude ontogénétique des apothécies réalisée par Vězda et Poelt (1969) montra toutefois que ces lobes étaient générés en réalité pour partie par l'excipulum des apothécies, ce qui conduisit les auteurs à placer *Solorinella* dans la famille des *Gyalectaceae* Zahlbr. Par la suite, Vězda (1979) révisa ce classement et transféra le genre *Solorinella* dans les *Asterothyriaceae* Walt. Watson, en raison d'une proximité morpho-anatomique avec le genre *Gyalidea* Lettau ex Vězda. Ce dernier avait déjà été déplacé des *Gyalectaceae* vers les *Asterothyriaceae* du fait de son affinité avec le genre *Tricharia* Fée (VEZDA 1966 : 312). Par la suite, une nouvelle révision fut proposée par VEZDA et POELT (1990), qui introduisirent la nouvelle famille des *Solorinellaceae* Vezda & Poelt afin de regrouper les genres *Gyalidea*, *Linhartia* et *Solorinella*.

Ce n'est que plus récemment que *Solorinella asteriscus* a été reconnue comme appartenant au genre *Gyalidea* (APTROOT et LÜCKING 2002, 2003). La découverte d'espèces telles que *Gyalidea multispora* Lumbsch & Vězda, présentant un ensemble de caractères morphologiques et anatomiques intermédiaires entre *Gyalidea* et *Solorinella* (c'est-à-dire la production polysporée typique de *Solorinella*, mêlée à un excipulum non lobé, caractéristique de *Gyalidea*), a rendu la distinction entre ces deux genres compliquée (VEZDA *et al.* 1990 : 527 ; APTROOT et SIPMAN 1991 : 228). S'appuyant sur une analyse phylogénétique basée sur le phénotype, intégrant 125 caractères morpho-anatomique codés en binaire (présence/absence) pour 24 espèces, APTROOT et LÜCKING (2002) mirent en synonymie le genre *Solorinella* avec le genre *Gyalidea*. En parallèle, LÜCKING (1999) ainsi que HENSSEN et LÜCKING (2002) entreprirent une révision de la famille des *Asterothyriaceae*, basée sur l'étude morphologique, anatomique et ontogénétique de représentants des genres *Asterothyrium*, *Gyalidea* (incluant *Solorinella*) et *Psorotheciopsis* (incluant *Linhartia*). Ces travaux démontrèrent l'absence de caractères phénotypiques solides pour distinguer les *Asterothyriaceae* des *Solorinellaceae*, ce qui conduisit à la fusion des deux familles sous le nom d'*Asterothyriaceae* (HENSSEN et LÜCKING 2002).

Finalement, sur la base des dernières phylogénies moléculaires publiées, le genre *Gyalidea* est actuellement inclus dans un grand clade reconnu implicitement comme la famille des *Gomphillaceae*, englobant les familles *Asterothyriaceae* et *Solorinellaceae* (XAVIER-LEITE *et al.* 2022 ; LEBRETON *et al.* 2025 ; PIATEK *et al.* 2025).



Fig. 2. Fosses de Fournès. A. Le site hors de l’empreinte de la briqueterie. **B.** Croûtes au sol. **C.** Croûtes envahies par la végétation steppique. Photos A–C, M. Bertrand.

Matériel et méthode

Nous avons observé huit populations différentes et indépendantes sur la totalité du site, et collecté sur deux populations des spécimens dédoublés, d'une part pour herbier (personnel du premier auteur) et d'autre part pour séquençage ultérieur (second auteur).

Les spécimens ont été étudiés avec un microscope optique ($\times 100$; $\times 600$; $\times 1000$), montés dans l'eau et dans le bleu coton lactophénolé. La réaction à l'iode de l'hyménium et des asques a été étudiée après traitement avec KOH 10 % dans une solution de Lugol. Les dimensions des spores mesurées (mortes dans K 10 % puis rincées à l'eau) sont présentées sous la forme (min.) (10 % – *moyenne* – 90 %) (max.).

Compilation des données bibliographiques

Dans le cadre de ce travail, une compilation des données d'occurrences provenant de la bibliographie, de l'infrastructure de données du Global Biodiversity Information Facility (GBIF, <https://www.gbif.org/>) et du réseau citoyen iNaturalist (<https://www.inaturalist.org/>) a été entreprise. Notre compilation s'est appuyée sur les données dont la source était aisément vérifiable. Pour GBIF nous avons formé un jeu de données composé uniquement de données issues de spécimens conservés dans des herbiers internationaux. La projection de ces données sur une carte nous a permis de vérifier les occurrences douteuses (exemple, l'occurrence 1086214506 de GBIF a été géolocalisée de manière erronée en Russie ; la référence herbier de ce spécimen, <https://herbarium.nrm.se/specimens/L6812>, nous a permis de corriger sa localité en Alaska). Concernant iNaturalist, nous avons extrait uniquement des occurrences dont les photos étaient fournies. L'espèce étant facilement identifiable sur base photo sans étude microscopique, nous avons pu confirmer l'identification. Une recherche complémentaire a été menée dans l'herbier PC (MNHN) puisque seulement 5% des spécimens ont été digitalisés (ou informatisés), afin d'identifier d'éventuelles localités inédites. Ainsi, nous avons compilé 170 occurrences pour cette espèce dont les dates d'observation s'étalent entre 1854 et 2025.

Distribution mondiale

La répartition mondiale montre à ce jour quatre aires principales disjointes: Europe, Amérique du Nord, Amérique du Sud et Asie (fig. 3).

En effet, depuis sa découverte, *Gyalidea asteriscus* a été mentionnée en Scandinavie (AHLNER 1949 ; WESTBERG *et al.* 2021), en Europe centrale et méridionale (SUZA 1935 ; CLAUZADE et ROUX 1972 ; ARNOLD 1873 ; FARKAS et LOKÖS 1994 ; HENSSEN et LÜCKING 2002 ; GARDIENNET 2015 ; NIMIS *et al.* 2018 ; ROUX et coll. 2025), en Amérique du Nord (MCCUNE et ROSENTRENTER 2014 ; MCCUNE 2017 ; TIMDAL et RUI 2024), en Amérique du Sud au Pérou (THOR 1984 ; VEZDA *et al.* 1990), dans le nord de la Chine (YANG et WEI 2009), au Kirghizistan (BEYBULATOVA 1988), au Pakistan (AHMAD 1965), en Alaska (DILLMAN *et al.* 2012) et en Russie (MARKRYI 1981, 1990a, 1990b, 2008 ; KHARPUKHAeva 2013 ; KHARPUKHAeva et LISHTVA 2020 ; SEDELNIKOVA 2001, 2013 ; LISHTVA 2025).

En Europe centrale, SUZA (1935) a produit une analyse phytogéographique fine et a compilé toutes les occurrences connues de l'espèce jusqu'à la fin de l'année 1933. Il a ainsi montré que *Gyalidea asteriscus* est inféodé à des substrats meubles, calcaires ou loessiques¹ et abondant sur pentes sèches exposées. Sa répartition actuelle en Europe apparaît morcelée et confinée à des zones relictuelles correspondant à des steppes de loess et autres zones xérothermes. La majorité des populations connues se trouvent à basse altitude (100–300 m), cependant des populations alpines ou montagnardes subsistent vers 1000 à 2000 m d'altitude. Notre compilation de données, qui intègre aussi des données anciennes (avant 1995) souligne le besoin d'actualiser l'état des populations historiques en Europe. Déjà SUZA (1935) signalait l'abondance de l'espèce dans la vallée du Danube (Slovaquie), là où les images satellites révèlent aujourd'hui une forte urbanisation et la conversion de parcelles en zone agricole. La disparition de l'habitat de *Gyalidea asteriscus* était déjà mentionnée par SUZA (1935 : 10) qui constatait la régression de plusieurs populations et le

¹Un sol loessique est un sol développé à partir du loess, un dépôt de poussières fines (surtout du limon) transportées par le vent et accumulées lors des périodes

froides du Quaternaire, en bordure des grands glaciers ou des zones désertiques (ANTOINE 2002).

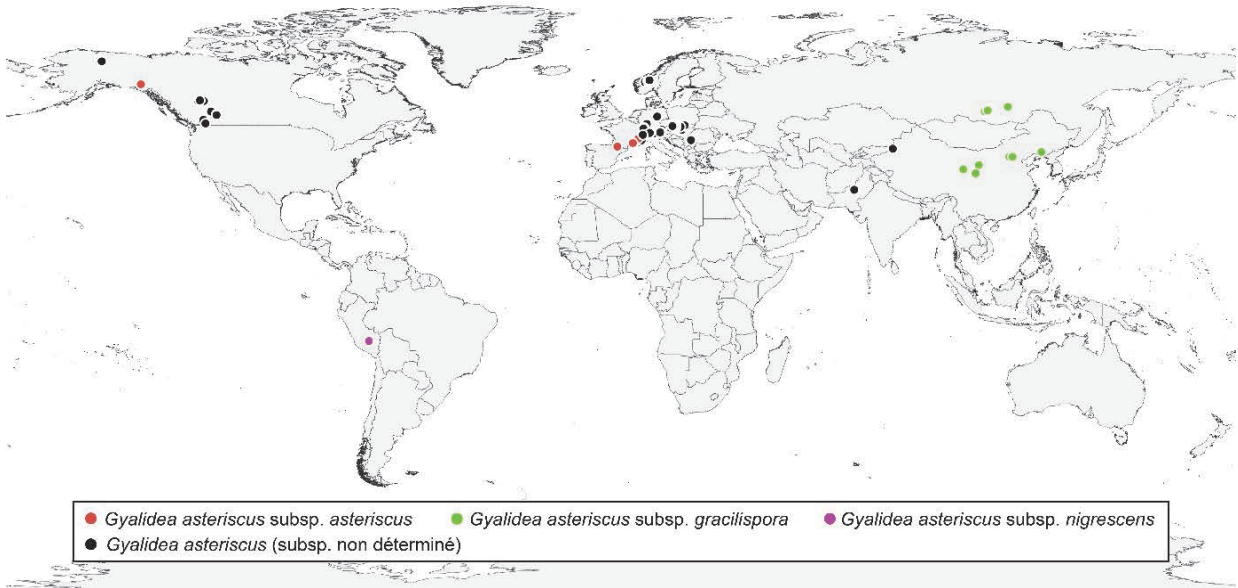


Fig. 3. Répartition mondiale de *Gyalidea asteriscus* d’après la bibliographie, GBIF et iNaturalist. Pour GBIF, seules les données d’herbier géoréférencées (et donc vérifiables) ont été utilisées (<https://doi.org/10.15468/dl.jhc2fw>). Pour les données iNaturalist, les occurrences comportant des photographies des spécimens ont été sélectionnées. Le fond de carte provient de la base de données des zones administratives mondiales (<https://gadm.org/>). La compilation des données d’occurrences de *G. asteriscus* utilisée pour produire cette carte est disponible en annexe (<https://doi.org/10.5281/zenodo.17161676>).

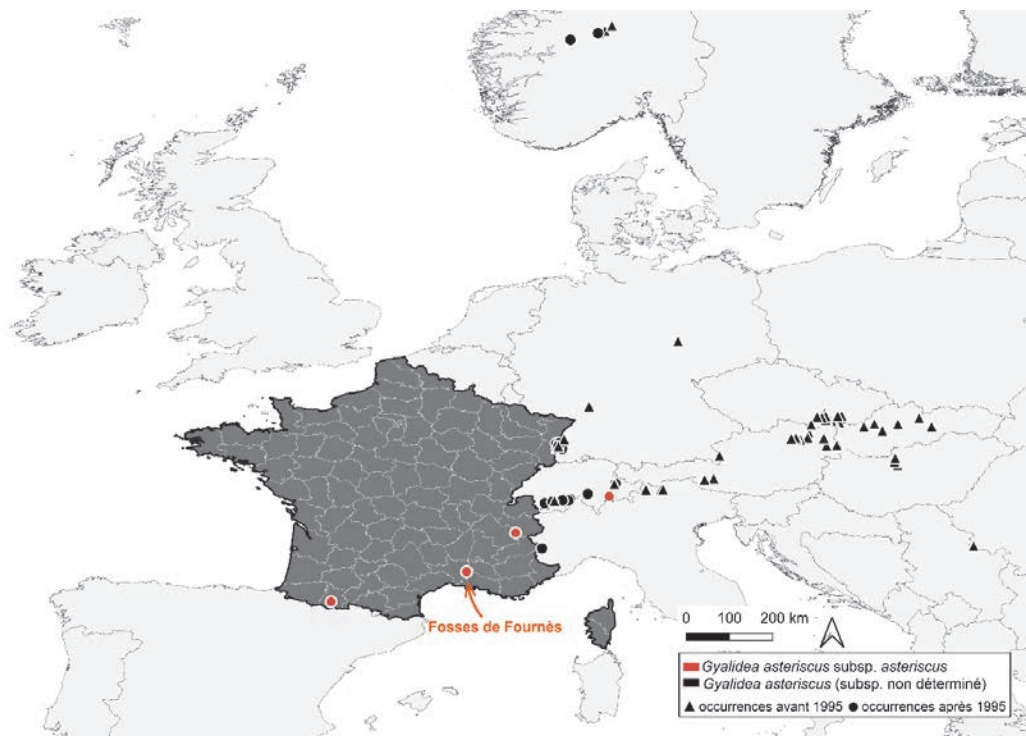


Fig. 4. Répartition européenne de *Gyalidea asteriscus* d’après la bibliographie, GBIF et iNaturalist. Pour plus de détails, voir la légende de la figure 3.

risque de disparition de l'espèce en Europe, notamment à cause de la mise en culture (vignobles). FAR-KAS et LOKÖS (1994 : 26) notaient la difficulté à retrouver l'espèce dans certaines localités après 1974, avançant deux hypothèses : (i) la destruction de l'habitat par l'urbanisation, l'agriculture et l'industrie ; (ii) des thalles moins visibles, possiblement en lien avec la pollution atmosphérique (réduction de la taille des thalles) rendant l'espèce moins détectable sur le terrain. Bien que discret et de petite taille, ce lichen a cependant pu être observé lors d'inventaires participatifs. Dans ce cadre, iNaturalist a permis de confirmer sa présence récente en 2017 et en 2025 dans le massif loessique du Kaiserstuhl (Allemagne). Déjà signalée dès 1893 dans cette localité, sa présence est ainsi réactualisée (fig. 4).

En France, seulement trois stations sont actuellement connues : la station historique des fosses de Fournès (Gard, alt. 80 m) découverte par CLAUZADE et ROUX (1972), une station en Maurienne (Savoie, alt. 1540 m) découverte par Alain GARDIENNET (2015) et une station dans les Hautes-Pyrénées (alt. 2350 m) découverte par Etienne Florence (ROUX et coll. 2025) (fig. 3). L'espèce avait été mentionnée en 1876 par erreur par Magnin en Ubaye (Alpes-de-Haute-Provence) (MAGNIN 1876a, 1876b ; FLAHAUT et HUE 1899), faits détaillés dans ROUX et coll. (2025).

Bien que sa répartition soit mondiale, cette espèce figure sur les listes rouges de plusieurs pays ou régions (République tchèque, Italie, Suisse, Oblast d'Irkoutsk, République de Bouriatie...) (KRASNAYA 2020, 2023 ; LISHTVA 2025 ; LISKA *et al.* 2008 ; NIMIS *et al.* 2025 ; SCHEIDEGGER et CLERC 2002).

Description des spécimens de Fournès

Thalle sous forme de « lobes » triangulaires entourant l'apothécie, en forme d'étoile à 4-5 branches centrées sur le disque (fig. 5C et 5D). Ces « lobes en étoile » sont en fait issus de l'hypothécium de l'apothécie, pour une partie proche de l'apothécie, mais aussi d'hyphes émanant de la couche algale pour la partie plus latérale (POELT et VEZDA 1969). Les hyphes sont prosoplectenchymateux anastomosés (bien visibles après dilution dans K) densément parallèles entre eux. À maturité, les hyphes des lobes en étoile meurent par leur extrémité puis s'abrasent, et il n'est pas rare que le lobe se fissure. Algues vertes

chlorococcoïdes de 6–14,5 µm de diamètre, en couche régulière lorsque l'apothécie est jeune et devenant très irrégulière en épaisseur lorsque l'excipulum se fissure et permettant la remontée d'algues dans le prosoplectenchyme (fig. 5A). **Apothécies** de 0,4–1,2 mm, à disque de brun foncé à noirâtre. Hyménium 80–105 µm de haut, à paraphyses simples de 0,3–1,7 µm d'épaisseur à mi-hauteur et peu enflées au sommet (2,0–2,8 µm épaisseur). Épithécium brun moyen un peu verdâtre jaunâtre, K–, non cristallisé. Sub-hyménium d'incolore à brun très pâle. Hypothécium prosoplectenchymateux, mince, incolore. Ce dernier se transforme en continuité en parathécium qui s'épaissit vers l'extérieur pour former des « lobes en étoile » caractéristiques. Asques 72–95 × 13–20 µm, polysporés (env. 50), à tholus type *Tremolecia* (tholus épais KI–, sans chambre oculaire). Spores incolores, ellipsoïdales à oblongues, (0)1 cloison, avec 1 ou 2 guttules lorsque vivantes, 9–10,4–12(13) × 3–3,8–4,5(5) µm, ratio L/1 = 1,9–2,79–3,4 (N=28) (fig. 5B).

Pycnides non vues.

Chimie : aucun métabolite secondaire présent, thalle et apothécies R–.

Spécimens examinés : FRANCE. GARD (30). Fournès, fosses de Fournès : le long du chemin au nord-est de la briqueterie, au sol sur croutes indurées des marnes calcaires, alt. 40 m, E 04,60524°, N 43,92737°, 05/06/2025, leg. et det. M. Bertrand et J. Molina, *MBe8229* ; derrière le cimetière, au sol sur croutes indurées des marnes calcaires, alt. 40 m, E 04,60205°, N 43,92515°, 05/06/2025, leg. et det. M. Bertrand et J. Molina, *MBe8228*.

Discussion

Taxonomie. L'espèce *Gyalidea asteriscus* comporte actuellement 3 sous-espèces reconnues (THOR 1984 ; YANG et WEI 2009 ; LISHTVA 2025) :

G. asteriscus subsp. *asteriscus* (Anzi) Aptroot & Lücking *Bibliotheca Lichenologica*, 86 : 67 (2003).

Basionyme : *Solorinella asteriscus* Anzi, *Catal. Lich. Sondr.* p. 37 (1860).

Sur caractères comparables aux deux autres sous-espèces et sur matériel européen examiné par lui-même, THOR (1984) précise un hyménium de 53–107 µm de haut à paraphyses de 1 µm d'épaisseur, des asques de 42–106 × 12–24 µm, des spores de 8–10 × 3–4 µm. Cependant, WIRTH *et al.* 2013 précisent 11–17 × 3–4 µm pour les spores, il en est de même pour notre matériel de Fournès : 9–13 × 3–4,5 µm. Le matériel nord-américain semble

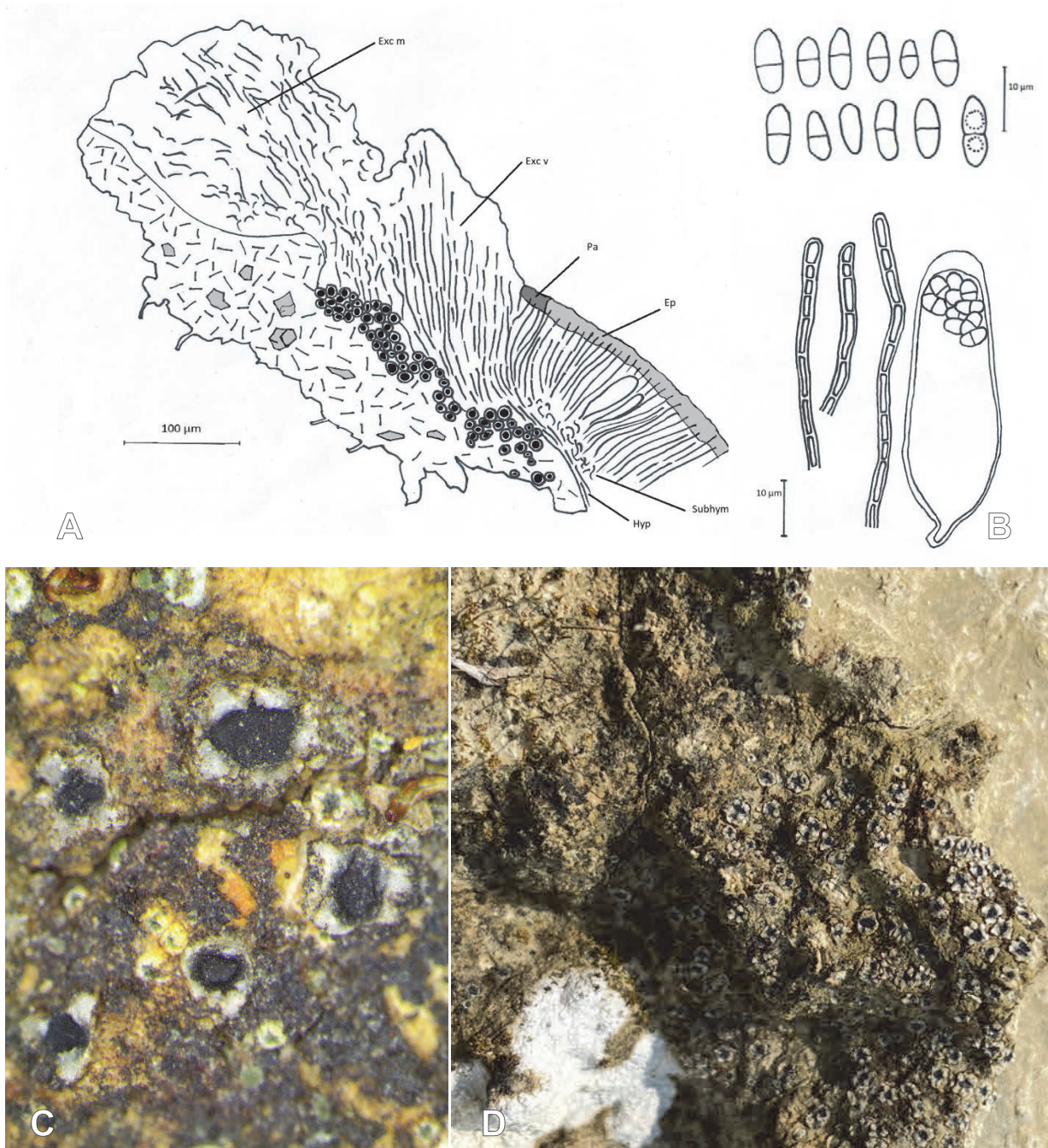


Fig. 5. *Gyalidea asteriscus*, Fournès. **A.** Coupe de l'apothécie : *Exc m*, excipulum mort; *Exc v*, excipulum vivant; *Pa*, parathécium; *Ep*, épithécium; *Subhym*, subhyménium; *Hyp*, hypothécium. **B.** Asque polysporé, paraphyses et ascospores uniséptés. **C.** Apothécies. **D.** Thalle apothécié de *Gyalidea asteriscus* in situ. Photos terrain M. Bertrand.

présenter des caractéristiques analogues : $8\text{--}15 \times 4\text{--}5 \mu\text{m}$ (MCCUNE 2017).

G. asteriscus subsp. *gracilispora* Jun Yang & J. C. Wei
Mycotaxon, 109 : 373–377.

Sous-espèce des sols arides du nord de la Chine et de Sibérie. Elle se distingue des deux autres sous-espèces par ses paraphyses plus larges ($2\text{--}3 \mu\text{m}$ d'épaisseur), des asques plus petits ($52\text{--}82 \times 10\text{--}$

17 µm) et des spores plus étroites (7,5–17,5 × 2,5–3,5 µm) (YANG et WEI 2009 ; LISHTVA 2025).

G. asteriscus subsp. *nigrescens* (G. Thor) Jun Yang & J. C. Wei

Mycotaxon, 109 : 376 (2009).

Basionyme : *Solorinella nigrescens* G.Thor, *Nordic Journal of Botany*, 4(6): 823 (1985, “1984”). [≡ *Solorinella asteriscus* subsp. *nigrescens* (G.Thor) Vězda, Lumbsch & Øvstedal, *Nova Hedwigia* 50(3–4): 528 (1990)].

Cette sous-espèce du Pérou (actuellement, une seule occurrence référencée dans le monde) diffère de subsp. *asteriscus* par son disque de verdâtre-noir à noir, ses paraphyses de 2 µm d'épaisseur, les spores statistiquement un peu plus longues et un peu plus larges (11–14 × 3–5 µm), un hyménium un peu plus haut (74–148 µm) et des asques un peu plus longs (THOR 1984). Cependant, d'après VEZDA *et al.* (1990), cette sous-espèce ne se distingue pas clairement de *G. asteriscus* subsp. *asteriscus* en raison d'un chevauchement des mesures de spores entre ces deux taxons.

En dépit du manque d'exhaustivité des données morpho-anatomiques précises associées à chaque occurrence publiée, YANG et WEI (2009) et LISHTVA (2025) ont tenté de faire une étude comparative des trois sous-espèces. Certains caractères sont peu diagnostiques, mais on peut retenir que l'épaisseur des paraphyses et la taille des spores (statistiquement) sont les plus pertinentes comme précisé ci-dessus. Ainsi nos spécimens de Fournès appartiendraient à la sous-espèce *asteriscus*, comme l'ensemble du matériel européen et nord-américain, la sous-espèce *gracilispora* n'est pour l'instant observée qu'en Asie orientale et la sous-espèce *nigrescens* uniquement au Pérou. À ce jour, aucune donnée moléculaire (séquences ADN) n'est disponible pour ces sous-espèces, de sorte qu'il n'est pas possible de confirmer s'il s'agit véritablement de taxons distincts.

Habitat. Les stations de Fournès sont particulièrement xérothermiques et de basse altitude (comparativement aux autres occurrences mentionnées en Europe : 40 m versus 200–2350 m d'altitude). L'espèce est présente au sol, sur des croutes indurées plus ou moins horizontales en milieu ouvert au sommet d'assises marneuses du Plaisancien, avec une végétation typiquement méditerranéenne, dont la particularité est un biotope sur marnes ravinées en milieu méditer-

ranéen. Les formations végétales sur les croupes marneuses sont représentées par des plantes annuelles (*Bombacillaena erecta*, *Brachypodium hybridum*, *Bromus madritensis*, *B. rubens*, *Euphorbia exigua*, *E. sulcata*, *Hippocrepis biflora*, *H. ciliata*, *Linum strictum*, divers *Medicago* dont *M. monspeliaca* et plusieurs *Trifolium* ou *Vicia* comme *Vicia sallei* Timb.-Lagr.) mais aussi par des plantes pérennes (*Brachypodium retusum*, *Camphorosma monspeliaca*, *Stipellula parviflora*...) et des arbustes méditerranéens (*Cistus albidus*, *Phillyrea angustifolia*, *Quercus coccifera*, *Rhamnus alaternus*...). Les bas-fonds sont envahis par des pelouses à brome dressé (*Bromus erectus*) et des fourrés à ronces (*Rubus ulmifolius*), tamaris (*Tamarix gallica*), frênes (*Fraxinus angustifolia*) et ormes (*Ulmus minor*) ou encore le genêt d'Espagne (*Spartium junceum*), avec cette année une explosion de trèfle pourpre (*Trifolium purpureum*). Lorsque la végétation évolue (en l'absence de pâturage), elle tend à des formations boisées à chêne vert, mais l'érosion toujours active maintient ces milieux ouverts et le climat local limite l'installation de couverts denses sur les croupes, permettant aux plantes annuelles, aux lichens et à certaines mousses de perdurer. Cette année dont le printemps a été particulièrement arrosé a fait s'effondrer des pans entiers de « falaises » marneuses suite à l'écoulement en profondeur de l'eau créant des crevasses et des galeries souterraines.

Dans ces stations, nous avons pu identifier les espèces accompagnantes suivantes (fig. 6A–F) : *Acarospora nodulosa* (chénotype reagens), *Cladonia pyxidata*, *Diploschistes diacapsis*, *Diplotomma murorum*, *Endocarpon pusillum*, *Enchylium tenax*, *Gyalolechia fulgens*, *Kuettlingeria teichobolita*, *Lathagrimum cristatum* var. *marginale*, *Placidium tenellum*, *P. rufescens*, *Psora decipiens* (chénotype K+ rouge à acide norstictique), *Squamarina lentigera*, *Thaloidima sedifolium*, *Toniniopsis aromatica* et *Verrucaria viridula*. Par rapport à la liste des espèces terricoles des « tonsures à cryptogames » publiée par CLAUZADE et ROUX en 1972, nous n'avons pas pu retrouver *Gyalolechia desertorum*, mais l'identification sur terrain reste difficile sans la microscopie et malgré plusieurs prélèvements, nous avons seulement pu identifier *G. fulgens*. Quant au surprenant « *Buellia nivea* (Anzi) Zahlbr. ? », de semblable à l'espèce recherchée, nous avons seulement observé *Diplotomma murorum*, à spores triseptées, que nous avons récolté, associé à *K. teichobolita* directement sur croutes au sol.

Tab. 1. *Gyalidea asteriscus*. Étude comparative des stations écologiques françaises connues.

	Fournès (Gard) CLAUZADE et ROUX (1972) et présent travail	Saint-Sorlin-d'Arves (Savoie) GARDIENNET (2015) et comm. pers.	Estaing (Hautes-Pyrénées) E. Florence <i>in</i> ROUX et coll. (2025)
Alt. (m)	40	1540	2350
Habitat	Sur croutes indurées +/- horizontales sur des marnes calcaires raviniées et des sols steppiques à végétation méditerranéenne. Station de type très xérothermique.	Affleurements marno calcaires au sommet de ravines, en milieu ouvert orienté vers l'Ouest. Station de type ensoleillée et chaude	Sol calcaire d'une tonsure dans une pelouse subalpine Station de type ensoleillée et chaude
Étage de végétation	Mésoméditerranéen	Base du subalpin	Subalpin
Principaux lichens accompagnants	<i>Acarospora nodulosa</i> , <i>Diploschistes diacapsis</i> , <i>Enchylium tenax</i> , <i>Gyalolechia desertorum</i> , <i>G. fulgens</i> , <i>Lathagrium cristatum</i> var. <i>marginale</i> , <i>Placidium rufescens</i> , <i>Psora decipiens</i> , <i>Verrucaria viridula</i> .	<i>Enchylium tenax</i> var. <i>corallinum</i> , <i>Gyalolechia bracteata</i> var. <i>alpina</i> , <i>Lathagrium cristatum</i> var. <i>cristatum</i> , <i>Peltigera rufescens</i> , <i>Toninia tristis</i> subsp. <i>asiae-centralis</i> .	?

Si on compare les écologies des trois stations françaises connues (tab. 1), il apparaît bien que *Gyalidea asteriscus* montre une amplitude altitudinale assez forte, intégrant des conditions environnementales allant bien au-delà de celles seules que peut apporter la nature xérothermique d'une station très méditerranéenne. Les espèces accompagnantes réputées thermophiles, *A. nodulosa*, *D. diacapsis*, et *G. desertorum*, ne sont pas du tout présentes dans les stations nettement plus alticoles. La nature substratique marno calcaire du sol, toujours friable semble un critère d'importance et l'espèce semble toutefois s'accommoder de conditions plus ou moins hélioxéothermiques quelle que soit l'altitude.

Il semblerait donc, comme le mentionnent GARDIENNET (2015) et ROUX et coll. (2025), que cette espèce doit encore être recherchée dans des milieux similaires. Par exemple, des prospections dans les marnes calcaires de l'Aptien du bassin d'Apt (Vaucluse) déjà réalisées par le premier auteur n'ont pour l'instant jamais mis en évidence ces associations. Outre les espèces accompagnantes plus aisées à observer, la discrétion de *G. asteriscus* seul peut laisser

penser qu'un certain nombre de milieux propices restent encore à prospecter. En même temps, le manque de données chorologiques en France est aussi une limite à une meilleure compréhension de son écologie précise.

Nouveautés pour le département du Gard

Diplotomma murorum, *Placidium tenellum* et *Caloplaca raesaenii* ce dernier trouvé abondamment sur les vieilles souches mortes de *Camphorosma monspeliaca*.

Conclusion

Gyalidea asteriscus est une espèce rare, enfin retrouvée sur son site historique en France, pour laquelle nous avons pu repréciser ses caractères phénotypiques et caractériser la sous-espèce. Cette espèce est difficile à repérer sur le terrain du fait de sa taille et de sa couleur apparente grise lorsque celle-ci est sèche. Son identification est plus aisée lorsque le sol est humide, l'aspect étoilé ressortant de manière plus visible. Trois sites sont répertoriées en France, mais il n'est pas impossible qu'elle existe encore sur d'autres terrains analogues, marneux calcaires.

Il est intéressant de préciser que le site xéothermique des fosses de Fournès, comme l'ont déjà détaillé CLAUZADE et ROUX en 1972, est particulièrement intéressant par les formations de croûtes lichénisées abritant des espèces rarement observées en France. Ces croûtes jouent un rôle écologique essentiel dans le maintien et la stabilisation des sols : elles limitent l'érosion, favorisent la rétention hydrique et enrichissent localement les substrats pauvres, permettant l'installation d'autres organismes (BELNAP et LANGE 2013 ; WEBER *et al.* 2022). La disparition de ces croûtes biologiques entraînerait une déstabilisation des sols déjà soumis à une forte érosion.

La nature même de ces marnes plaisanciennes calcaires rend en effet le site des fosses de Fournès vulnérable, l'érosion minant progressivement ses assises et les croûtes indurées qui les surmontent. À cela, s'ajoute l'exploitation du sous-sol par la briqueterie, qui contribue à grignoter du terrain. Compte tenu de sa rareté et de la fragilité de son habitat, nous recommandons l'intégration de *Gyalidea asteriscus* à la liste rouge des lichens de France. La conservation de cette espèce très rare en France, dépend de la préservation de son habitat dont le site des fosses de Fournès fait partie. Il en va de même pour *Acarospora nodulosa* et *Diploschistes diacapsis* présents dans cette localité.

Par ailleurs le site recèle aussi une flore phanérogamique remarquable, avec quelques raretés caractéristiques de ce biotope particulier. On y trouve notamment la seule station française d'une graminée des zones semi-arides du bassin méditerranéen, *Stipellula parviflora* (L.) M. Röser & H.M. Hamasha (= *Stipa parviflora* Desf.) en fleurs au moment de l'herborisation (espèce protégée au plan régional), ainsi qu'une des rares stations françaises de *Strigosella africana* (L.) Botsch (= *Malcolmia africana* (L.) W.T. Aiton), crucifère observée en fruits dont quatre stations spontanées sont connues en France.

Ainsi, le site des fosses de Fournès présente un fort intérêt écologique tant par sa fonge lichénique que par sa flore. Toutefois, les risques d'érosion naturelle et d'exploitation menacent potentiellement la pérennité de ces écosystèmes. Il nous paraît donc important de les recenser comme zones sensibles à protéger. Ce site a d'ailleurs été inventorié dans le recensement des ZNIEFF d'Occitanie sous le code 910011546 « Fosses de Fournès » principalement (et c'est l'un des rares de l'inventaire) pour sa richesse li-

chénique car plusieurs lichens (*Acarospora nodulosa*, *Diploschistes diacapsis*, *Gyalidea asteriscus*) sont déterminants de ZNIEFF (BERTRAND *et al.* 2023).

Remerciements

Nous remercions Sébastien Leblond (PatriNat) pour la recherche de spécimens supplémentaires dans l'herbier PC (bien qu'aucun échantillon n'ait pu être retrouvé), Édit Farkas (HUN-REN Centre for Ecological Research) pour son aide dans l'obtention de références bibliographiques, notamment l'article de Farkas et Lókös (1994), ainsi que Alain Gardiennet pour les informations complémentaires fournies sur l'écologie des stations à *Gyalidea asteriscus* de Savoie.

Nos remerciements vont également à Olivier Bricaud pour la relecture du manuscrit et pour les suggestions apportées qui ont amélioré ce travail et à Barbara Brown pour la revue de l'abstract.

Bibliographie

- AHMAD S., 1965. — A preliminary contribution to the lichen-flora of West Pakistan. *Biologia* (Lahore), 11 : 21–47.
- AHLNER S., 1949. — Contribution to the Lichen flora of Norway I. *Solorinella asteriscus* Anzi new to Scandinavia. *Svensk botanisk Tidskrift*, 43, 157–162.
- ANTOINE P., 2002. — Les loess en France et dans le Nord-Ouest européen. *Revue française de Géotechnique*, 99 : 3–21. <https://doi.org/10.1051/geotech/2002099003>
- ANZI M., 1860. — *Catalogus lichenum quos in provincia Sondriensi et circa novum-comun collegit et in ordinem systematicum digessit*. Novi-Comi, 170 p.
- APTROOT A. et SIPMAN H., 1991. — New lichens and lichen records from New Guinea. *Willdenowia*, 221–256.
- APTROOT A. et LÜCKING R., 2002. — (1540) Proposal to conserve *Gyalidea* (lichenized fungi: Asterothyriaceae, Ostropales) against an additional name, *Solorinella*. *Taxon*, 51(3) : 565–565.
- APTROOT A. et LÜCKING R., 2003. — Phenotype-based phylogenetic analysis does not support generic separation of *Gyalidea* and *Solorinella* (Ostropales : Asterothyriaceae). *Bibliotheca Lichenologica*, 86 : 53–78.
- BERTRAND M., ROUX C. et TIRMARCHE J., 2023. — Essai d'utilisation d'une méthode de hiérarchisation pour l'établissement d'une liste provisoire de lichens déterminants de ZNIEFF : application à la région Languedoc-Roussillon (France méridionale). *Bulletin d'information de l'Association française de lichénologie*, 48(1) : 61–72.

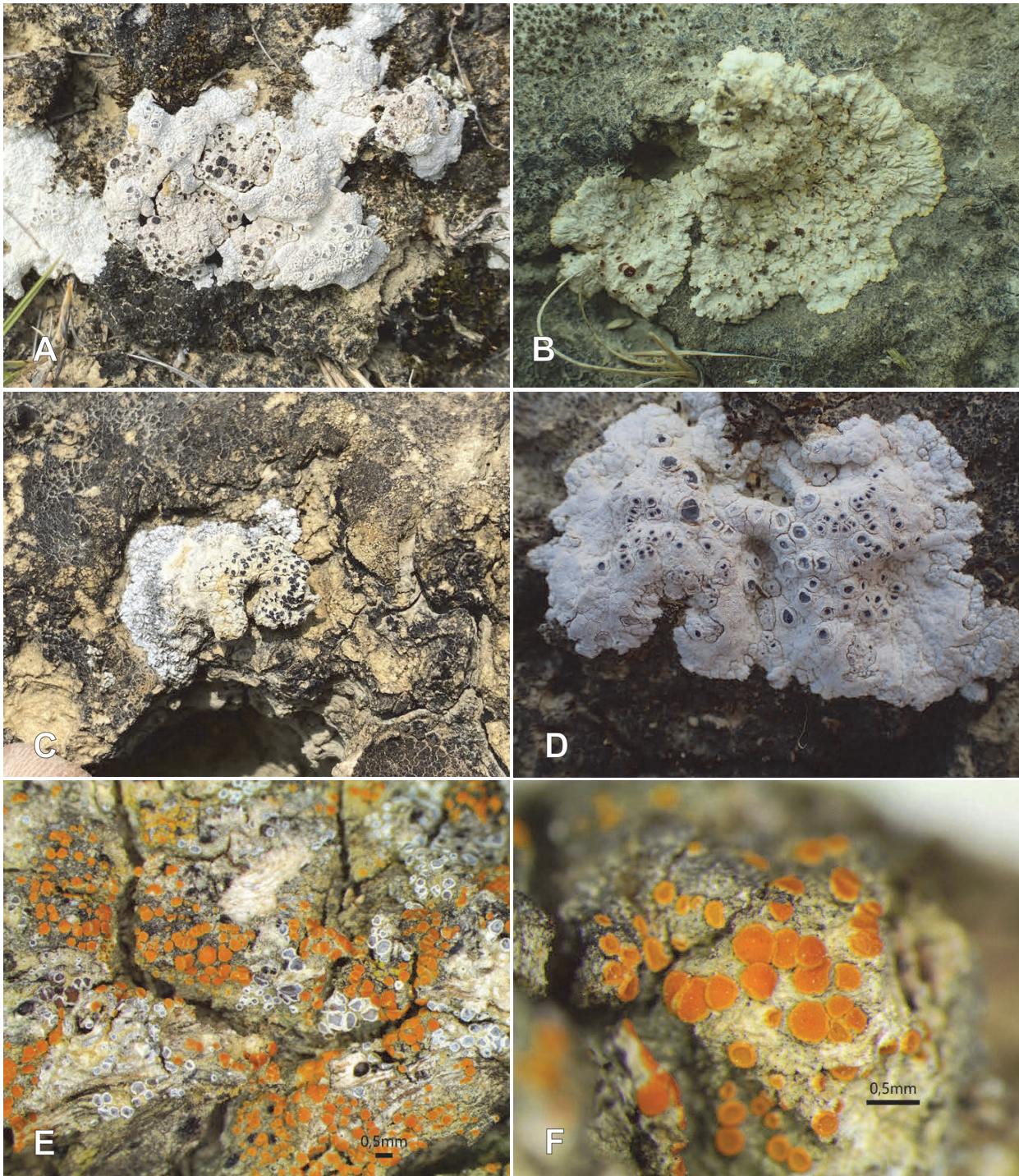


Fig. 6. Quelques espèces présentes à Fournès. **A.** *Diploschistes diacapsis* parasité par *Acarospora nodulosa* (chémo. reagens). **B.** *Cyalolechia fulgens*. **C.** *Diplotomma murorum* sur *Kuettlingeria teicholyta*. **D.** *Diploschistes diacapsis*. **E.** *Caloplaca raesaenii* et *Polyozosia bagenii* sur souche morte de *Camporosma monspeliaca*. **F.** *Caloplaca raesaenii*. Photos A–F, M. Bertrand (A–D, photos terrain ; E–F, photos micro, échelle 0,5 mm).

- BEYBULATOVA N. E., 1988. — Lichens of the Sary-Dzhaz River basin (Central Tien Shan). *Botanicheskii zhurnal* 73(3) : 349–354. [Бейбулатова Н. Э. 1988. Лишайники бассейна реки Сары-Джаз (Центральный Тянь-Шань). *Ботанический журнал*, 73(3) : 349–354].
- ARNOLD F., 1873. — Lichenologische Ausflüge in Tirol XI. Die Serlosgruppe. *Aus den Verhandlungen d.k.k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien*, 485–521.
- BELNAP J. et LANGE O. L., 2003. — *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. Springer, Heidelberg, Berlin, 506 p.
- CLAUZADE G. et ROUX C., 1972. — La végétation lichénobryophytique des fosses de Fournès (Gard). *Bulletin de la société botanique et des sciences naturelles du Vaucluse*, 1970-1972 : 21–41.
- DILLMAN K. L., AHTE T., BJÖRK C. R., CLERC P., EKMAN S., GOWARD T., HAFELLNER J., PÉREZ-ORTEGA S., PRINTZEN C., SAVIĆ S., SCHULTZ M., SVENSSON M., THOR G., TØNSBERG T., VIITIKAINEN O., WESTBERG M., et SPRIBILLE T., 2012. — New records, range extensions and nomenclatural innovations for lichens and lichenicolous fungi from Alaska, U.S.A. *Herzogia*, 25(2) : 177–210. <https://doi.org/10.13158/hea.25.2.2010.177>
- FARKAS E. E. et LŐKÖS L. S., 1994. — Distribution of the lichens *Cladonia magyarica* Vain. and *Solorinella asteriscus* Anzi in Europe. *Acta Botanica Fennica*, 150 : 21–30.
- FLAHAUT C. et HUE A.-M. (abbé), 1899. — Lichens du massif des Maures et des environs d'Hyères (Var) récoltés par M. Charles Flahaut en mai, juin et décembre 1898 et déterminés par M. l'abbé Hue. *Bulletin de la société botanique de France*, 46 : lxxii–lxxxv.
- GARDIENNET A., 2015. — *Gyalidea asteriscus* (Anzi) Aptroot et Lücking une nouvelle station française. *Bulletin d'informations de l'Association française de lichénologie*, 40(2) : 194–198.
- HENSSSEN A. et LÜCKING R., 2002. — Morphology, anatomy, and ontogeny in the Asterothyriaceae (Ascomycota: Ostropales), a misunderstood group of lichenized fungi. *Annales Botanici Fennici*, 39 : 273–299.
- KHARPUKHAeva T. M., 2013. — Finds of new and rare species of lichens for the Republic of Buryatia. *Botanicheskii zhurnal*, 98(3) : 364–371. [Харпухаева Т. М. 2013. Находки новых и редких видов лишайников для Республики Бурятия. *Ботанический журнал*, 98(3) : 364–371]. <https://doi.org/10.1134/S1234567813030075>
- KHARPUKHAeva T. M. et LISHTVA A. V., 2020. — Materials on the lichen flora of the Bauntovsky District of the Republic of Buryatia. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*. 54(1) : 149–164. [Харпухаева Т. М., Лиштва А. В. 2020. Материалы к лихенофлоре Баунтовского района Республики Бурятия. *Новости систематики низших растений*. 54(1) : 149–164]. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.1.149>
- KRASNAYA, 2020. — Krasnaya kniga Irkutskoi oblasti [Red Data Book of the Irkutsk Region]. Ulan-Ude. 552 p. [Красная книга Иркутской области. 2020. Улан-Удэ: 552 с.].
- KRASNAYA, 2023. — Krasnaya kniga Respubliki Buryatiya: Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoveniya vidy rastenii i gribov [Red Data Book of the Republic of Buryatia: Rare and endangered species of plants and fungi]. 2023. Belgorod: 342 p. [Красная книга Республики Бурятия: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. 2023. Белгород: 342 с.].
- LEBRETON E., ERTZ D., LÜCKING R., APTROOT A., CARRICONDE F., AH-PENG C., HUANG J-P, CHEN K-H, STENGER P-L, CÁCERES M. E. S., VAN DEN BOOM P., SÉRUSIAUX E. et MAGAIN N., 2025. — Global phylogeny of the family Gomphillaceae (Ascomycota, Graphidales) sheds light on the origin, diversification and endemism in foliicolous lineages. *IMA fungus* 16: e144194.
- LISHTVA A. V., 2025. — Clarification of the taxonomic status of *Gyalidea asteriscus* (Gomphillaceae) in Russia. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*, 59(1) : 9–13.
- LIŠKA J., PALICE Z. et SLAVÍKOVÁ Š., 2008. — Checklist and Red List of lichens of the Czech Republic. *Preslia*, 80 : 151–182.
- LÜCKING R., 1999. — Addiciones y correcciones al conocimiento de la liquenoflora foliícola de Costa Rica. La familia y el género *Chroodiscus* (Thelotremataceae), con un análisis filogenético. *Cryptogamie Mycologie*, 20(3) : 193–224. [https://doi.org/10.1016/S0181-1584\(00\)87029-3](https://doi.org/10.1016/S0181-1584(00)87029-3)
- MAGNIN A., 1876a. — Sur les mousses et les lichens de la partie supérieure de la vallée de l'Ubaye (Basses-Alpes). *Bulletin de la société botanique de France*, 23 : 54–55.
- MAGNIN M. A., 1876b. — Lichens de la vallée de l'Ubaye. *Bulletin de la société botanique de Lyon*, 4 : 84–85.
- MAKRYI T. V., 1981. — New records for the lichen flora of the USSR. *Botanicheskii zhurnal*, 66(1) : 129–132. [Макрый Т. В. 1981. Новинки для лихенофлоры СССР. *Ботанический журнал*, 66(1) : 129–132].
- MAKRYI T. V., 1990a. — *Lichens of the Baikal Ridge*. Novosibirsk. 200 p. [Макрый Т. В. 1990а. Лишайники Байкальского хребта. Новосибирск. 200 с.].
- MAKRYI T. V., 1990b. — Lichens. *Unikal'nye ob'ekty zhivoi prirody basseina Baikala* [Unique objects of living nature of the Baikal basin]. Novosibirsk : 36–49. [Макрый Т. В. 1990b. — Лишайники. Уникальные объекты живой природы бассейна Байкала. Новосибирск : 36–49].
- MAKRYI T. V., 2008. — *Lichens. Sporovye rasteniya Pribaikal'skogo natsional'nogo parka* [Spore plants of the Pribaikal'sky National Park]. Novosibirsk ; 113–259. [Макрый Т. В. 2008. Лишайники. Споровые растения Прибайкальского национального парка. Новосибирск : 113–259].
- MCCUNE B., 2017. — *Microlichens du Nord-Ouest Pacifique*. Vol. 2 : Clé des espèces. Corvallis, Oregon, 755 p.

- MCCUNE B. et ROSENTRETER R., 2014. — New lichen records from Oregon to Alaska in North America. *Evansia*, 31 : 1–7.
- NIMIS P. L., HAFELLNER J., ROUX C., CLERC P., MAYRHOFER H., MARTELOS S. et BILOVITZ P. O., 2018. — Les lichens des Alpes : une liste annotée. *MycKeys*, 31 : 1–634. <https://doi.org/10.3897/mycokeys.31.23658>
- NIMIS P. L., CONTI M. et MARTELOS S., 2025. — ITALIC - The Information System on Italian Lichens. Version 8.0. University of Trieste, Dept. of Biology, (<https://dryades.units.it/italic>), accessed on 2025, 08, 22. When not otherwise specified, all data and items are released under a CC BY-SA 4.0 licence.
- PIĄTEK M., STRYJAK-BOGACKA M. et CZACHURA P., 2025. — Non-lichenized *Cytospora*, including *C. fuligomixta* sp. nov., and related plant-associated and fungicolous genera are close to foliicolous, lichenized fungi (Ascomycota, Graphidales). *MycKeys*, 115 : 1–18.
- POELT J. et VĚZDA A., 1969. — Über Bau und systematische Stellung der Flechtengattung *Solorinella*. *Flora* 158(3) : 223–231. [https://doi.org/10.1016/S0367-1801\(17\)30209-0](https://doi.org/10.1016/S0367-1801(17)30209-0)
- ROUX et coll., 2025. — *Catalogue des lichens et champignons lichénicoles de France métropolitaine. 4e édition revue et augmentée.* Édité. Claude Roux, Mirabeau (Vaucluse), 2015 p.
- SCHEIDEGGER C. et CLERC P., 2002. — *Liste Rouge des espèces menacées en Suisse : Lichens épiphytes et terricoles.* Ed. Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage OFEFP, Berne, Institut fédéral de recherches WSL, Birmensdorf, et Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, CJBG. OFEFP – Série : L'environnement pratique. 124 p.
- SEDELNIKOVA N. V., 2001. — *Lichens of the Western and Eastern Sayan.* Novosibirsk. 189 p. [Седельникова Н. В. 2001. Лишайники Западного и Восточного Саяна. Новосибирск. 189 с.].
- SEDELNIKOVA N. V., 2013. — Species diversity of lichen biota of the Altai-Sayan ecoregion. *Rastitel'nyi mir Azjatskoï Rossii*, 2(12) : 12–54. [Седельникова Н. В. 2013. Видовое разнообразие лишенобиоты Алтае-Саянского экорегиона. *Растительный мир Азиатской России* 2(12) : 12–54.].
- SITZENBERGER E., 1861. — *Actinopelte*, eine neue Flechtensippe, beschrieben von Dr. Ernst Stizenberger. *Flora*, 19(1) : 1–5.
- THOR G., 1984. — A new species of *Solorinella* (Asterothyriaceae) from Peru. *Nordic Journal of Botany*, 4 : 823–826. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1984.tb02013.x>
- TIMDAL E. et RUI S., 2024. — Contributions to the lichen flora of the province of Alberta, Canada, with the description of two new species and revised status for the subspecies of *Toninia tristis*. *Opuscula Philolichenum*, 23 : 33–81.
- VĚZDA A., 1966. — Flechtensystematische Studien IV. Die Gattung *Gyalidea* Lett. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 1(1) : 311–340. <https://doi.org/10.1007/BF02854585>
- VĚZDA A., 1979. — Flechtensystematische Studien XI. Beiträge zur Kenntnis der Familie Asterothyriaceae (Discolichenes). *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 14 : 43–94.
- VĚZDA, A. et POELT J., 1987. — Flechtensystematische Studien XII Die Familie Gomphillaceae und ihre Gliederung. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 22, 179–198.
- VEZDA A. et POELT J., 1990. — Solorinellaceae, eine neue Familie der lichenisierten Ascomyceten. *Phyton* (Horn, Austria), 30 : 47–55.
- VEZDA A., LUMBSCH H. T. et Øvstedal D. O., 1990. — Zwei neue Arten der Gattung *Gyalidea* aus der Südhemisphäre (Ostropales; Solorinellaceae). *Nova Hedwigia*, 50 : 523–528.
- WEBER, B., BELNAP, J., BÜDEL, B., ANTONINKA, A. J., BARGER, N. N., CHAUDHARY, V. B., DARROUZET-NARDI A., ELDRIDGE D. J., FAIST A.M., FERRENBURG S., HAVRILLA C.A., HUBER-SANNWALD E., ISSA O.M., MAESTRE F.T., REED S.C., RODRIGUEZ-CABALLERO E., TUCKER C., YOUNG K.E., ZHANG Y., ZHAO Y., ZHOU X. et BOWKER M. A., (2022). — What is a biocrust? A refined, contemporary definition for a broadening research community. *Biological Reviews*, 97(5) : 1768–1785. <https://doi.org/10.1111/brv.12862>
- WESTBERG M., MOBERG R., MYRDAL M., NORDIN A. et EKMAN S., 2021. — *Santesson's checklist of Fennoscandian lichen-forming and lichenicolous fungi.* Uppsala. 933 p.
- WIRTH V., HAUCK M. et SCHULZ M., 2013. — Die Flechten Deutschlands. Tome 1. Stuttgart. 672 p.
- YANG J. et WEI JAING-CHUN 2009. — A new subspecies of *Gyalidea asteriscus* from China. *Mycotaxon*, 109 : 373–377. <https://doi.org/10.5248/109.373>
- ZAHNBRUCKNER A., 1907. — B. Spezieller Teil. In: Engler A. et Prantl K., (Eds.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten.* Vol. 1: 49–240. Verlag von Wilhelm Engelmann.

ANNEXE

La compilation des données d'occurrences utilisées pour produire les figures 2 et 3 est disponible sur Zenodo : <https://doi.org/10.5281/zenodo.17161676>