

Usnea madeirensis Mot. (ascomycète lichénisé) : une espèce méconnue de l'Europe et de l'Amérique du Nord

Autor(en): **Clerc, Philippe**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Candollea : journal international de botanique systématique =
international journal of systematic botany**

Band (Jahr): **46 (1991)**

Heft 2

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-879841>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Usnea madeirensis Mot. (ascomycète lichénisé): une espèce méconnue de l'Europe et de l'Amérique du Nord

PHILIPPE CLERC

RÉSUMÉ

CLERC, Ph. (1991). *Usnea madeirensis* Mot. (ascomycète lichénisé): une espèce méconnue de l'Europe et de l'Amérique du Nord. *Candollea* 46: 427-438. En français, résumés français et anglais.

La variabilité et la spécificité de certains caractères du genre *Usnea* sont démontrées avec l'exemple d'*Usnea madeirensis* Mot., espèce des régions à climat océanique de l'Europe et de l'Amérique du Nord. Une description complète de la morphologie, de l'anatomie et de la chimie de ce taxon est donnée. Sa distribution, son écologie ainsi que les dangers qui la menacent sont discutés.

ABSTRACT

CLERC, Ph. (1991). *Usnea madeirensis* Mot. (lichenised Ascomycete): a misunderstood species in Europe and North America. *Candollea* 46: 427-438. In French, French and English abstracts.

Taking *Usnea madeirensis* Mot. as an example, unspecific and specific characters in the genus *Usnea* are discussed. The morphology, anatomy and chemistry of this badly known and in Europe threatened species is described and its distribution and ecology are given.

1. Introduction

Parmi les ascomycètes lichénisés, il n'existe que peu de taxons qui soient aussi redoutés par les spécialistes que le genre *Usnea*. Si ce dernier est très facile à reconnaître en tant que genre, maints lichénologues, et non des moindres, n'ont pas hésité à avouer leur perplexité concernant l'identification des espèces: "Ein grosser Teil der *Usnea*-Arten ist sehr schwer zu bestimmen...Die Unterschiede zwischen den Sippen sind bei mehreren Gruppen sehr gering, vielfach fliessend, schwer in Worte zu fassen" (WIRTH, 1980). A ce stade, il semblait impossible de trouver des caractères spécifiques constants permettant de séparer les espèces en se basant sur un concept taxonomique (ou morphologique) de l'espèce, habituellement employé en lichénologie (KÄRNEFELT, 1979). Si l'on recherche les causes de ces difficultés de classification et d'identification, une explication vient assez rapidement à l'esprit: il n'existe, parmi les lichens, que peu de groupes dont la plasticité du phénotype vis-à-vis des variations de l'environnement soit aussi spectaculaire que chez les espèces du genre *Usnea*. Spectaculaire, parce que cette plasticité concerne plus spécialement l'aspect général du thalle, l'habitus, déterminés par des caractères tels que la longueur et la couleur du thalle, la densité des ramifications, le développement et la densité des fibrilles et des papilles, la présence et le développement des fovéoles, ainsi que l'épaisseur et l'aspect des parties terminales du thalle. Lorsque l'on sait que le seul traitement monographique sérieux d'avant les années septante (MOTYKA, 1936-38) est basé en grande partie sur les caractères mentionnés ci-dessus, on comprend mieux pourquoi le genre *Usnea* a souvent été considéré comme "Crux lichenologorum"! L'existence, par exemple, de taxons tels que *Usnea compacta* Mot. (thalle compact), *U. foveata* Vain. (thalle fovéolé), *U. glaucescens* Vain. (thalle vert glauque) et *U. monstrosa* Vain. (thalle

monstrueux!), dont les noms sont très parlants, révèlent la dimension de l'impasse dans laquelle se sont autrefois engagés les spécialistes pré-modernes du genre: chaque morphotype différait extérieurement de façon suffisamment sensible des autres, souvent par l'intermédiaire de l'un des caractères mentionnés ci-dessus, obtenait alors le statut d'une nouvelle espèce.

La période moderne se caractérise par deux apports importants: 1. la possibilité de se déplacer rapidement aux quatre coins du monde et par conséquent l'opportunité d'observer soi-même les populations dans leur milieu naturel, sans être dépendant des collections, laissant parfois à désirer, d'explorateurs non-spécialistes; 2. l'avènement des techniques modernes d'investigation, telles la chromatographie sur couche mince, le microscope électronique, des instruments optiques plus performants etc. Ces deux apports vont permettre d'une part d'observer et de mettre en évidence sur le terrain toute la dimension des modifications phénotypiques subies par les individus d'une même espèce lorsqu'ils sont soumis à des conditions environnementales variées, et d'autre part de chercher et de trouver enfin les caractères propres à chaque espèce.

SWINSCOW & KROG (1974, 1975, 1976a, 1976b, 1978, 1979) ont été les premiers à appliquer au genre *Usnea* un concept moderne de l'espèce, ceci pour les taxons de l'Afrique de l'est. Dans le cadre de la révision des espèces européennes (CLERC, 1984a, 1984b, 1987a, 1987b), la connaissance des substances lichéniques dérivées du métabolisme secondaire du mycosymbiote (depsides, depsidones, principalement) s'est révélée être une aide extraordinaire dans la recherche des caractères morphologiques et anatomiques importants et spécifiques. En outre, des études plus larges, sortant du cadre européen (CLERC 1991, non publié) ont apporté des résultats surprenants, notamment sur la répartition de certaines espèces.

Dans un article publié en 1964 par C. N. TAVARES, sur la flore lichénique de Macaronésie, J. MOTYKA décrit deux nouvelles espèces appartenant au genre *Usnea*, dont *U. madeirensis*. La description de cette dernière espèce est basée uniquement sur du matériel récolté à Madeira par H. PERSSON, botaniste suédois. Depuis cette date, cette espèce n'a plus été mentionnée dans la littérature. Pourtant, ce taxon a été récolté ailleurs, notamment le long des côtes européennes atlantiques, depuis la Norvège jusqu'au Portugal, plus rarement à l'intérieur du continent (Suisse, Allemagne). Ces dernières collections sont classées dans les différents herbiers européens sous près de 10 noms d'espèces différents (déterminations de J. Motyka!), mais jamais sous celui de *U. madeirensis*. Cette espèce, à la morphologie très variable (fig. 1, 2), reflète parfaitement les propos tenus au début de cette introduction, raison pour laquelle j'ai décidé de la traiter en détail dans cet article.

2. Matériel et méthodes

Ce travail se base d'une part sur les observations et collections personnelles effectuées sur le terrain en Bretagne (1984), sur les îles Canaries (1981, 1986), dans le sud-est des Etats-Unis (1989, 1990), ainsi qu'en Californie (1990), et d'autre part sur l'analyse d'échantillons d'herbier provenant des institutions suivantes: BERN, BG, BORD, COI, DUKE, ESSEN, G, GLAM, LISU, LUX, M, MARSSJ, O, PAMP, PC, S, SANT, STU, ainsi que les collections privées de: Dr J. C. Boissière (Fontainebleau), Prof. Dr G. Degelius (Göteborg), M. Dietrich (Bern), Dr J. Holtan Hartwig (Oslo), Dr E. Ruoss (Lucerne), Dr C. Scheidegger (Birmensdorf), Elisabeth Schlechter (Köln), Dr E. Timdal (Oslo). La plus grande partie du matériel cité dans cet article a été analysée au moyen de la chromatographie sur couche mince, selon la méthode standardisée de CULBERSON & AMMANN (1979). Le solvant B a été modifié selon les indications de CULBERSON & JOHNSON (1982). Les tests avec les réactifs chimiques ont été réalisés avec les solutions usuelles employées en lichénologie (WIRTH, 1980). En ce qui concerne, d'une part la définition des termes employés dans la partie morphologique et anatomique, et d'autre part les techniques de mesure de l'épaisseur du cortex, de la médulle et de l'axe central, on se référera à CLERC (1984a, 1987a, 1987b).

3. *Usnea madeirensis* Motyka in C. N. Tavares, Revista de Biologia 4(1-2): 131-134 (1964).

Holotypus: Madeira, Paul da Serra, below Rabaçal and Bica de Cana, on the branches, ca. 1400 m, 15.5.1952, H. Persson (S!), %C/%M/%A: 12/12.5/50, chimie: acides usnique et salazini-

nique. **Isotypus** in LISU (!), %C/%M/%A: 10.5/12/55, chimie: acides usnique et salazinique, substance inconnue dont les Rf sont: A:2/B:4/C:2, colorée en brun orangé après traitement à l'acide sulphurique (10%) et passage à l'étuve (110°C).

CLERC (1987a) indique de façon erronée que l'holotype se trouve à LISU. Il s'agissait en fait de l'isotype.

Description (fig. 1, 2, 3)

Thalle érigé-buissonnant (fig. 1b), subpendant (fig. 2), pendant ou longuement pendant (fig. 1a), très rigide, dont les branches, généralement divergentes, varient du jaune grisâtre au vert grisâtre à l'état frais et deviennent brun olive en herbier. *Ramifications* isotomes-dichotomes près de la base (branches primaires et secondaires), anisotomes-dichotomes vers les extrémités. *Tronc* bien développé, pigmenté de noir-carbonacé sur la totalité (fig. 3e) ou seulement sur une partie de sa longueur (fig. 3f), riche en craquelures annulaires (6-9-12/0.5 cm, $n = 29$) (fig. 3) et dont le cortex est parfois complètement craquelé-réticulé. *Branches primaires* (br. I) cylindriques (fig. 3), courtes, de même diamètre (1 mm en moyenne) sur toute leur longueur (br. les plus épaisses du thalle), généralement pourvues de très nombreuses craquelures annulaires bien visibles. *Branches secondaires* (br. II) cylindriques, jamais rétrécies à la base, à diamètre diminuant lentement mais régulièrement vers les extrémités. *Branches tertiaires*, etc. (br. III) identiques au br. II mis à part leur plus petit diamètre. *Terminaisons* moyennement ou peu ramifiées, de façon anisotome-dichotome. *Papilles* généralement bien distinctes, normalement verruqueuses mais pouvant parfois être cylindriques-côniques, présentes çà et là (parfois régulièrement disposées) sur l'ensemble du thalle. *Fibrilles* longues de 3 à 5 mm, présentes sur toute la longueur du thalle, parfois très nombreuses et régulièrement disposées sur les spécimens bien développés (fig. 2). *Soralies* (fig. 3a-d) surtout présentes sur les parties terminales du thalle (br. III, terminaisons), d'abord légèrement tuberculées, puis s'élargissant à la surface de la br., occupant à maturité généralement plus de la moitié de la largeur de la branche (fig. 3c, 3d), n'entourant que très rarement complètement cette dernière (fig. 3b); $\pm$ rondes à ellipsoïdales (avec le grand axe perpendiculaire à l'axe central), au pourtour de forme assez irrégulière, sans marge thalline distincte, à surface plane à légèrement creusée, rarement distinctement concave; ne confluant que rarement entre elles. *Isidies* présentes sur les soralies juvéniles (fig. 3a), tombant généralement par la suite, lorsque ces dernières s'élargissent et deviennent matures. *Cortex* (fig. 3g) mat, épais [(5)-9-11.5%-14-(17.5), $n = 85$]. *Médulle* (fig. 3g) compacte, mince [(2)-7-9.5%-12-(15.5), $n = 85$] (fig. 4). *Axe central* (fig. 3g) épais [(45)-51-58%-65-(80), $n = 85$]. *Chimie* (70 spécimens analysés): acides usnique et salazinique (100% des spécimens analysés), acide protocetrarique (23%), substance inconnue (Rf: 2/4/2, brun orange après traitement avec l'acide sulphurique) (17%), acide constictique (13%) et atranorine (3%); K+ jaune puis rouge sang (en quelques secondes). POSNER (1991) a analysé deux échantillons d'*U. madeirensis*, dont l'isotype, au moyen de la chromatographie liquide à haute pression. L'acide salazinique y est contenu en concentration assez importante (2% du poids sec) par rapport à d'autres espèces (*U. rigida* s.l.: 1% du poids sec), ce qui explique la réaction généralement immédiate et très nette de la médulle lorsque l'on applique une goutte de KOH. Une autre substance (RT 16), inconnue (POSNER, 1990; fig. 46 et 47), a pu entre autres être détectée et correspond probablement à la substance inconnue (Rf: 2/4/2) mentionnée ci-dessus.

Variabilité

Usnea madeirensis est un exemple extrême parmi les espèces dont l'aspect extérieur est très variable. Il suffit de parcourir le protologue pour se rendre compte que, mis à part la présence de soralies-isidiées, la description ne fait mention d'aucun caractère vraiment spécifique (voir distinction et remarques taxonomiques) et se base donc uniquement sur des caractères extrêmement variables (voir introduction). Ainsi la longueur du thalle est un attribut qui peut varier énormément (fig. 1, 2) en fonction des conditions environnementales auxquelles cette espèce est soumise. *U. madeirensis* fait partie d'un petit groupe artificiel d'espèces dont le thalle peut être aussi bien buissonnant-érigé que longuement pendant. Ce groupe comprend *U. glabrescens* Vain et son morphotype à thalle pendant: *U. extensa* auct. non Vain. ainsi que *U. lapponica* Vain. avec son équivalent à thalle pendant: *U. arnoldii* Mot.

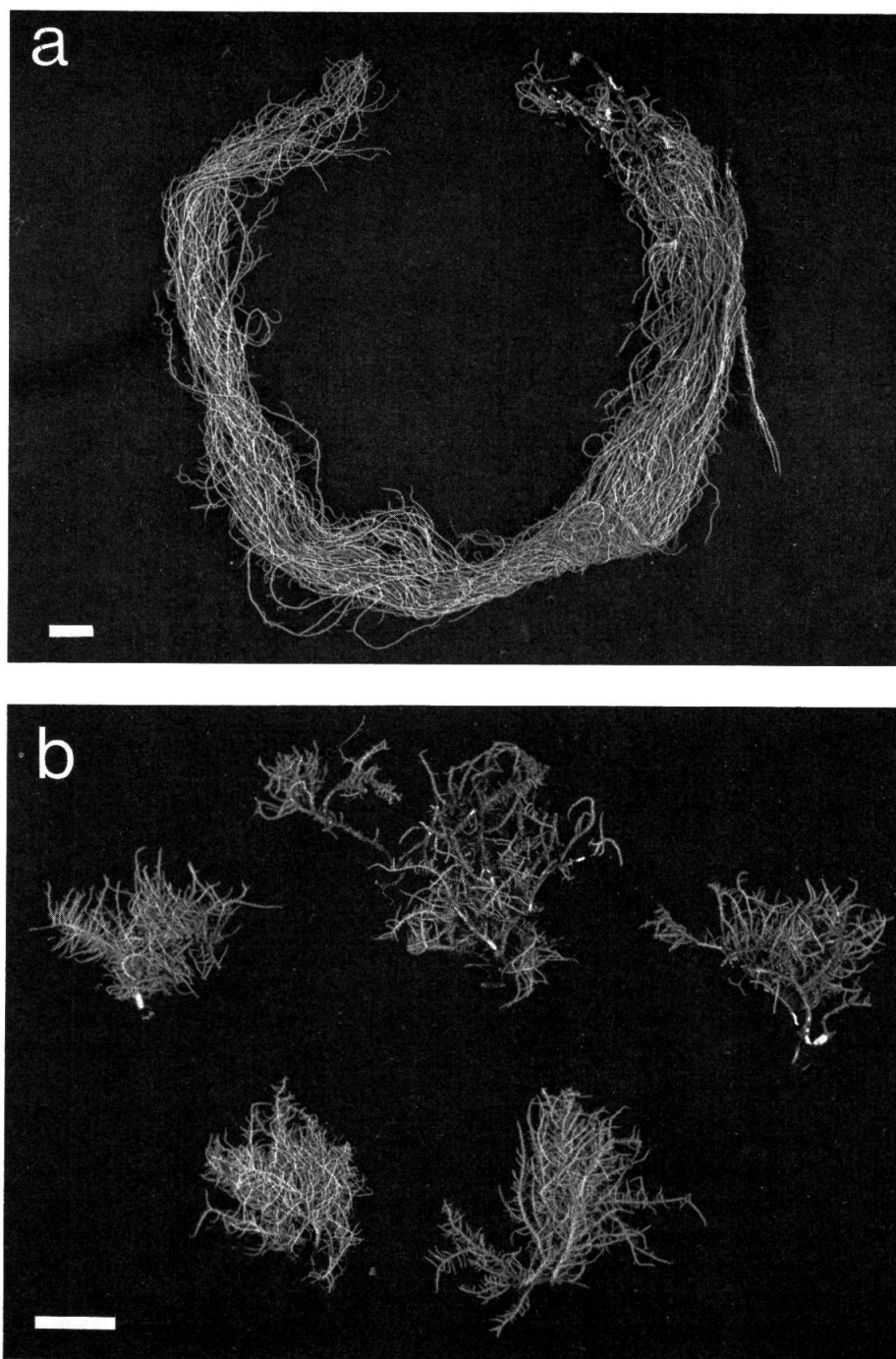


Fig. 1a. — Vasák 7.6.1981 [G]: *Usnea madeirensis*, forme à thalle longuement pendant (trait étalon = 10 mm).
Fig. 1b. — Feige 4333 [G]: *Usnea madeirensis*, forme à thalle court, érigé-buissonnant (trait étalon = 10 mm).

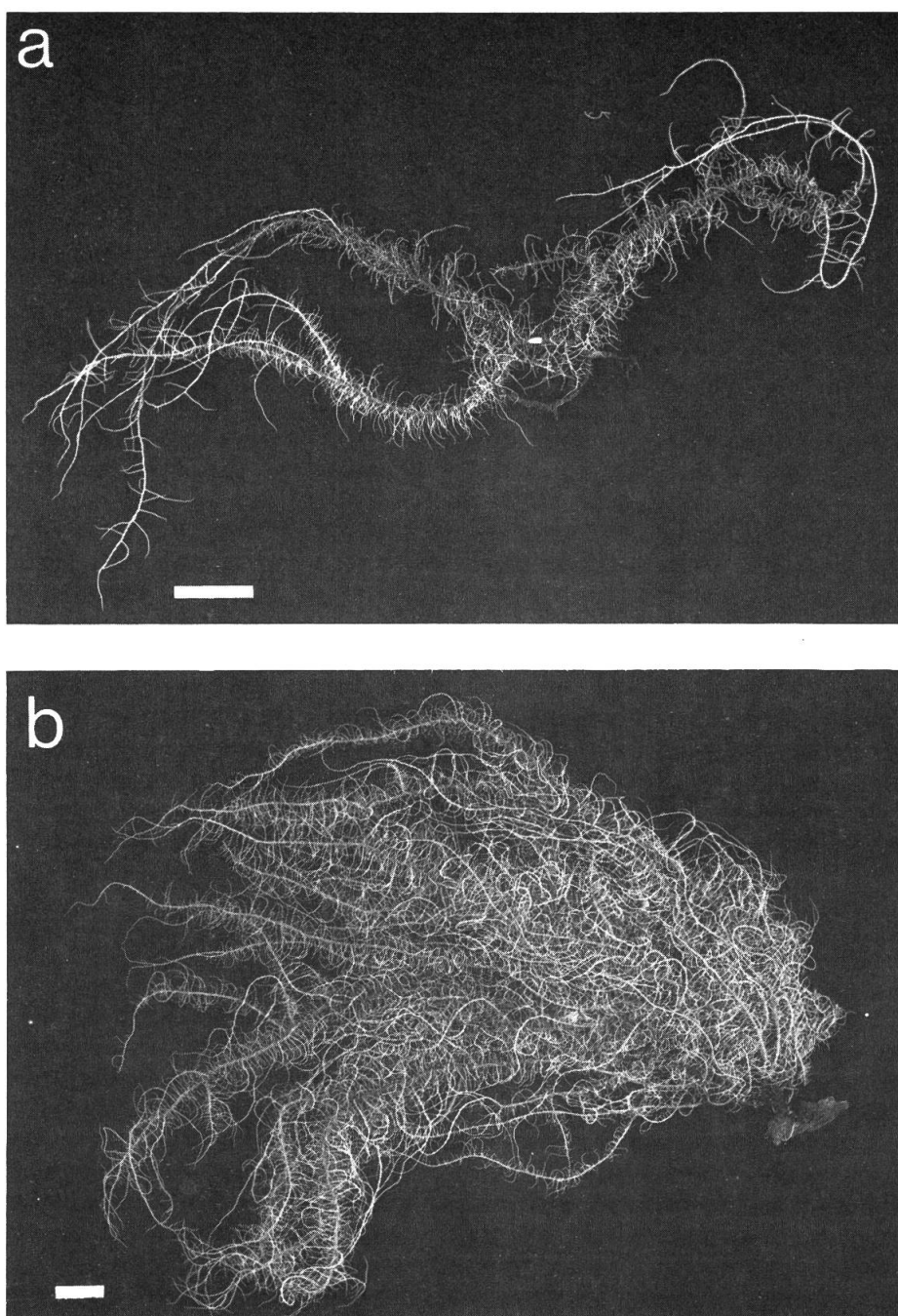


Fig. 2a. — Clerc 23.9.1986 [G]: *Usnea madeirensis*, forme à thalle subpendant, avec peu de branches (trait étalon = 10 mm).
 Fig. 2b. — Clerc 23.9.1986 [G]: *Usnea madeirensis*, forme à thalle subpendant, avec des branches très nombreuses (trait étalon = 10 mm).

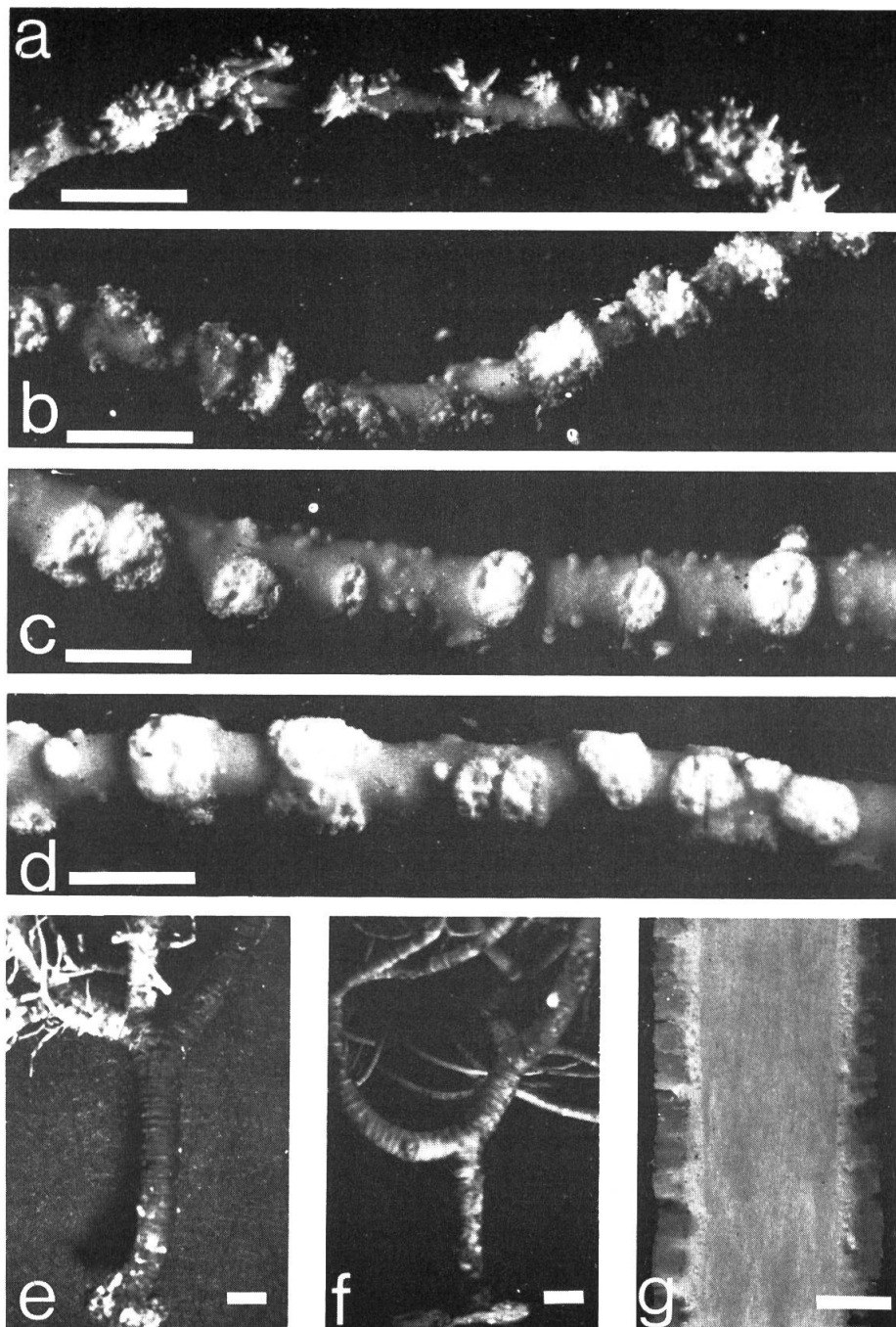


Fig. 3a. — Clerc 21.9.1986 [G]: *Usnea madeirensis*, jeunes soralies isidiées sur les branches terminales fines (trait étalon = 0.5 mm).

Fig. 3b. — Clerc 21.9.1986 [G]: *Usnea madeirensis*, soralies matures, $\pm$ creusées dans les branches terminales fines (trait étalon = 0.5 mm).

Figs. 3c et 3d. — Clerc 21.9.1986 [G]: *Usnea madeirensis*, soralies matures sur les branches terminales $\pm$ épaisses (trait étalon = 0.5 mm).

Fig. 3e. — Vasák 7.6.1981 [G]: *Usnea madeirensis*, partie basale (tronc et branches primaires) distinctement noir carbonacé et annelée (trait étalon = 1 mm).

Fig. 3f. — Clerc 1.10.1986 [G]: *Usnea madeirensis*, partie basale distinctement annelée (tronc et branches primaires) mais peu pigmentée (seulement sur 1 mm près du crampon de fixation) (trait étalon = 1 mm).

Fig. 3g. — Clerc 1.10.1986 [G]: *Usnea madeirensis*, coupe transversale d'une branche primaire (trait étalon = 0.5 mm).

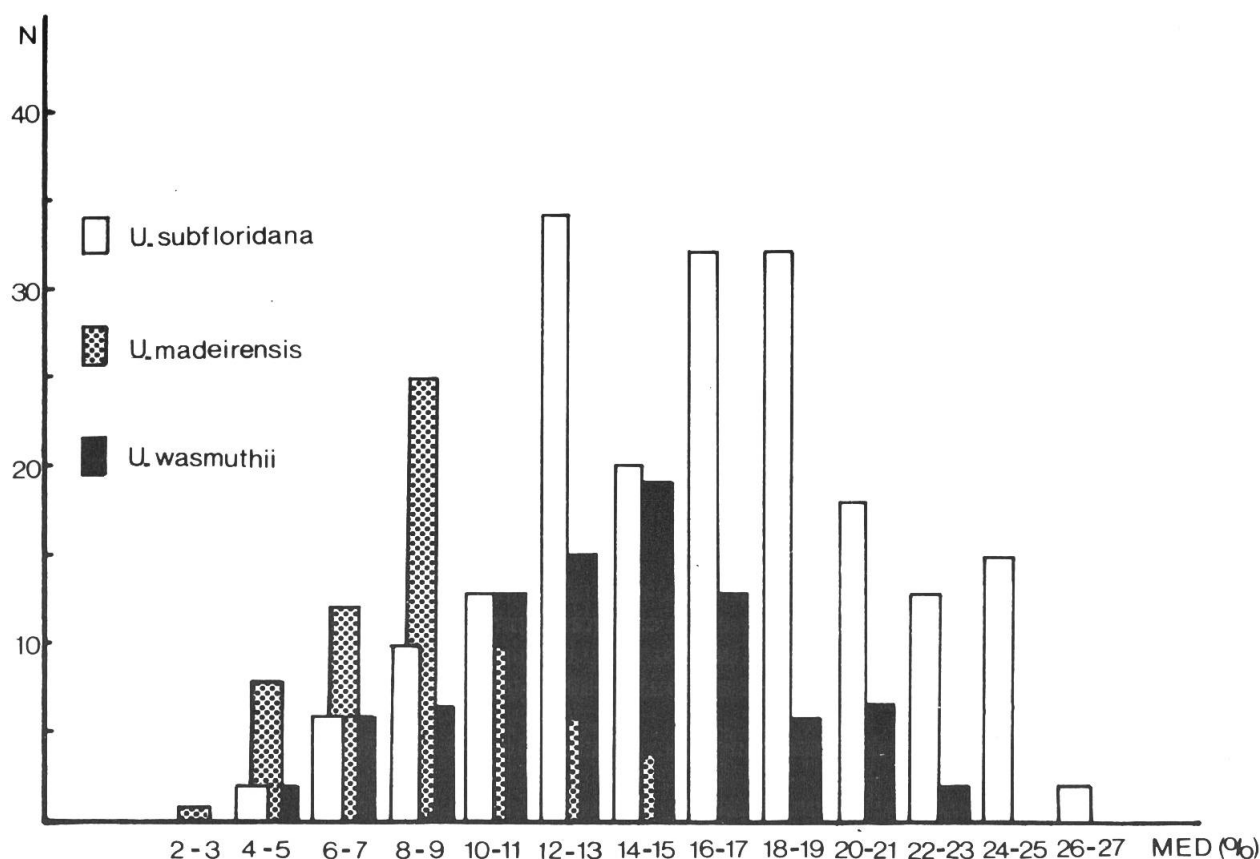


Fig. 4. — Histogramme représentant la distribution des mesures de l'épaisseur de la médulle en pourcentage de l'épaisseur totale de la branche pour *U. madeirensis* ($n = 85$), *U. subfloridana* ($n = 199$) et *U. wasmuthii* ($n = 93$).

En Europe, dans son aire principale de distribution (Macaronésie) et dans des conditions optimales de croissance (fig. 1a, 2a), *U. madeirensis* se caractérise par un thalle pendant, d'une couleur tirant nettement sur le jaune, aux ramifications peu nombreuses (br. III distinctement sympodiales) et souvent riches en fibrilles, ces dernières étant plus ou moins régulièrement distribuées sur les branches (fig. 2). Sur le continent, lorsque cette espèce rencontre des conditions de croissance moins optimales, notamment à cause de la pollution de l'air ou parce qu'elle se trouve à la limite de son aire de distribution, les thalles sont généralement érigés-buissonnants (fig. 1b), de couleur plutôt verdâtre, souvent très densément ramifiés (br. III non sympodiales), pourvus de fibrilles nettement moins nombreuses, irrégulièrement disposées sur les branches.

La pigmentation noir-carbonacé de la partie basale du thalle ainsi que les craquelures annulaires, si caractéristiques pour cette espèce, peuvent parfois être très peu développées, notamment chez les thalles juvéniles. Rarement, certains thalles ont des soralies atypiques, dont le développement dépasse le stade final caractéristique: les soralies entourent alors complètement la branche et se creusent jusqu'à atteindre l'intérieur de la médulle, devenant ainsi distinctement concaves (fig. 3b). Ce développement particulier semble être induit par un excès d'humidité et se retrouve chez d'autres espèces comme *U. glabrescens* ou *U. subfloridana* Stirt.

Distinction et remarques taxonomiques

U. madeirensis appartient au groupe comprenant les usnées caractérisées par des soralies isidiées dont le diamètre dépasse nettement la demi-largeur des branches sur lesquelles elles se développent.

La morphologie des soralies, la présence des isidies au moins sur les jeunes soralies, la pigmentation noire carbonacé très distincte et parfois très étendue dans la partie basale du thalle, les craque-

lures annulaires très nombreuses sur le tronc et les branches principales, les valeurs %C/%M/%A, ainsi que la présence constante de l'acide salazinique en tant que substance principale dans la médulle, sont les principales caractéristiques permettant l'identification de notre taxon.

Les espèces avec lesquelles *U. madeirensis* a le plus souvent été confondue en Europe, sont *U. subfloridana*, *U. diplotypus* Vain. et *U. silesiaca* Mot.. Parmi les espèces à thalle érigé-buissonnant et à soralies isidiées, *U. subfloridana* se distingue de notre espèce par des soralies punctiformes, richement isidiées à maturité (voir CLERC, 1987, fig. 1A), une médulle plus épaisse (fig. 4), généralement non compacte, et un plus petit nombre de craquelures annulaires (en moyenne: 4-5/0.5cm), ainsi que par la présence dans la médulle de l'acide thamnolique et/ou de l'acide squamatique en lieu et place de l'acide salazinique. *U. wasmuthii* Räs., quand à elle, se distingue de *U. madeirensis* par ses soralies plus ou moins ellipsoïdales à maturité (grand axe parallèle à l'axe central: voir CLERC, 1987, fig. 1D), une médulle plus épaisse (fig. 4), non compacte et la présence fréquente dans la médulle de l'acide barbatique en plus de l'acide salazinique. *U. diplotypus* diffère de notre taxon par la quasi-absence de craquelures annulaires dans la partie basale du thalle, des soralies punctiformes ne s'élargissant pas, richement isidiées à maturité (voir CLERC, 1987, fig. 1B), une médulle beaucoup plus épaisse (15.5% — 21% — 26.5%), non compacte et sa distribution à tendance nettement continentale. *U. substerilis* Mot. se distingue de *Usnea madeirensis* par l'absence de craquelures annulaires distinctes, une base non distinctement pigmentée, des soralies qui se creusent et deviennent beaucoup plus concaves, une médulle non compacte, distinctement plus large [(8.5)-18-23.5%-29-(33.5), ($n = 119$)], un cortex moins épais [(4)-6-7.5%-9-(11.5), ($n = 119$)] et une distribution de type continental semblable à celle d'*U. diplotypus*. Quand à *U. silesiaca* il s'agit tout probablement d'un morphotype de *U. subfloridana* s.str. Cependant, tant que le matériel original de Motyka (LUBL) ne sera pas à disposition des scientifiques désirant l'étudier, ce problème ainsi que beaucoup d'autres ne pourront être résolus. Mis à part l'absence d'isidies, *U. glabrescens* se distingue d'*U. madeirensis* par des soralies différentes, au pourtour régulièrement circulaire (voir CLERC, 1987, fig. 1H), des craquelures annulaires beaucoup moins nombreuses et peu visibles, la rareté ou l'absence de fibrilles, ainsi que la présence de l'acide norstictique et/ou l'acide stictique dans la médulle. En outre, les caractères distinctifs (notamment la morphologie des soralies) d'*Usnea madeirensis* permettent de la séparer sans aucun problème avec toutes les espèces d'usnées à thalle pendant.

Distribution, écologie et menaces

U. madeirensis est un lichen de l'hémisphère nord, caractérisé par une distribution disjointe (fig. 5). En Europe, cette espèce fait partie des usnées à distribution océanique (CLERC, 1987a). Elle a été récoltée de la Norvège au Portugal, à proximité des côtes atlantiques, ainsi que plus au centre du continent dans des stations au climat humide et doux, fortement océaniques (DIETRICH, 1991). A cet égard, il faut signaler la présence en Europe d'un nouveau centre de distribution pour les usnées à répartition océanique-subocéanique. Il s'agit de la partie occidentale du Caucase, région dans laquelle V. Vasák a effectué un grand nombre de récoltes parmi lesquelles j'ai découvert, outre *U. madeirensis*, des taxons extrêmement intéressants tels *U. cornuta* Koerb., *U. florida* (L.) Wigg. em Clerc, *U. fulvovirens* (Räs.) Räs., *U. hesperina* Mot., *U. marocana* Mot., *U. cf. subcornuta* Stirt. ainsi qu'une espèce américaine, nouvelle pour l'Europe qui sera traitée dans une publication ultérieure.

Si *U. madeirensis* est une espèce corticole dans la majeure partie de son aire de distribution, elle peut cependant pousser sur la roche, ceci uniquement (dans l'état des connaissances actuelles) dans les régions atlantiques du continent européen. Ainsi, toutes les stations recensées en Norvège, à une exception près, sont saxicoles et exposées au nord. Sur le continent européen les phorophytes colonisés sont essentiellement *Fagus sylvatica* (en Europe moyenne et dans les Basses-Pyrénées, dans des *Abieti-Fagetum* situés entre 1000 et 1550 m), alors que dans les localités atlantiques, entre 0 et 300 m d'altitude, ce sont principalement *Quercus pubescens*, *Betula*, *Castanea*, *Pinus* spp. et *Calluna* qui sont colonisés. Sur les îles Canaries (Tenerifa, La Gomera, El Hierro), cette espèce pousse dans les endroits ouverts, assez exposés et secs, principalement sur le tronc de *Pinus canariensis* où elle est assez fréquente. Sur la côte est des Etats-Unis, elle ne se rencontre que dans les forêts à *Abies fraseri* et *Picea rubens* (spruce-fir forests) colonisant les parties sommitales des

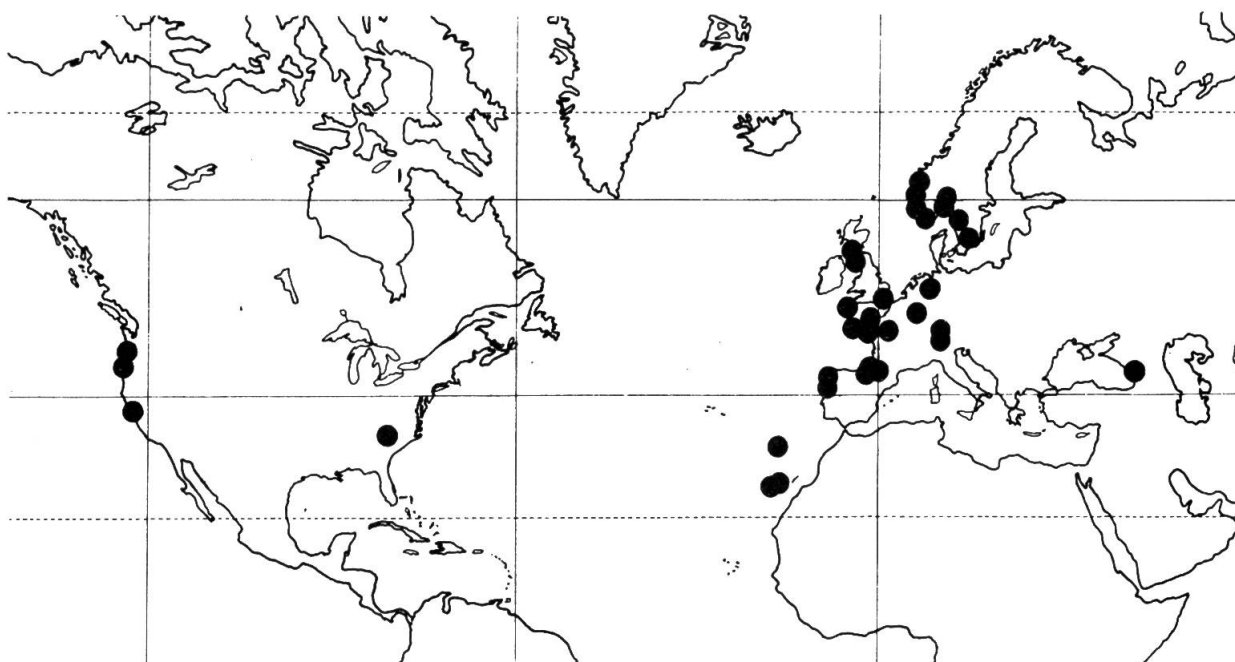


Fig. 5. — *U. madeirensis* — Aire de distribution actuellement connue.

Appalaches du sud-est [*U. subfloridana* "salazinic acid race" (DEY, 1978)]. En Californie et dans l'Oregon, je l'ai récoltée près des côtes, dans des dépressions humides protégées de l'influence directe de la mer, sur *Alnus ruber*, dans des communautés très riches en usnées. Les stations européennes de *U. madeirensis* sont fortement menacées, d'une part par la disparition et la transformation des biotopes dans lesquels cette espèce vit, et d'autre part par la pollution de l'air. En 1988, dans le cadre d'une excursion en Suède, j'ai eu l'occasion de visiter une des trois stations connues dans ce pays d'*U. madeirensis* (Mt. Hanneberg). Accompagné entre autres de R. Santesson, qui en compagnie de G. Degelius avait découvert la station il y a plus de 50 ans, nous avons retrouvé l'endroit exact. Hélas, il a fallu se rendre à l'évidence, l'exploitation forestière intensive, ainsi que la pollution de l'air ont fait disparaître toutes les usnées ainsi que tous les lichens à distribution océanique, autrefois nombreux dans cette station (communication personnelle de R. Santesson). Il est à craindre que *U. madeirensis* soit en régression ou ait même disparu de certaines stations connues en Europe moyenne. En Suisse cependant, des recherches dans un *Abieti-Fagetum* dont le climat est à caractère océanique (Merliwald/OW) (DIETRICH, 1991) ont permis de retrouver cette espèce qui avait été récoltée au même endroit par E. Frey (Bern) il y a plus de 20 ans. Aucun signe de diminution de vitalité n'a pu être constaté sur les individus récemment observés. La disparition des biotopes liée à un urbanisme croissant font que les stations situées sur les côtes atlantiques sont également fortement menacées. En fait, seules les îles Canaries semblent, en Europe, constituer un refuge encore sûr pour cette espèce.

Liste des localités — Amérique du Nord:

ETATS-UNIS. — **California:** Marina Co., Point Reyes Nat. Seashore, vallée descendant sur la mer en exp.N, *Alnus ruber* en bordure de route au bord d'un petit ruisseau, exp. NNW, 8.9.1989, P. Clerc (G); San Louis Obispo Co., Pigmy forest between Baywood Park and Morro Bay, on *Ceanothus*, 10 m, 9.1989, P. Clerc (G); **Oregon:** Curry Co., Cape Blanco State Park, Camping, sur *Picea sitchensis*, 10 m, 9.1989, P. Clerc (G); Lincoln Co., Cap Perpetua, *Alnus ruber* en contrebas de la route (US 201), en exp.N, 10 m, 9.1989, P. Clerc (G); **North Carolina:** Haywood Co., Big Cataloochie in the Great Smoky Mountains, deciduous forest, on *Prunus*, 170 m, 1972, J. P. Dey (Duke); Transylvania Co., near Tennessee Bald, on branches of recently fallen dead tree, ca. 160 m, 17.7.1969, W. L. Culberson & C. F. Culberson (Duke); Yancey Co., Mt. Mitchell, Commisary Ridge, sapin mort

dans la pente en exp. ESE, 1800 m, *P. Clerc* (G); **North Carolina/Tennessee**: Swain/Sevier Co., Great Smoky Nat. Park, Mt. Ambler, along the Appalachian trail, on a dead *Abies*, 1800 m, 6.1989, *P. Clerc* (G).

Europe:

ALLEMAGNE. — **Baden-Württemberg**: Südschwarzwald, St. Blasien, Mutterslehen, 22.8.1957, *Zeiger* (STU); Nordschwarzwald, Kaltenbrunn, 800-1000 m, 1957, *K. Bertsch* (STU); Schwarzwald, Feldberggebiet, 1300 m, 10.1923, *Voigtlander-Tetzner* (M); Nordschwarzwald, Freudenstadt, Christophstal, 1826, *Roesler* (STU); **Nordrhein-Westfalen**: bei Tecklenburg, 4.1862, *Nitschke* (M).

ESPAGNE. — **Iles Canaries**: Gomera, Hermigua, Montana Quemada, au-dessus de El Carmen, Fayal-Brezal dans la pente en exp. NNW, sur *Erica arborea*, 1000 m, 9.1986, *P. Clerc* (G); Hierro, Frontera, chemin forestier au sud du Mt. Tabano, descendant en direction de Llano de Guillen, forêt de *Pinus canariensis*, branche de *P. canariensis* au sol, 1210 m, 10.1986, *P. Clerc* (G); La Palma, Cumbre Nueva, 1100 m, 3.1906, *O. J. Pitard* (PC); Tenerife, Santa Cruz de Tenerife, Pico del Ingles, laurisilva dense sous le mirador, sur *Erica arborea* en exp. S, 960 m, 9.1986, *P. Clerc* (G); Tenerife, Candelaria, Monte Cabeza de Toro, au sud de Laguneta Alta, forêt dense de *Pinus canariensis* au bord de la route, sur les branches de *P. canariensis* au sol, 1400 m, 9.1986, *P. Clerc* (G); **Navarra**: Leizalarrea, Leiza, parte media bja de *Quercus robur*, 600 m, 8.1986, *J. Etayo* (PAMP); **Pontevedra**: Campelo, *Quercus robur*, 7.1987, *L. Bahillo* (SANT).

FRANCE. — **Basses-Pyrénées**: St.-Jean-Pied-de-Port, Mendive, au bord du chemin entre le col Burdin-Curutcheta et le Chalet d'Iraty, *Quercus pubescens*, à la limite de la forêt, 1200 m, 7.1950, *E. Frey* (BERN); St.-Jean-Pied-de-Port, Mendive, Fagetum près du chalet, 1000 m, *Lobarietum pulmonaceae*, 7.1950, *E. Frey* (BERN); **Côtes-du-Nord**: Huelgoat, sur *Quercus*, 9.1987, *G. B. Feige* (ESSEN); Vallée de Poulancré, au N de Mur-en-Bretagne, forêt de *Castanea*, *Fagus* et *Quercus* sur l'arête des rochers au S de St.-Gilles-Vieux-Marché, 280 m, 7.1954, *E. Frey* (BERN); Entre Laniscat et St.-Mayeux, pentes de 60° exposées au N, schistes argileux, 7.1954, *E. Frey* (BERN); Forêt de Lorge, au sud de St.-Brieux, *Fagus*, 7.1954, *E. Frey* (BERN); **Finistère**: Forêt de Cranou, carrefour de la Chapelle, branches de *Fagus* et *Quercus* au sol, 6.1984, *P. Clerc* (G); Monts d'Arrée, tourbière du Venec en Brennilis, sur *Calluna vulgaris*, association à *Trichophorum caespitosum*, 6.1984, *P. Clerc* (G); Forêt de Coatloc'h, branches de la couronne de *Fagus*, non loin de la route forestière médiane, 4.1970, *J. Lambinon* (MARSSJ); Umgebung von Quimperlé, forêt de Carnoet, *Quercus*, 4.1963, *Doppelbauer* (M); **Haute-Garonne**: Luchon, Superbagnières, limite artificielle de la forêt au SE de l'hôtel, Fageto-Abietetum, *Fagus*, vieux arbres, 1550 m, 7.1950, *E. Frey* (BERN); **Ille-et-Vilaine**: Forêt de Paimpont, *Pinus maritima* et *P. sylvestris* près de l'étang du Pas-du-Houx, 7.1954, *E. Frey* (BERN); Forêt de Fougères, *Delise* (PC); **Manche**: Forêt de Bricquebec, *Delise* (PC); Rochers de Mortain, 1823, *Bory de St. Vincent* (PC); **Seine-et-Marne**: Forêt de Fontainebleau, Grand Mont-Chauvet, sentier des Artistes, *Betula*, 12.1975, *J.-C. Boissière* (Boissière); Forêt de Fontainebleau, rochers de grès, 1946, *Saby* (MARSSJ); **Vosges**: Au-dessus de Hamontarny, 10.5.1986, *Harmand* (ANGUC).

GRAND-DUCHÉ DE LUXEMBOURG. — Entre 1823 et 1853, *Tinant* (LUX).

GRANDE-BRETAGNE. — **Cornwall (V.C.2)**: Roughtor, 1872, *R. Y. Tellam* (BM); **Devon (V.C.304)**: 1815 (BM); **Kintyre (V.C.101)**: Whitehouse Burn, by B.8001, 6 miles S. of Tarbert, 8.1973, *P. W. James* (BM); **Scotland**: Saddell Manse, near Carradale, 9.1884, *Stirton* (BM); **South Devon (V.C.3)**: East side of Dartmoor forest, Becky Falls, 3.1962, *D. K. Dalby* (BM); **West Kent (V.C.16)**: 1849, *E. Forster* (BM).

NORVÈGE. — **Akershus**: Baerum, ret /øst for Gampen, 400 m, på *Picea*, 2.1946, *H. Rui* (O); **Buskerud**: Flesberg, ur under Rudåsen, på *Quercus robur*, 250 m, 5.1980, *F. Wischmann* (O); **Hordaland**: Nordhordaland, Askøen, Askeskogen, på sortar ved "Dronningen", 7.1917, *F. Lillefosse* (O, BG); **Opland**: Søndreland, Halmrast, 11.1958, *H. Rui* (O); **Rogaland**: Sokndal, Skardås, N-facing rock-face, 70 m, 6.1980, *Holtan-Hartwig & Timdal* (O); Sokndal, Årstad ved Hauge, på stein, 6.1967, *Kyvarden* (O); Hjelmeland hd., Hjelmeland, Priståsen, Hjelmene, 7.1947, *G. Degelius* (Degelius); Sokndal, Knubedal, 7.1939, *E. Dahl* (O); Strand hd., zwischen der Kirche und Nordvand, auf Blocken, 6.1932, *G. Degelius* (Degelius); **Sogn og Fjordane**: Hyllestad, Leite, 200 m,

28.6.1971, *Hovda, Krog & Osthagen* (O); **Vest-Agder**: Farsund, S for Dalland, på bergvegg, eksp. 80'N, 8.1977, *Jølle* (O); Farsund, på en bergvegg på Midtre Langøy, Nø-vendt, 5.1977, *Jølle* (O); **Vestfold**: Tjolling ved Larvik, 6.1919, *O. Höeg* (O).

PORTUGAL. — **Madeira**: Montado da Chão das Feiteiras (near Ribeiro Frio), ca. 950-1050 m, 4.1952, *G. Een & H. Persson* (LISU); *C. Mandon* (PC, BORD); Levada gen Queimadas ob Santana, 900 m, an Platanus, 9.1989, *Düll* (Schlechter); **Minho**: Serra do Gerez, Chão de Lamas, 1920, *G. Felgueiras* (COI).

SUÈDE. — **Västergötland**: Vanersnas sn: Hunneberg, platan v. Munkesten (Betula), 6.1932, *G. Degelius* (Degelius); **Bohuslan**: Forshälla sn., St. Hasselön, Klippa i nordsluth, 6.1929, *G. Degelius* (Degelius); **Småland**: Ås sn., N om Svanakolm, Klippa i björkbacke, 6.1929, *G. Degelius* (Degelius).

SUISSE. — **Aargau**: Gemeinde Vordemwald, Usser Chratzere, 490 m, 10.1989, *C. Scheidegger* (Scheidegger); **Luzern**: Kriens, Dornegg, Ränggschluchtwald, in Abieti-Fagetum, an alter Abies alba, 980 m, 6.1988, *E. Ruoss & C. Keller* (Ruoss); **Obwalden**: Gemeinde Giswil, Merliwald, 1350 m, NE exp., Abieswald mit Picea, Fagus, Sorbus, 9.1964, *E. Frey* (BERN); Entlebuch, Glaubenpass, Ritzenmattseeli, Wald WSW alter Fichtenwald Gehänge, beim Seeli, 1400 m, *E. Frey* (BERN).

URSS. — **Caucasus occidentalis**: distr. Gulripshi, in vicinitate pagi Oburgvani, 1400-1600 m, 6.1981, *V. Vasák* (Vasák, G).

REMERCIEMENTS

J'aimerais tout d'abord remercier tous mes amis et collègues du Syst.-Geobotanisches Institut de l'Université de Berne qui m'ont aidé dans la réalisation de ce travail. Maryse Kolakowski (Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève) m'a apporté une aide décisive pour les photographies de cet article. Je l'en remercie beaucoup. Mes remerciements vont également à toutes les personnes (curateurs d'herbiers, collecteurs privés) qui m'ont prêté du matériel. Une partie importante de ce travail s'est effectué dans le cadre du projet n° 3.335.078 du Fonds national Suisse pour la recherche scientifique. Le travail sur le terrain aux îles Canaries et en Californie a été rendu possible grâce au soutien de l'Académie suisse des sciences naturelles (bourse de voyage) et du Fonds national (bourse post-doctorale de jeune chercheur). Que ces institutions en soient vivement remerciées. Mes remerciements chaleureux vont à Charis Bratt (Santa Barbara/Californie), à Rolf Santesson, Roland Moberg et Mats Wedin (Uppsala) ainsi qu'à Bernard Clément (Rennes) pour l'organisation et la direction d'excursions en Californie, en Suède et en Bretagne, ainsi que pour leur hospitalité. Enfin, Patricia Geissler (Conservatoire et Jardin botanique de la ville de Genève) et Claude Roux (Marseille) ont eu la gentillesse de lire et de critiquer le manuscrit de cet article, un grand merci à eux deux.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CLERC, P. (1984a). Contribution à la revision de la systématique des usnées (Ascomycotina, Usnea) d'Europe. I. *Usnea florida* (L.) Wigg. em Clerc. *Cryptogamie, Bryol. Lichénol.* 5 (4): 333-360.
- CLERC, P. (1984b). *Usnea wirthii* — A new species of lichen from Europe and North Africa. *Saussurea* 15: 33-36.
- CLERC, P. (1987a). Systematics of the *Usnea fragilesceus* aggregate and its distribution in Scandinavia. *Nord. J. Bot.* 7: 479-495.
- CLERC, P. (1987b). On the morphology of soralia in the genus *Usnea*. In: Progress and Problems in Lichenology in the Eighties. E. Peveling (Ed.). *Bibliotheca Lichenologica* 25: 99-102.
- CLERC, P. (1991). *Usnea wirthii* Clerc new to North America and the British Isles. *Lichenologist* 23(2): (sous presse).
- CULBERSON, C. F. & AMMANN, K. (1979). Standardmethode zur Dünnschichtchromatographie von Flechtensubstanzen. *Herzogia* 5: 1-24.
- CULBERSON, C. F. & JOHNSON A. (1982). Substitution of methyl tert.-butyl ether for diethyl ether in the standardized thin-layer chromatographic method for lichen products. *J. Chromat.* 238: 483-487.
- DEY, J.P. (1978). Fruticose and Foliose Lichens of the High-Mountain Areas of the Southern Appalachians. *The Bryologist* 81(1): 1-93.
- DIETRICH, M. (1991). Die Flechtenflora des Merliwaldes, Giswil/Obwalden (Zentralschweiz). *Bot. Helv.* (sous presse).
- KÄRNEFELT, I. (1979). The brown fruticose species of *Cetraria*. *Op. bot. Soc. bot. Lund* 45: 1-123.
- MOTYKA, J. (1936-38). *Lichenum generis Usnea studium monographicum. Pars systematica*. 2 vols. Leopoli: privately printed.
- POSNER, B. (1990). *Untersuchungen zur Sekundärstoffverteilung im Flechtenthallus dargestellt an den Gattungen Lasallia, Lobaria und Usnea*. Inauguraldissertation des Fachbereichs 9 Bio- und Geowissenschaften der Universität Essen GHS. Essen.
- SWINSCOW, T. D. W. & KROG, H. (1974). *Usnea* subgenus *Eumitria* in East Africa. *Norweg. J. Bot.* 21: 165-185.
- SWINSCOW, T. D. W. & KROG, H. (1975). The *Usnea undulata* aggregate in East Africa. *Lichenologist* 7: 121-138.

- SWINSCOW, T. D. W. & KROG, H. (1976a). The *Usnea bornmuelleri* aggregate in East Africa. *Norweg. J. Bot.* 23: 23-31.
- SWINSCOW T. D. W. & KROG, H. (1976b). The *Usnea articulata* aggregate in East Africa. *Norweg. J. Bot.* 23: 261-268.
- SWINSCOW T. D. W. & KROG, H. (1978). Pendulous species of *Usnea* in East Africa. *Norweg. J. Bot.* 25: 221-241.
- SWINSCOW T. D. W. & KROG, H. (1979). The fruticose species of *Usnea* subgenus *Usnea* in East Africa. *Lichenologist* 11 (3): 207-252.
- TAVARES, C. N. (1964). Contribution to the lichen flora of Macaronesia. III. New or interesting taxa. *Revista de Biologia* 4(1-2): 131-134.
- WIRTH, V. (1980). *Flechtenflora*. Stuttgart (Ulmer).