

# Sur la piste des premiers lichens

Jean-Louis FAROU

64 bis, avenue Aristide Briand, 33720 BARSAC

jlfarou@orange.fr

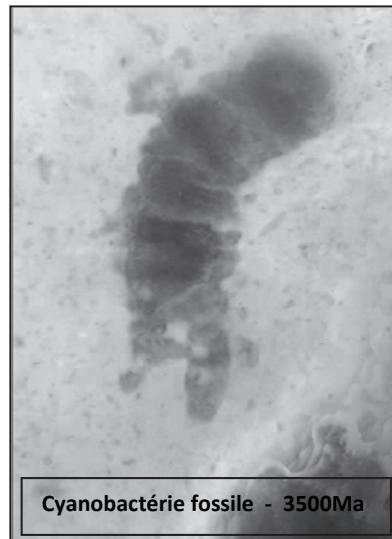
Les sciences du vivant sont confrontées comme beaucoup d'autres disciplines à la question des origines. La lichénologie n'est pas indemne de cette question même si les fossiles découverts par les paléontologues sont souvent d'autant moins éloquents que l'on s'enfonce dans les abysses du temps. Les découvertes de fossiles postulées comme lichens sont peu nombreuses et les échantillons sont souvent de qualité insuffisante pour affirmer la nature précise de l'organisme.

## Bref rappel diachronique sur l'évolution du vivant.

### Cyanobactéries

Après la formation de la terre évaluée à 4567 Ma (millions d'années) les premières traces de vie terrestre remonte à -3800 Ma (stromatolithes). Les stromatolithes présents sur tous les continents sont des structures organo-sédimentaires qui ont été formées par des cyanobactéries. L'activité photosynthétique de celles-ci en consommant du CO<sub>2</sub> entraîne la précipitation du carbonate de calcium, à partir du bicarbonate de calcium en solution dans l'eau. Ces structures ont la forme de coussins feuillettés discoïdes ou mamelonnés, parfois de grande taille. La biogénèse de ces formations est encore active dans plusieurs endroits du globe et notamment en Australie à Shark Bay.

Ci-contre : *Archaeoscillatonopsis maxima*. Microfossile controversé interprété comme une cyanobactérie filamentueuse (-3500 Ma).



Cyanobactérie fossile - 3500Ma

<http://www.evolution-biologique.org>

### Les premières cellules eucaryotes

Le paléontologue Andrew Knoll, professeur à l'université d'Harvard, démontre (2014), données à l'appui, la présence d'eucaryotes vers la fin de l'Achénien (-2700 Ma).

Les organismes primitifs éliminaient le dioxygène dans les océans, celui-ci réagissait principalement avec les métaux comme le fer ferreux pour le précipiter en hématite et magnétite, ce qui limitait les possibilités de vie aux seuls organismes anaérobies. Ce n'est plus le cas vers -2400 Ma, après l'épuisement du fer ferreux marin, le dioxygène s'est alors répandu des océans à l'atmosphère, déclenchant une crise écologique en raison de sa toxicité pour les organismes anaérobies de l'époque qui le produisaient.

Les paléobiologistes vont utiliser des biomarqueurs, les stéranes (composés issus des stérols), qui sont spécifiques à certaines espèces ou composés organiques et signent la présence de cyanobactéries et d'eucaryotes. Certains de ces composés ne sont fabriqués que par la membrane des cellules eucaryotes. Ces biomarqueurs ont permis de prouver l'existence de ces cellules et

donc d'une présence à minima d'oxygène il y a -2700 Ma. On postule que les cyanobactéries par la production d'oxygène ont été les promoteurs de l'émergence des cellules eucaryotes.

## Théorie de l'endosymbiose

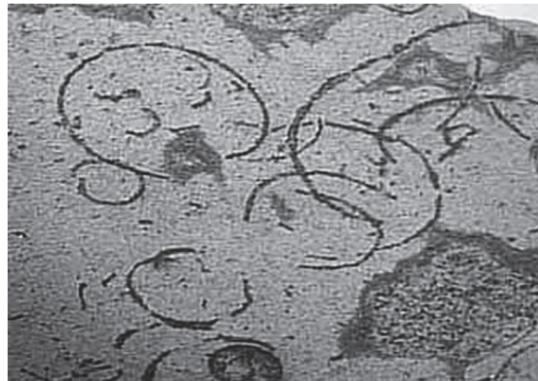
Une cellule procaryote ancestrale (hétérotrophe, anaérobie) va grossir puis l'invagination de la membrane plasmique formera une ébauche de réticulum endoplasmique et de noyau. Cette cellule ancestrale va phagocytter une cellule procaryote et hétérotrophe (probablement une alpha-protéobactérie) mais qui est cette fois ci aérobie ; cette première endosymbiose préside à l'apparition des mitochondries qui, de facto, devient intracellulaire.

Cette nouvelle cellule va à son tour phagocytter une cellule procaryote photosynthétique (donc autotrophe) et anaérobie (comme par exemple une cyanobactérie) ; c'est la deuxième endosymbiose, elle explique l'apparition des chloroplastes. La cellule formée est un eucaryote photosynthétique (autotrophe) et aérobie. À noter, que plus de 90 % du génome de l'endosymbiose sera transféré dans le noyau de l'hôte. Ce sont ces transferts de gènes qui ont permis à la cellule hôte de contrôler les nouveaux organites.

### *Grypania spiralis*

Sans qu'il y ait consensus dans la communauté des paléontologues, ce ver (lignes courbes) est considéré comme le premier exemple de multicellularité.

La plus ancienne trace date de -2200 Ma. De l'ère Paléoprotéozoïque il mesure jusqu'à 20 cm de longueur et a été trouvé en Chine, en Indes et aux États-Unis.



<http://www.fas.org/irp/imint/docs>

## Les premiers champignons

Étant donné que les champignons ne sont pas bio-minéralisés, ils ne sont pas facilement fossilisés. Néanmoins, il est possible de reconstituer leur arbre généalogique sur la base du témoignage de spores fossiles et des phylogénies moléculaires. Ce continuum est constitué respectivement par les eubactéries, les archéobactéries et les eucaryotes. Les champignons avec les métaphytes (groupes polyphylétiques) et les métazoaires (groupe monophylétique) émergent de la couronne terminale de l'arbre des eucaryotes. Ils dérivent d'une branche voisine de celle des métazoaires dont ils partagent l'ancêtre commun, un petit protiste flagellé, hétérotrophe, proche de nos choanoflagellés actuels. En conséquence les *Fungi* se positionnent comme le règne le plus proche des animaux.

Les protistes fongiformes (*Myxomycota, Acrasiomycota...*) issus de la radiation terminale des eucaryotes, divergent plus tôt. Ils sont considérés actuellement comme un groupe indépendant des Fungi. Les *Oomycota*, ne font pas partie des vrais champignons bien qu'étant considérés parmi leurs plus proches ancêtres. À l'inverse, les *Chytridiomycota*, seuls mycètes aux spores mobiles (zoospores) d'origine aquatique, sont considérés comme les premiers véritables champignons, apparus déjà au Précambrien. C'est au Cambrien, il y a -500 Ma, que les champignons terrestres qui ont accompagné les végétaux pendant la conquête des terres émergées, ont divergés des *Chytridiomycota*. Les *Zygomycota*, au mycélium non cloisonné, apparus ensuite auraient donné naissance aux *Ascomycota* et aux *Basidiomycota*. Ces deux phylums se sont différenciés dès le début du Silurien. Les premiers *Basidiomycota* ainsi que certaines levures ascosporées, sont signalés dès le milieu du Jurassique lors de l'expansion des gymnospermes.

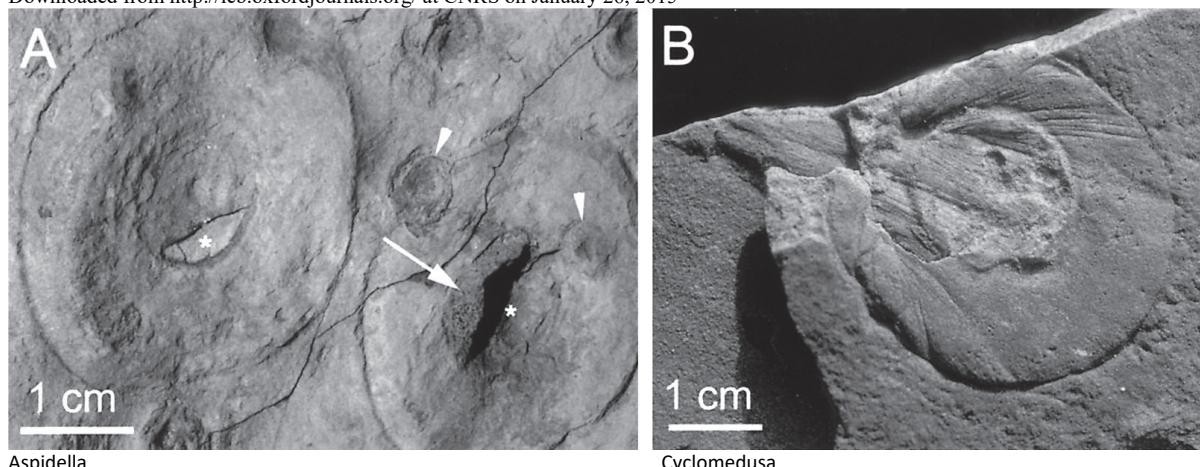
Plus tardivement, c'est après les angiospermes que les hyphomycètes apparaissent. Les kératinophiles représentés entre autre par les dermatophytes apparaîtront au début du Cénozoïque avec la diversification des mammifères. Les champignons qui restent avant tout des organismes telluriques et souvent discrets, évolueront étroitement avec le monde végétal. Comme le parasitisme obligatoire avec les végétaux, les associations symbiotiques comme les lichens et les mycorhizes sont le résultat d'une longue évolution parallèle avec des organismes photosynthétiques.

Au Précambrien (de -2700 à -2300 Ma) d'Afrique du sud, Hallbauer et Van Warmelo, en 1974 (*Precambrian Research*) découvrent des fossiles montrant une association possible d'un champignon et d'une algue.

Les premiers fossiles possédant des caractéristiques typiques de champignon date du Mésoprotozoïque soit -1430 Ma. Ces multicellulaires benthiques avaient des structures filamenteuses avec septa (cloisonnées), et étaient capables d'anastomose. Des études plus récentes estiment l'arrivée d'organismes fongiques à environ -1060 à -760 Ma. Pour une grande partie de l'ère Paléozoïque (-542 à -251 Ma), les champignons semblent avoir été aquatiques et se composaient d'organismes semblables aux Chytridiomycota existants et possédant des spores portant des flagelles. Les analyses phylogénétiques suggèrent que le flagelle a été perdu au début de l'histoire évolutive des champignons dans la majorité des espèces. L'adaptation évolutive du stade aquatique à la vie terrestre a nécessité une diversification des stratégies écologiques pour obtenir des éléments nutritifs, en passant par le parasitisme, le saprophytisme et le développement de mutualismes telles que mycorhization et lichénisation. Des études récentes suggèrent que l'état écologique ancestral des Ascomycètes était le saprophytisme, et que des lichénisations se sont produites à plusieurs reprises.

Ci-dessous. Structures interprétées par certains paléontologues comme des Champignons saprophytes, aquatiques vivant sous la zone photique. (A. Ediacarien de Terre-Neuve - 565 Ma B. Ediacarien d'Australie). Ces structures sont apparues vingt-trois millions d'années avant l'explosion cambrienne (-542 Ma) qui donna la plupart des grands phylums actuels.

Downloaded from <http://icb.oxfordjournals.org/> at CNRS on January 26, 2015



Ces fossiles discoïdes ont des parties centrales remplies de sédiments plus grossiers que les strates environnantes. A. Le centre du disque, diffère du schiste argileux dominé par le limon et l'argile qui forme les parties extérieures. Les flèches indiquent des spécimens plus petits d'*Aspidella* au-dessus du grand spécimen suggérant une propagation de l'espèce dans la colonne

d'eau. **B.** *Cyclomedusa* sur un lit de quartzite. À noter l'étirement de la retenue discoïdale par la tige en haut à gauche et la préservation tridimensionnelle qui est maintenue sur au moins deux couches. Ces organismes ne semblent pas faire partie des métazoaires et peuvent raisonnablement être interprétés par analogie, comme appartenant au monde fongique.

## Les premiers lichens

Dans la formation géologique fossilifère de Doushanto (635 - 551 Ma) située dans la province de Guizhou en Chine, des microfossiles exceptionnellement préservés ont été trouvés dont certains ressemblent à des lichens. Ces organismes ont été bien conservés grâce au remplacement des tissus organiques par du phosphate (phosphatation). Cette formation couvre la frontière entre les organismes problématiques de la période géologique de l'Édiacarien et la faune plus familière de l'explosion cambrienne.

L'observation des microfossiles de Doushanto montre des filaments minces étroitement associés à des cellules cocoïdes, ces dernières étant interprétées comme des cyanobactéries engainées, semblables aux *Gloeocapsa* actuelles ou *Enterophysalis* ou peut-être des algues vertes semblables aux Chroococcacées modernes. Dans certains échantillons on observe des restes de gaines biologiques visibles dans l'enveloppe hyaline. Un certain nombre de filaments semblent envelopper des cellules cocoïdes ou sont arrangés dans des boucles. Dans certains cas un filament seul connecte deux structures pyriformes ou une structure pyriforme est connectée aux appendices filamentueux multiples. Les filaments n'ont pas d'enveloppe semblable à la gaine hyaline qui caractérise les cyanobactéries et peuvent être distingués des algues multicellulaires pseudoparenchymateuses qui ont été préservées dans le même dépôt. Cependant, les spécimens ayant été trouvés dans des sections minces il reste impossible de reconstruire leur structure tridimensionnelle. Les filaments sont interprétés comme des hyphes fongiques et les structures terminales pyriformes comme des spores restantes, des structures reproductrices ou un certain type de vésicule fongique.

Il est peu probable que les hyphes fongiques étaient saprophytes. Dans les spécimens étudiés les hyphes sont seulement associées avec des algues cocoïdes et non avec des algues rouges comme on pourrait s'y attendre s'ils étaient saprophytes. En outre, on constate que les cellules cocoïdes ne montrent pas un degré de décomposition plus grand que celui des hyphes fongiques. Ce constat est en accord avec la thèse que les hyphes n'étaient pas dans un rapport saprophytique avec les algues. Par ailleurs, un échantillon montre que les hyphes sont bien structurellement associées aux cyanobactéries et non accidentellement, suggérant une interaction physiologique directe entre-elles. Des groupes cocoïdes sont distinctement compartimentés avec de nombreuses hyphes semblables aux réseaux décrits dans les cyanolichens du Dévonien.

## La controverse d'Édiacara

Vers la fin de l'Édiacarien, (-635 à -541 Ma), après une longue période de glaciation lors du Cryogénien, l'apparition de nombreux organismes est nommée « explosion d'Avalon » (-575 Ma). Découverts dans les collines d'Édiacara en Australie, puis dans une vingtaine de sites répartis sur tous les continents, ces organismes disparurent simultanément avec l'explosion de la biodiversité cambrienne, 56 millions d'années plus tard. On ignore les raisons de cette disparition qui n'a laissé aucun phylum identifiable malgré la présence marquée d'un écosystème

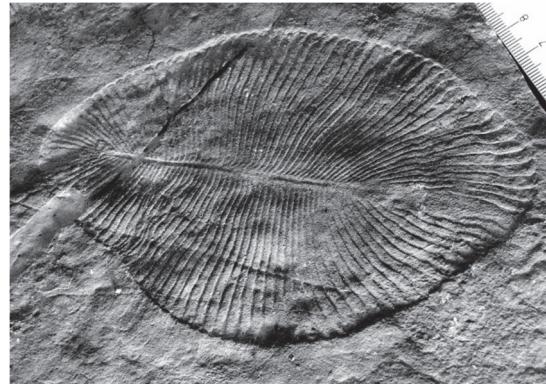
particulièrement florissant. Les paléontologues se perdent en conjectures pour expliquer cette disparition d'où la controverse dite d'Édiacara.

Le paléontologue Retallack G.J. considère (1994, 2012) que ces couches fossilifères sont des paléosols et que certains fossiles d'Édiacara comme *Dickinsonia costata* sont des lichens ou des colonies microbiennes du sol.

### *Dickinsonia costata*

Échantillon de la faune de l'Édiacarien dernière période géologique de l'éon Protéozoïque. -580 Ma.

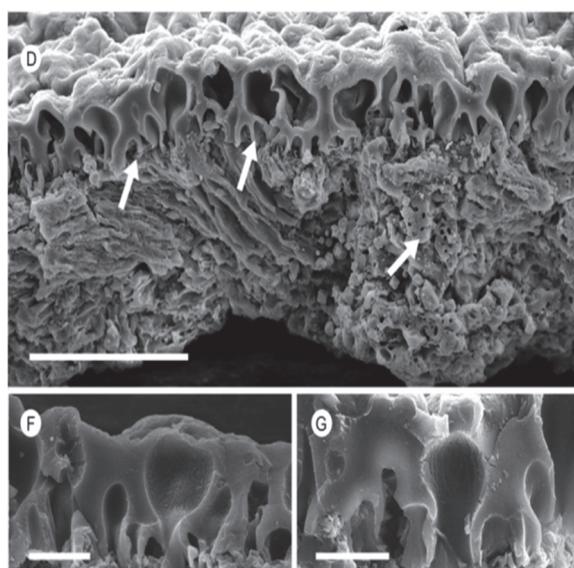
Empreinte de tissus mous dans les grès quartzeux des collines d'Édiacara ; a été trouvée aussi en Ukraine, dans la région de la mer blanche et de l'Oural central en Russie.



<https://fr.wikipedia.org/wiki/Dickinsonia>

Plusieurs fossiles du Précambrien datés d'environ -580 Ma. *Paramecia incognata* de Namibie et *Patalostroma kuibis* de Chine, sont interprétés par G. Retallack comme des lichens. La communauté scientifique semble loin d'adhérer à cette interprétation.

Ci-dessous : vue au microscope électronique de *Cosmochlaina* sp. un spécimen bien préservé avec un cortex intact datant de l'Ordovicien moyen de l'Angleterre.



### *Cosmochlaina* sp.

Champignon probablement lichenisé.

**D.** Section fracturée du thalle entier avec les restes d'une deuxième couche corticale (flèches)

Barre d'échelle 100µm

**F.** et **G.** Cortex fracturé avec deux types de cellules.

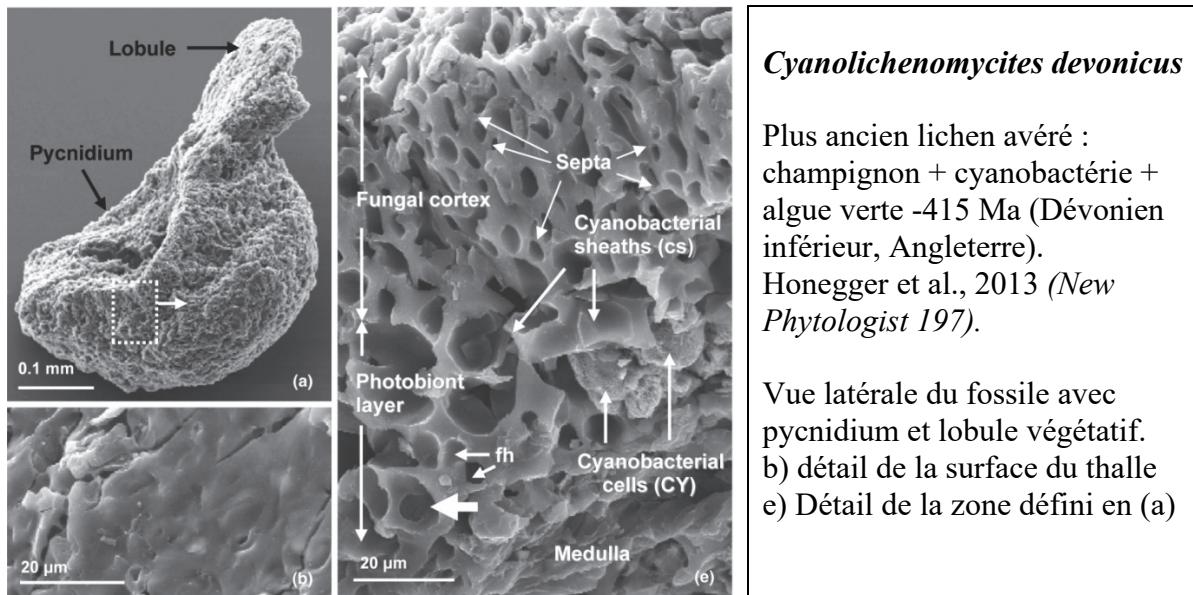
Barre d'échelle 20µm

Photosymbiose non retrouvée. -460 Ma (Ordovicien moyen, Angleterre)

Edwards et al., 2013, *Botanical Journal of the Linnean Society*, 173).

Honegger R, Edwards D. et Axe L. publient une étude dans le *New Physiologist* (2013) sur deux fossiles du Dévonien, *Cyanolichenomycites devonicus* et *Chlorolichenomycites salopensis*. Le premier (cliché ci-dessous) possède un thalle hétéromère avec un cortex épais en surface et une médulles peuplée de colonies de cyanobactéries ressemblant aux nostocs actuels. Ils ont été interprétés provisoirement comme lichenisés et appartenant aux *Pezizomycotina*. Les échantillons manquent de structures reproductrices sexuelles, ce qui ne permet pas de les assigner à une classe fongique mais ils ont une similitude anatomique avec les *Lecanoromycetes* existants.

Les évaluations issues des analyses phylogénétiques de trois régions d'ADN permettent de situer la divergence entre les ancêtres des *Dothideomycetes* et ceux des *Lecanoromycetes* dans la période du Carbonifère. La majorité des *Lecanoromycetes* existants formant des lichens sont présents dans cette période.



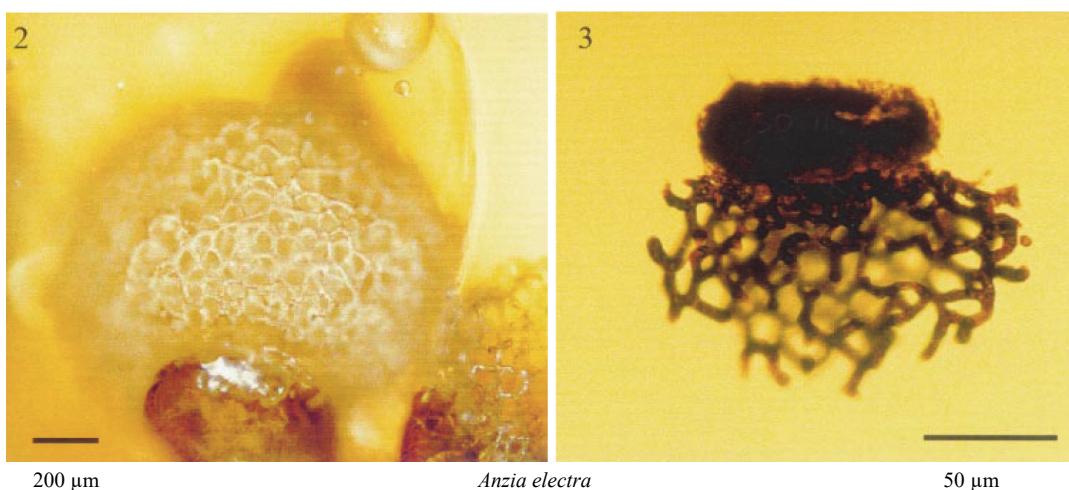
La découverte de lichens à cyanobactéries du Dévonien ainsi que des lichens à algues vertes avec un thalle intérieurement stratifié indique que la rupture pourrait s'être produite plus tôt dans le Paléozoïque. Il semble très probable que dans le Dévonien inférieur, divers types de lichens aient colonisé les roches et le sol dans des zones climatiques appropriées. Les lichens ont pu s'implanter partout où la pression compétitive des trachéophytes est faible ou absente, conséquence des conditions environnementales difficiles (zones alpines, déserts, steppes...).

Tomescu A. M. F. (2006), Retallack<sup>2</sup> G.J. (2009) estiment que les lichens n'étaient pas la seule symbiose fongique avec des algues photo-autotrophes dans la première phase du Dévonien. La détection de trois gènes, atteste de leur implication dans la formation de mycorhizes dont les fonctions sont en grande partie conservées chez les bryophytes existants, les ptéridophytes, les gymnospermes et les angiospermes. Grâce à leurs similitudes structurelles avec des taxons existants *Cyanolichenomycites devonicus* et *Chlorolichenomycites salopensis* ont été facilement reconnus comme des lichens. Néanmoins, de nombreux fossiles aux structures morphologiques inconnues et souvent mal préservées ne font que suggérer une symbiose lichenique.

Ci-contre : *Anzia electra*. Lichen fossilisé dans de l'ambre -20 Ma (Miocène inférieur. Allemagne). Rikkinen et Poinar, 2000 (*Mycol. Res.* 104).

L'espèce a été découverte dans de l'ambre de la Baltique datant d'environ -20 Ma. Les caractères morphologiques de cette espèce fossilisée comprennent un petit thalle foliaire à lobes étroits, une médulle à deux couches, une absence d'axe chondroïdien, un spongiostatum moniliforme et des rhizines nées individuellement aux marges des coussins du spongiostatum. L'espèce fossile démontre toutes les caractéristiques distinctives de la morphologie des thalles du genre *Anzia*. L'espèce est restée stable pendant des dizaines de millions d'années. La divergence des lichens anzioides doit avoir eu lieu très probablement avant le Tertiaire. Le fossile fournit également la première preuve forte que les distributions laurasiennes de certains lichens modernes représentent des vestiges d'une répartition géographique autrefois plus large. La ressemblance

étroite du fossile avec les espèces existantes en Asie de l'est et à l'est de l'Amérique du nord suggère que la gamme actuelle du genre *Anzia* est très relictuelle.

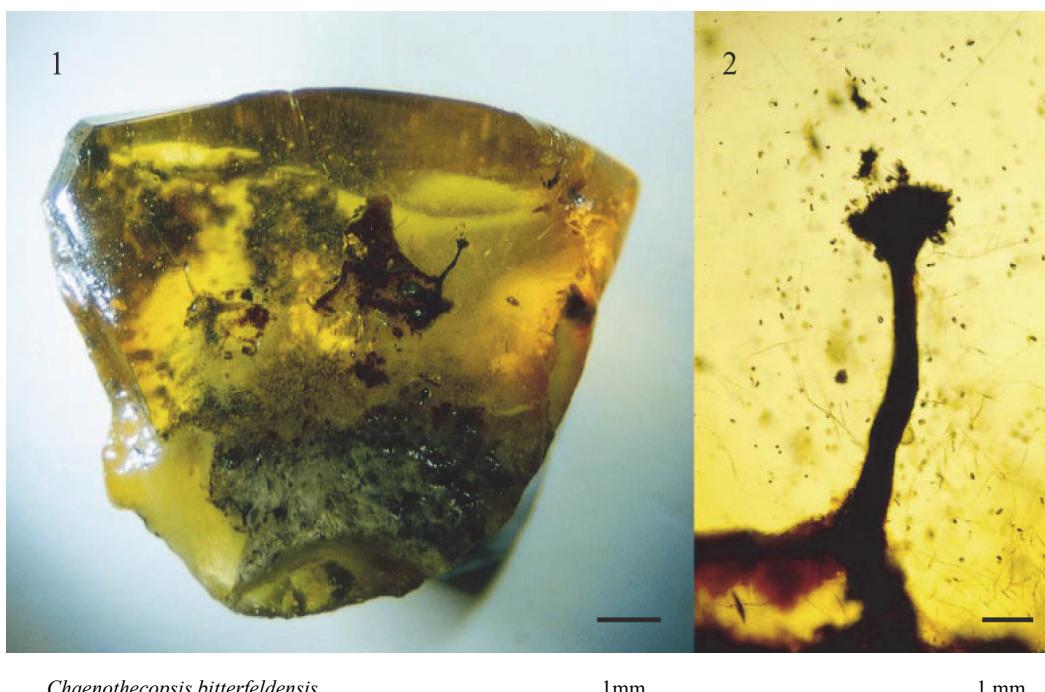


## Mycocaliciales

Beaucoup d'ascomycètes des genres *Chaenothecopsis* et *Mycocalicium* ont été trouvés dans des exudats résineux et de l'ambre datant du Miocène. Composée de terpenoïdes non volatils, la résine fossilisée a été progressivement oxydée et polymérisée, ce qui lui permet de résister aux attaques chimiques et microbiologiques. Les multiples inclusions fongiques ont permis de découvrir plus de vingt ascomes dans l'échantillon. Si l'organisation des hyphes n'est pas bien résolue, celle de la couche superficielle du pédoncule semble composée d'entrelacs d'hyphes. De nombreuses *Mycocaliciaceae* sont résinicoles et certaines espèces peuvent coloniser la résine relativement fraîche.

Ci-dessous : *Chaenothecopsis bitterfeldensis* (holotype). Champignon non lichenisé.

1. Vue générale de l'ascome et du mycélium piégé dans l'ambre poli. 2. Détail du pédoncule et du mazédium avec ascospores détachées dont certaines ont germé avant que la résine ne soit transformée en ambre (-20 Ma).



*Chaenothecopsis bitterfeldensis*

1mm

1 mm

## Conclusions

Le début de l'Édiacarien avec la formation géologique fossilifère de Doushanto montre pour l'instant les traces les plus anciennes de lichens. Dans le continuum phylogénétique, le cheminement n'est pas linéaire sachant que des extinctions ont jalonné des explosions de biodiversité où la symbiose a pu s'amorcer. Cette dernière apparaît sans doute très tôt dans l'histoire du vivant en permettant des transferts de gènes facilités par les proximités cellulaires diverses. La symbiose lichenique est probablement plus ancienne que celle attribuée aux échantillons « avérés ». De nombreuses découvertes seront encore nécessaires pour approcher le point ombilical d'une origine. Si les constituants biologiques qui composent les lichens, faute de minéralisation, se prêtent peu à la fossilisation, heureusement, les outils et les méthodologies affectés à la biologie moléculaire, à la géologie et à la datation, ne cessent de se perfectionner. On peut donc espérer que de nouvelles découvertes de fossiles permettront dans l'interdisciplinarité, d'apporter toujours plus d'éclairage sur l'origine plurielle des symbioses et en particulier sur celle singulière des lichens.

## Remerciements

- à Laurent Londex (paléontologue, Maître de conférence à l'université de Bordeaux) pour ses conseils, ses corrections et ses apports bibliographiques.
- aux membres du comité de lecture, en particulier à Claude Roux pour les nombreux compléments apportés à la bibliographie.

## Bibliographie

- Banfield J. F., Barker W. W., Welsh S. A. et Taunton A. 1999.** Biological impact on mineral dissolution : application of the lichen model to understanding mineral weathering in the rhizosphere. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **96**(7) : 3404-3411.
- Büdel B. et Scheidegger C., 2008.** Thallus morphology and anatomy. In: Nash TH, coord. *Lichen biology*, 2nd ed. : Cambridge University Press.
- Chabasse D., 1998.** Origine et interrelation des champignons avec le vivant. Évolution durant les temps géologiques. Édition Masson.
- Edwards D., Axe L. et Honegger R., 2013.** Contributions to the diversity in cryptogamic covers in the mid-Palaeozoic : *Nematothallus* revisited. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **173** : 505-534.
- Edwards D. et Rose V., 1984.** Cuticles of *Nematothallus* : a further enigma. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **88** : 35-54.
- Fletcher B. J., Beerling D. J. et Chaloner W. G., 2004.** Stable carbon isotopes and the metabolism of the terrestrial Devonian organism *Spongiophyton*. *Geobiology*, **2** : 107-119.
- Friedl T. et Büdel B., 2008.** Photobionts. In : Nash T. H. (coord.) *Lichen biology*. Cambridge University Press.
- Guegen J. C. et Garon D.** Biodiversité et évolution du monde fongique. Édition EDP. Sciences.
- Honegger R, Edwards D, Axe L. 2013.** The earliest records of internally stratified cyanobacterial and algal lichens from the Lower Devonian of the Welsh Borderland. *New Phytologist*, **197** : 264-275.
- Jahren A. H., Porter S. et Kuglitsch J. J., 2003.** Lichen metabolism identified in Early Devonian terrestrial organisms. *Geology*, **31**(2) : 99-102.
- Jonathan B., Antcliffe and A. Hancy., 2012.** Critical questions about early character acquisition Comment on Retallack "Some Ediacaran fossils lived on land" *Department of Earth Sciences, University of Bristol. Evolution & développement*, **15**(4) : 225-227.
- Karatygina I. V., Snigirevskaya N. S. et Vikulin S. V., 2009.** The most ancient terrestrial lichen *Winfrenatia reticulata* : a new find and new interpretation. *Palaeontological Journal*, **43**(1) : 107-114.

- Knoll A. H., 2014.** Paleobiological perspectives on early Eucaryotic evolution. *Perspective in Biology*, 9(6).
- Lefevre T., Raymond M. et Thomas F., 2016.** *Biologie évolutive*. Édition De Boeck supérieur CNRS.
- Peterson K. J., Waggoner B. et Hagadorn J. W., 2003.** A Fungal Analog for Newfoundland Ediacaran Fossils ? *Intégr. Comp. Biol.* **43** : 127-136.
- Retallack, G. J., 1994.** Were the Ediacaran fossils lichens? *Palaeobiology* **20**(4) 523-544.
- Retallack, G. J., 2012.** Some Ediacaran fossils lived on land. *Nature* **493** : 489-492.
- Rikkinen J. et Poinar G., 2000.** A new species of resinicolous *Chaenothecopsis* from 20 million year old Bitterfeld amber, with remarks on the biology of resinicolous fungi. *Mycol. Res.* **104** : 7-15.
- Rikkinen J. et Poinar G., 2000.** Fossilised *Anzia* (*Lecanorales*, lichen-forming *Ascomycota*) from European Tertiary amber. *Mycol. Res.* **106**(8) : 984-990.
- Stein W. E., Harmon G. D. et Hueber F. M., 1993.** *Spongiphyton* from the Lower Devonian of North America reinterpreted as a lichen. *American Journal of Botany* **80**.
- Taylor T. N., Hass H. et Kerp H., 1997.** A cyanolichen from the Lower Devonian Rhynie Chert. *American Journal of Botany*, **84**(8) : 992-1004.
- Taylor T. N., Hass H., Remy W. et Kerp H., 1995.** The oldest fossil lichen. *Nature* **378** : 244.
- Taylor W. A., Free C., Boyce C., Helgemo R. et Ochoada J., 2004.** SEM analysis of *Spongiphyton* interpreted as a fossil lichen. *International Journal of Plant Sciences* **165**(5) : 875-881.
- Teyssèdre B., 2006.** Les algues vertes (phylum *Viridiplantae*), sont-elles vieilles de deux milliards d'années ? *Carnets de géologie*, 2006 : 1-166.
- Tomescu A. M. F., Honegger R. et Rothwell G. W., 2008.** Earliest fossil record of bacterial, cyanobacterial mat consortia : the early Silurian Passage Creek biota (440Ma, Virginia, U.S.A.). *Geobiology* **6**(2) : 120-124.
- Tomescu A. M. F., Rothwell G. A. et Honegger R., 2006.** Cyanobacterial macrophytes in an Early Silurian (Llandovery) continental biota : *Lethaia* **39** : 329-338.
- Tomescu A. M. F., Tate R. W., Mack N. G. et Calder V. J., 2010.** Simulating fossilization to resolve the taxonomic affinities of thalloid fossils in Early Silurian (ca. 425 Ma) terrestrial assemblages. *Bibliotheca Lichenologica* **105** : 183-190.