

# Introduction

## à l'étude des lichens

Clother COSTE  
26 rue de Venise  
81100 Castres  
cloter@wanadoo.fr

La première mention du terme de lichen apparaît au IV<sup>ème</sup> siècle avant JC pour désigner les hépatiques (*Théophraste*). Le suédois *Acharius* différencie les lichens des autres cryptogames par leur morphologie (1798 à 1814). Ce n'est qu'en 1867 que la véritable nature symbiotique du lichen, symbiose d'une algue ou cyanobactérie et d'un champignon, est décrite pour la première fois par *Schwendener* et *De Bary*.

**La symbiose** - La symbiose est très fréquente dans la nature (les exemples sont nombreux : protozoaires, métazoaires, champignons en symbiose avec divers organismes autotrophes tels que les chlorelles, les spermaphytes ...). Mais la spécificité du lichen est de développer une structure particulière : le thalle lichénique composé de filaments mycéliens, les mycosymbiotes (les hyphes, hétérotrophes) et de cellules d'algues, les photosymbiotes (les gonidies, autotrophes). Cette double nature augmente considérablement l'amplitude écologique des lichens et autres organismes symbiotiques qui de fait colonisent des zones soumises à des conditions climatiques extrêmes, là où les autres végétaux terrestres atteignent leurs limites physiologiques.

**La morphologie** - La morphologie du thalle lichénique est caractéristique, il peut être crustacé lobé ou non lobé, foliacé,

umbiliqué, complexe ou fruticuleux. Il assure la reproduction asexuée (végétative) par fragmentation. Des cellules algales et des hyphes sont libérées dans l'environnement pour former un nouveau lichen. Le cortex (inférieur ou supérieur) porte des organes de morphologies particulières, aux fonctions très diverses (alimentation en eau, échanges gazeux, protection de l'ensoleillement, fixation ...). La genèse et la structure de ces organites sont encore mal connues. Du point de vue microscopique, la structure du thalle, selon l'organisation interne des hyphes et des algues, peut être homéomère, ou hétéromère (stratifiée ou radiée). Il est structuré de quatre parties : le cortex supérieur (para- ou prosoplectenchyme), la couche algale (pour la structure hétéromère), la médulle (plus ou moins arachnoïde) et enfin le cortex inférieur qui porte des rhizines selon les espèces. La morphogenèse du thalle lichénique est encore peu comprise. En effet les lichens formés de deux organismes peuvent être séparés, et les constituants peuvent croître indépendamment au laboratoire. En culture, l'algue verte produit de petites colonies vertes formées de cellules qui souvent ne ressemblent pas à celles trouvées dans le lichen intact. Les cyanobactéries par comparaison ne changent pas en culture. Le champignon, en absence de son photosymbiote produit

un amas d'hyphes dépourvus de caractères ressemblant à ceux du lichen dont il a été isolé. Lorsque le champignon et l'algue sont mélangés dans de strictes conditions, ils forment une nouvelle association qui prend la forme du lichen parent. Quel est alors le mécanisme qui déclenche cette fascinante transformation physique appelée morphogénèse ? Le champignon semble posséder toute l'information génétique dont il a besoin pour créer la forme caractéristique du lichen : mais il ne peut le faire seul. L'algue ou la cyanobactérie d'une manière ou d'une autre est capable « d'allumer » les gènes du champignon qui contrôlent la morphogénèse ; mais par quel mécanisme ? Ces importantes questions de biologie moléculaire relèvent d'un mécanisme plus général de transformation cellulaire comme dans le cas du cancer. Les lichens à ce titre représentent un outil fondamental de recherche.

**Les symbiotes** – Le champignon assure la reproduction sexuée par l'émission de spores qui doivent rencontrer un photosymbiote pour édifier un nouveau lichen. Il existe environ 64 000 espèces de champignons dont 20% sont lichénisés, 46% sont des ascomycètes, 1,2% des deutéromycètes et 0,3% des basidiomycètes. Les photosymbiotes sont des Chlorophytes (environ 90% des lichens) ou des cyanobactéries (environ 10%); on ne peut être certain de l'identification que de seulement 2% des algues des lichens car une mise en culture est nécessaire pour les déterminer avec certitude. De nombreuses espèces sont encore inconnues.

**La classification** - Cette double nature du lichen pose le problème de la classification qui a été particulièrement longue à élaborer. Doit-elle être basée sur la morphologie du thalle, sur la nature du photosymbiote, sur la nature des métabolites secondaires ou sur la nature du mycosymbiote ? La classification des Ascomycètes non lichénisés de *Nannfeld* (1932) et *Luttrell* (1951) donnera les bases de la classification moderne. *Chadefaud*

(1900-1984) et *Werner* (1901-1977) sont à l'origine d'importants travaux sur la systématique des ascolichens et particulièrement en cytologie. Après de nombreuses propositions (*Henssen*, 1981 ; *Erikson*, 1982-1985 ; *Hale*, 1983), *Hafellner* (1988) prend en considération tous les caractères macro- et microscopiques dans sa classification qui est retenue à ce jour. Il propose d'intégrer les lichens avec les champignons (Cryptogames, thallophytes) qui sont donc réunis aux *Ascomycotina* et différenciés en trois groupes. Le premier groupe comprend les lichens dont le mycosymbiote est un ascomycète à la déhiscence des asques de type rostre (proche des fissituniqués), les ascocarpes sont en principe des apothécies et les photosymbiotes sont de type protococcoïde ou de type cyanobactérie. Le deuxième groupe intègre les mêmes caractéristiques du champignon mais les ascocarpes sont des périthèces, des lirelles ou de type *Arthonia* (absence d'excipulum) et les algues de type *Trentepohlia* ou à algue protococcoïde. Le troisième groupe comprend les lichens dont les asques du champignon sont unituniqués à déhiscence par pore ou désintégration ; il comprend tous les types d'ascomata, le thalle n'est jamais foliacé et toujours dépourvu de cyanobactéries. Les nouvelles techniques d'analyses biomoléculaires vont modifier profondément cette classification, mais les résultats sont encore très partiels et souvent contradictoires.

**Définition, évolution** - Un lichen est donc une association stable, indépendante, entre un mycosymbiote et un photosymbiote, dans laquelle le mycosymbiote est le partenaire englobant l'autre dans une structure originale : le thalle lichénique. Cette définition implique la théorie présomptive de la coévolution où les deux partenaires auraient modifié leur génome pour s'associer en un organisme spécifique pionnier cosmopolite et ubiquiste. Cette théorie nous laisse penser que le rôle des lichens, et plus généralement des organismes

symbiotiques, a été très important lors de la conquête des terres émergées. Le lichen n'est donc plus dans sa morphologie une algue et un champignon, mais une unité nouvelle dont le thalle par sa structure se rapproche de certaines algues marines (Letrouit, 1966) plutôt que du mycélium de champignon. Selon Chadeffaud (1973), l'état mycélien du champignon non lichénisé viendrait d'une régression de l'état cladomien de certaines algues ancestrales ; cette régression aurait été commandée par des mutations délétères dont la symbiose annulerait l'effet régressif de ces gènes.

**Autres particularités** - Les thalles lichéniques hébergent des champignons dits lichénicoles qui peuvent être épiphytes, saprophytes, parasites ou parasymbiotiques. Ils sont traditionnellement étudiés par les lichénologues. Ces champignons lichénicoles sont à ce jour très peu connus et de nombreuses espèces sont encore à décrire. Les relations champignons lichénisés et champignons lichénicoles non lichénisés sont très peu comprises aujourd'hui.

**Biochimie et physiologie** - Le transfert des substances entre le mycosymbiote et le photosymbiote se réalise par un haustorium qui peut être, selon Honegger (1991), soit intracellulaire (seulement la paroi cellulaire est traversée et la membrane plasmique engaine l'haustorium) soit intrapariétal (la paroi est déformée mais non transpercée). Les transferts des substances carbonées ont été mis en évidence par Hill et Smith (1962), le complexe haustorial serait le site de transfert de photosynthétats vers le mycosymbiote.

Il n'est pas toujours facile de distinguer ce que l'on doit attribuer à l'activité du photosymbiote de ce qui est dû à celle du mycosymbiote. Les mécanismes d'échanges des substances entre mycosymbiote et photosymbiote d'un champignon lichénisé sont mal compris aujourd'hui et impossible à généraliser. Du

point de vue biochimique, les substances fondamentales des lichens sont communes à tous les êtres vivants : eau, substances organiques et substances minérales.

**L'eau** - La teneur en eau du thalle est assez forte et très variable en fonction de l'humidité de l'air et du substrat. Elle commande l'intensité des échanges comme pour l'ensemble du monde végétal. L'absorption de l'eau se produit surtout au niveau des ouvertures dans le cortex ou des structures arachnoïdes quand elles sont externes. Le stockage se fait dans les méats entre les éléments du thalle ainsi que dans les membranes qui gonflent. Mais c'est surtout au niveau de la zone médullaire que la teneur en eau est la plus forte. Le mécanisme de l'absorption et de la rétention de l'eau est essentiellement dû à des forces physiques ou aux caractères hygroscopiques des substances membranaires. Le phénomène des transferts hydriques est complexe et peu connu à ce jour.

**Les substances organiques** - Les substances organiques fondamentales sont des glucides, protides et lipides. Les glucides sont des sucres en C<sub>4</sub>, C<sub>5</sub>, C<sub>6</sub> et C<sub>7</sub>. Ces substances cédées par l'algue sont transformées par le champignon en alcools qui sont l'arabitol, le volémitol, le mannitol, le ribitol, le sorbitol, l'érythritol et divers glucosides. Ce type de transfert existe aussi chez les champignons endomycorhiziens. Le champignon altère qualitativement et quantitativement l'activité photosynthétique de son associé (Richardson *et al.*, 1984) puisque l'algue en culture ne produit pas les mêmes substances qui sont identiques à celles des organismes non symbiotiques.

Le pourcentage des protides est très variable (2 à 10% du poids sec). Divers acides aminés ont été extraits tels que la leucine, la phénylalanine, le tryptophane, la lysine ...

Les lipides jouent un rôle de réserve nutritive. Ils sont localisés dans les hyphes de certaines espèces, dans les paraphyses de l'hyménium et les spores qui les

utilisent pour la germination. Des gouttelettes lipidiques (pigments caroténoïdes) sont présentes chez certaines algues (Trentépolhiées).

Les constituants membranaires sont différents pour l'algue et le champignon. Ce sont essentiellement la cellulose externe doublée par une couche interne de callose pour les algues. La membrane des hyphes de champignon est caractérisée par l'absence de cellulose et la présence constante de callose et de chitine. D'autres substances voisines des hémicelluloses ont été observées ainsi que des substances groupées sous le nom de lichénines de formule brute  $(C_6H_{10}O_6)_n$  (polymère de glucose).

Les lichens possèdent également un équipement enzymatique et vitaminique. Les enzymes sont entre autres une lichénase et une maltase. Les vitamines sont produites par les deux symbiotes et jouent un rôle important dans le métabolisme. La vitamine C est produite en quantité appréciable avec d'autres vitamines du groupe B (biotine, riboflavine, acide folique ...).

**Les produits d'accumulation** - La symbiose a également la particularité de produire des substances lichéniques (métabolites secondaires découverts par Zopf en 1907) localisés dans le cortex ou la médulle. Du point de vue chimique, les substances lichéniques sont des corps organiques dont les radicaux appartiennent soit à la série grasse avec des carbones en chaîne, soit à la série aromatique avec un ou plusieurs cycles benzéniques.

L'algue fournit au champignon les substances issues de la photosynthèse. Le champignon est le chimiste mais l'algue lui impose certaines voies de synthèse et en particulier l'estérification des acides phénoliques précurseurs (certaines synthèses non imposées par l'algue pourraient donner des acides qui lui seraient toxiques). Cependant *Culberson et al.* (1985) ont synthétisés en laboratoire un lichen hybride artificiel et ont montré que l'algue n'intervient pas sur l'expression du

chénotype inscrit dans le génome du champignon. Les substances lichéniques peuvent être obtenues en culture pure de mycosymbiote sur milieu enrichi en sucre.

On dénombre actuellement plus de 500 substances lichéniques (*Zopf*, 1907 et *Asahina et Shibata*, 1954 ; *Culberson*, 1969) produites par les lichens. Ces substances lichéniques sont des malonates, des acétates (composés aromatiques tels que les depsides, depsidones ...). Deux voies : la voie mévalonate, conduit aux di- et triterpènes, stéroïdes et caroténoïdes et la voie de l'acide shikimique (acide polyporique, acide théléphorique ...). Ces substances lichéniques sont importantes pour les lichens tant au niveau de la protection, de la régulation de la photosynthèse, de la filtration des radiations lumineuses, des propriétés antibiotiques (anti germination des graines par exemple) et de certaines propriétés antiherbivores ... Ces substances sont utilisées en médecine, en parfumerie et en teinturerie. Mais de nombreuses autres substances sont encore inconnues, les connaissances sur leur composition élémentaire et les propriétés chimiques font également défaut. La symbiose lichénique est donc une innovation biologique par le thalle lichénique et la production de substances lichéniques.

Des expériences de re-synthèse de lichens in vitro (*Galun*, 1988) ont montrées que l'édification du thalle se réalise en sept stades :

1. pré contact ;
2. contact, enroulement du champignon autour de l'algue ;
3. intégration des deux symbiotes dans une matrice ;
4. spécialisations morphologiques ;
5. spécialisations physiologiques ;
6. spécialisations biochimiques ;
7. différenciation du thalle et maintien des structures thallines.

De nombreux points de cette ontogenèse et l'origine de la programmation du type de thalle restent encore largement inconnus. La croissance

des lichens est toujours lente et pérenne, cette lenteur est souvent liée au type de thalle (les foliacés ont une croissance plus rapide que les crustacés) L'activité photosynthétique est importante au niveau des zones de croissance et faible au niveau des zones subsénéscentes. *Honegger* (1986) a démontré l'importance des substances lichéniques dans la prolifération des algues à l'intérieur du thalle et donc de sa vitesse de croissance. De nombreux points sont encore inconnus dans ce domaine.

**La bio-indication** - La faible croissance explique l'utilisation des lichens comme bioindicateurs de pollution mais aussi en lichénométrie (datation des surfaces rocheuses, *Lock et al.*, 1979). *Nylander* a remarqué en 1866 des anomalies morphologiques et la stérilité de certaines espèces lorsqu'elles sont situées dans des atmosphères fortement polluées. Les impacts anatomiques et physiologiques des polluants sur les lichens sont liés à la nature des molécules toxiques. Les molécules les plus fréquentes sont : le dioxyde de soufre, le fluor, le plomb, les diverses substances azotées (engrais par exemple) et des radioéléments. Le SO<sub>2</sub> agit sur l'activité photosynthétique (inhibition du transport d'électrons lors de la réduction du NADP+), et il agirait aussi comme inhibiteur d'enzyme nécessaire à la réduction du CO<sub>2</sub> lors de la phase obscure. En outre les teneurs en chlorophylle diminuent quand les teneurs en SO<sub>2</sub> augmentent. D'importantes modifications ultrastructurales sont aussi induites (*Holopainen et Kauppi*, 1989) comme par exemple le gonflement et la déformation des mitochondries et le replis des thylakoïdes. *Vincent* (1990) a montré l'impact du SO<sub>2</sub> sur certaines espèces comme l'altération de la synthèse des protéines et de la nutrition azotée. *Belandria et al.* (1989) montrent que le SO<sub>2</sub> affecte la reproduction (germination réduite des spores ou fortes diminutions des soralies). Les effets sont à quelques variations près les mêmes pour les autres

polluants. Les lichens sont des bioaccumulateurs, le dosage du plomb dans la médulle date de 1972 (*Brown*). Les concentrations en plomb médullaires suivent mécaniquement la dispersion des molécules dans l'air. Aucune donnée n'existe à l'heure actuelle sur la bioaccumulation en phase liquide. Les substances dissoutes dans l'eau et accumulées par les lichens sont inconnues, les mécanismes de bioaccumulation sont également inconnus. Inversement, les lichens sont utilisés comme indicateur de qualité des milieux : continuité écologique des forêts (*Rose*, 1976) et indicateur de milieux pour la gestion des espaces naturels. Beaucoup de domaines sont encore inconnus dans le domaine de l'environnement, comme par exemple le rôle des lichens dans la pédogenèse, dans les systèmes biogéochimiques des écosystèmes terrestres et sur la microdésagrégation des substrats.

**Écologie, diversité** - La première flore des lichens de France date de 1970. Elle a été élaborée par *Ozenda* et *Clauzade*. En 1985 *Clauzade* et *Roux* publient la flore des lichens d'Europe Occidentale. Il existe environ 20 000 espèces de lichens au monde dont 2500 en France. Dans le monde ils sont habituellement répartis en trois zones : la zone holarctique (régions nordique et Arctique, bassin méditerranéen et Sahara), la zone tropicale (Afrique, paléotropicale et Amérique, néotropicale) et la zone antarctique. La zone holarctique est bien connue mais la zone tropicale beaucoup moins. On compte environ 350 lichens pour moins de 5 phanérogames dans la zone antarctique. Les lichens sont tributaires des facteurs écologiques substratiques, climatiques et biologiques (compétition entre végétaux). Ils ne sont pas toujours des pionniers. *Savoye et al.* (1981) précisent qu'une véritable pédogenèse précède l'installation des lichens ; il reste encore dans ce domaine beaucoup d'inconnus sur les successions. Les lichens sont présents sur les roches, les écorces, les feuilles, le bois

ouvragé ... dans tous les milieux eau, ombragés, ensoleillés, écoulements, ... Mais tous les milieux ne sont pas ou ne sont que très peu étudiés ; c'est le cas pour les lichens aquatiques, saxicoles, calcifuges en particulier. Du point de vue floristique et de la répartition des espèces, beaucoup de découvertes sont encore à publier.

En conclusion, les champignons lichénisés sont la source de nombreuses recherches à la fois au niveau de la physiologie, de la systématique, de l'environnement, de la phytosociologie, de l'écologie, de la chimie, de la biochimie et des diverses applications tant médicales qu'industrielles.

## Bibliographie

- ACHARIUS, 1810 - Lichenographias universalis. *Dankswerk. Göttingen.*
- ASAHINA Y. et SHIBATA Sh., 1954 - Chemistry of lichens substances. *UENO, TOKYO* : 1-240.
- BELANDRIA G., ASTA J. et NURIT F., 1989 - Effects of sulphur dioxide and fluoride on ascospore germination of several lichens. *Lichenologist*, **21(1)** : 79-86.
- BROWN D.H. et DI MEO J.A., 1972 - Influence of local maritime conditions on the distribution of two epiphytic lichens. *Lichenologist*, **5** : 305-310.
- CHADEFAUD M., 1940 - Études d'asques. *Rev. de Mycol.*, **5** : 87-101.
- CHADEFAUD M., 1942 - Études d'asques. *Rev. de Mycol.*, **7** : 57-88.
- CHADEFAUD M., 1946 - Les asques à nasse apicale. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **93** : 128-130.
- CHADEFAUD M., 1973 - Les asques et la systématique des ascomycètes. *Bull. Soc. Mycol. France*, **89** : 127-170.
- CLAUZADE G. et ROUX C., 1985 - Likenoj de Okcidenta Eùropo Ilustrita determinlibro. *S.B.C.O. édit. (Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest n° spécial 7), Royan* : 1-893.
- CLAUZADE G. et ROUX C., 1987 - Likenoj de Okcidenta Eùropo Ilustrita determinlibro. *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest Nouvelle série*, **18** : 177-214.
- CLAUZADE G. et ROUX C., 1989 - Likenoj de Okcidenta Eùropo Ilustrita determinlibro. *Suplemento 3a. Bull. Soc. Linn. Provence*, **40** : 73-110.
- CULBERSON C. F., 1969 - Chemical and botanical guide to lichens products. *University of North Carolina Press, Chapel Hill.*
- CULBERSON C.F., CULBERSON W.L. et JOHNSON A., 1985 - Does the symbiont alga determine chemotype in lichens ? *Mycologia*, **77** : 657-660.
- DE BARY, 1881 - L. Rabenhorst, Biographie. *Botanische Zeitung (Berlin), Bot. Zeitung* **39, 27** : 435-437.
- ERIKSON O. E., 1982 - Outline of the ascomycetes. *Mycotaxon*, **15** : 203-248.
- ERIKSON O. E., 1983 - Outline of the ascomycetes. *Systema ascomycetum*, **2** : 1-37.
- ERIKSON O. E., 1984 - Outline of the ascomycetes. *Systema ascomycetum*, **3** : 1-72.
- GALUN M., 1988 - Handbook of lichenology. *CRC Press, Boca Raton, Florida, USA* .
- HAFELLNER J., 1988 - Principles of classification and main taxonomic groups. *Handbook of lichenology, Galun M., CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida, USA, vol. III* : 41 et 52.
- HALE M. E., 1983 - The biology of lichens. *E. Arnold édit.* : 190 p.
- HENSSEN A., 1981 - The Lecanoralean centrum. *Ascomycete systematics* : 138-234.
- HOLOPAINEN T. et KAUPPI M., 1989 - A comparison of light, fluorescence and electron microscopic observations in assessing the SO<sub>2</sub> injury of lichens under different moisture conditions. *Lichenologist*, **21(2)** : 119-134.
- HONEGGER R., 1986 - Ultrastructura studies in lichens. I. Haustorial types and their frequencies in a range of lichens with

- Trebouxioid photobionts. *New Phytol.*, **103** : 785-795.
- HONEGGER R., 1991 - Functional aspects of the lichens symbiosis. *Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol.*, **42** : 553-578.
- LETROUIT-GALINOU M.A., 1966 - Recherches sur l'ontogénie et l'anatomie comparées des apothécies de quelques Discolichens. *Cryptogamie Bryol. Lichénol.*, **26** : 207-264.
- LOCK W.W., ANDREWS J.T. et WEBBER P.J., 1979 - A Manual for Lichenometry. *British Geomorphological Research Group, Technical Bulletin London*, **26** : 1-47.
- LUTTRELL E. S., 1951 - Taxonomy of Pyrenomycetes. *Univ. Missouri Stud.*, **24** : 1-120.
- NANNFELD J. A., 1932 - Studien über die morphologie und systematik der nicht-lichenisierten inoperculaten discomyceten. *Nova acta Reg. Soc. Scient. Upsal.*, ser. **IV**, **8**, n° **2** : 1-368.
- NYLANDER W., 1866 - Les lichens du jardin du Luxembourg. *Bull. Soc. Bot. de France*, **13** : 364-372.
- OZENDA P. et CLAUZADE G., 1970 - Les lichens : étude biologique et flore illustrée. *Masson édit.*, **Paris** : 1-801.
- RICHARDSON D. H. S., VICENTE C., BROWN D. H. et LEGAZ M. E., 1984 - The surface physiology of lichen with particular reference to carbohydrate tranfert between symbionts. *Univ. Madrid* : 24-55.
- ROSE F., 1976 - Lichenological indicators of age and environmental continuity in woodlands. *Academic Press, London and New York, Special Volume n° 8* : 279-307.
- SCHWENDENER S., 1867 - Ueber die wahre Natur der Flechten. *Verh. Schweiz. Naturf. Ges.* : 88-90.
- SMITH D.C., 1962 - The biology of lichen thalli. *Biol. Rev.* **37**, **37** : 537-570.
- VINCENT J.P., 1990 - Influence d'une atmosphere urbaine sur les differentes fonctions d'une espece lichenique. Etude "in situ" et en chambrettes experimentales. *Science of the Total Environment*, **95** : 167-180.
- WERNER R. G., 1973 - Étude phyto- et paléogéographique de la flore lichénique d'une île, la Corse. *Cryptogamie Bryol. Lichénol.*, **39** : 293-343.
- ZOPF W., 1907 - Flechtenstoffe in chemischer, botanischer, pharmacologischer und technischer beziehung. *IENA*.