

Qu'est-ce qu'un lichen ?

Morphologie des Lichens

Contrairement aux plantes supérieures, les lichens ne possèdent ni racines, ni tiges, ni feuilles mais un appareil végétatif simple appelé **thalle** qui se caractérise par une grande variété de formes et de couleurs.

- Les **thalles foliacés** présentent un appareil végétatif en forme de « feuille » ou de lame pouvant être plus ou moins lobée et qui se détache facilement du substrat (*Xanthoria*). Fig 1
- Les **thalles gélatineux**, noirs et cassants à l'état sec, deviennent pulpeux à l'état humide (*Collema*, *Lathagrium*). Fig 2
- Les **thalles fruticuleux** montrent une surface de contact réduite (point d'attache) avec le substrat. Ils sont plus ou moins ramifiés ou buissonnants, dressés ou retombants. Ils peuvent ressembler à une chevelure, ou être en forme de lanières, de gouttières. (*Ramalina*, *Usnea*). Fig 3
- Les **thalles squamuleux** présentent de petites écailles (ou **squamules**) qui peuvent être contiguës ou chevauchantes (*Hypocenomyce*). Fig 4
- Les **thalles crustacés** ont une structure en forme de « croûte » entièrement adhérente à la surface substrat ou incrustés dans le substrat (*Arthonia*, *Lecanora*). Fig 5
- Les **thalles complexes (ou composites)**, sont formés d'un thalle primaire très adhérent au substrat, pouvant être plus ou moins foliacé ou squamuleux sur lequel se développe un thalle secondaire dressé (podétions des *Cladonia*). Les podétions ont des formes variées, parfois simples, pointus ou en entonnoir (scyphe) ou des formes buissonnantes. Fig 6
- Les **thalles lépreux** montrent un aspect farineux et se détachent facilement du substrat (*Lepraria*). Fig 7



Fig. 1 : *Xanthoria parietina*



Fig. 2 : *Lathagrium cristatum*



Fig. 3 : *Usnea sp*



Fig 4 : *Hypocenomyce scalaris*



Fig 5 : *Lecanora chlorotera*



Fig. 6 : *Cladonia coniocraea*



Fig. 7 : *Lepraria incana*

Les constituants des lichens

A la base, les lichens sont constitués de l'association d'un champignon et d'une algue ou d'une cyanobactérie (ou des deux). Cette association porte le nom de **symbiose**.

Le champignon constituant la partie la plus importante (en termes de biomasse) dans un lichen et assurant la reproduction sexuée, les lichens ont donc été rattachés au règne des champignons. C'est pour cette raison que le champignon donne son nom au lichen (l'autre partenaire porte un nom qui lui est propre). Cependant, l'étude des lichens fait l'objet d'une science différente de la mycologie : la **lichénologie**.

Les champignons constituant des lichens

Les champignons lichénisés appartiennent essentiellement aux Ascomycètes (*Ascomycota*). Ils se caractérisent par des spores qui prennent naissance dans des sacs ou **asques** formés à l'intérieur d'organes reproducteurs sous forme de petites coupelles ou **apothécies**, ou de petites sphères creuses ou **périthèces**.

Quelques espèces de lichens seulement sont formées à partir de champignons Basidiomycètes (*Basidiomycota*) où les spores se forment à l'extérieur de cellules fertiles appelés **basides**.

D'autres groupes de champignons peuvent intervenir dans la constitution des lichens mais beaucoup plus rarement, comme les Deutéromycètes ou champignons imparfaits.

Les algues et les cyanobactéries des lichens

Il s'agit essentiellement d'algues vertes qui entrent pour 90% dans la constitution des lichens, dont le genre unicellulaire *Trebouxia* (pour 50-70% des lichens) et le genre filamenteux *Trentepohlia*. Les 10% restant sont représentés par des cyanobactéries dont le genre *Nostoc* est le plus commun.

Autres constituants

Cependant, durant ces dernières années, plusieurs travaux ont montré que les lichens hébergeaient aussi divers organismes non visibles à la loupe ou en microscopie classique et nécessitant, pour être observés, l'utilisation de techniques particulières. Ainsi, plus de 800 espèces de bactéries différentes sont associées à *Lobaria pulmonaria*.

Le champignon symbiote de base d'un lichen est pluricellulaire. La présence d'un second champignon dans les lichens n'était pas attendue. Aussi, l'annonce dans une revue de haut niveau, de la présence de basidiomycètes unicellulaires localisés dans le cortex d'un *Bryoria* puis chez de nombreuses espèces de lichens a-t-elle fait l'objet d'une bombe dans le milieu lichénologique ! La présence de virus et d'amibes à thèques a été également décelée.

La structure anatomique du thalle

Classiquement, on considère que le thalle est formé de l'association d'un champignon et d'une algue et/ou d'une cyanobactérie. Le champignon porte le nom de **mycosymbiote** et l'algue ou la cyanobactérie celui de **photosymbiote** (car ce sont elles qui réalisent la photosynthèse).

Chez les lichens gélatineux comme *Collema*, le champignon et la cyanobactérie sont mélangés de façon homogène : on parle de **structure homéomère**. (Fig. 8)

Chez les autres lichens, les deux partenaires sont répartis différemment (généralement en couches superposées) pour former une **structure dite hétéromère**.

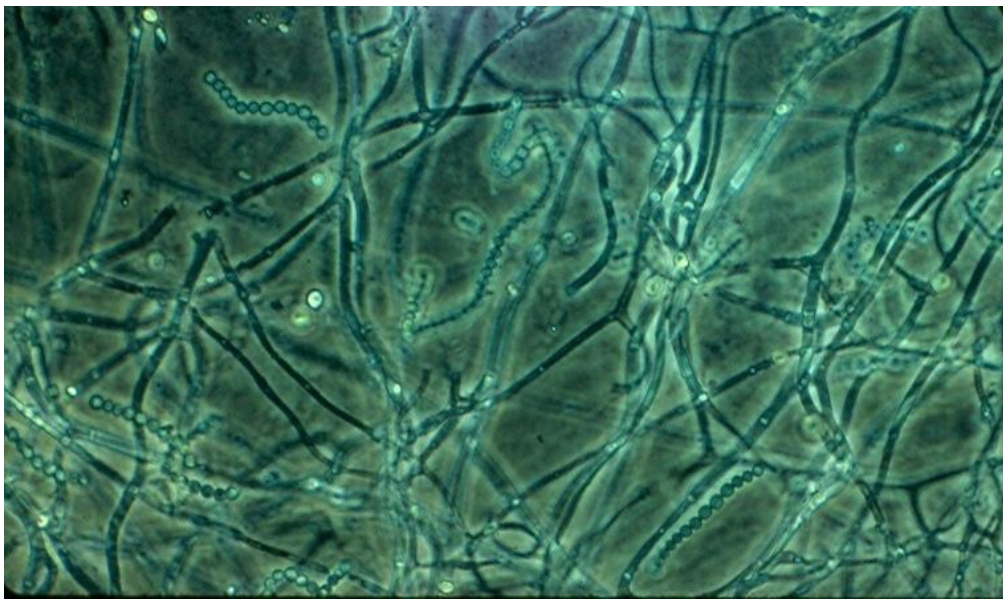


Fig. 8 : Structure homéomère d'*Enchylium tenax* à thalle gélatineux (Source document © JA).

Chez les *Parmelia*, on reconnaît une structure en couches dite **structure hétéromère stratifiée**.

Sur une coupe verticale du thalle, on peut reconnaître de haut en bas : (Fig.9)

- une couche formée uniquement de cellules jointives de champignon ou **cortex supérieur** ;
- une couche où sont entremêlés les filaments de champignon et les cellules d'algues : la **couche algale** ;
- une couche où ne se trouvent que des filaments de champignon : la **couche médullaire ou médulle** ;
- un **cortex inférieur** (parfois non présent) formé uniquement de cellules de champignon d'où s'échappent des filaments ou **rhizines** qui servent à la fixation du thalle sur le substrat.

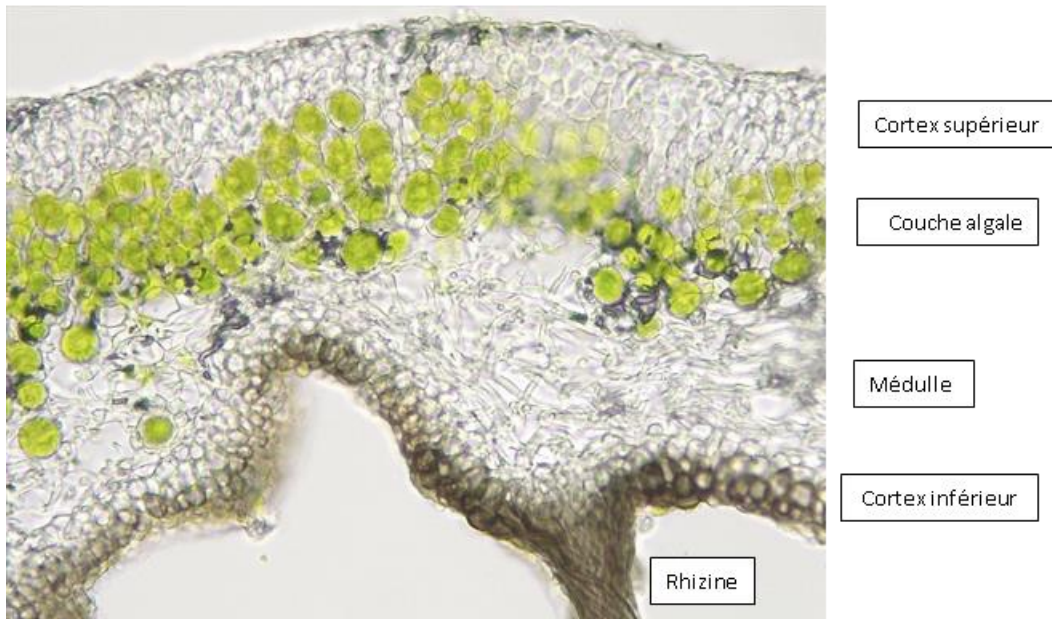


Fig. 9 : Structure hétéromère. Coupe verticale de thalle foliacé de *Phaeophyscia orbicularis*. (Source photo © DG)

Chez *Usnea*, le thalle, fruticuleux, est cylindrique et montre une symétrie axiale. La **structure hétéromère dite radiée** présente les mêmes couches que la structure hétéromère stratifiée mais le cortex inférieur n'existe pas car le centre du thalle est occupé par un **cordon axial** formé de filaments de champignons longitudinaux.

Chez les lichens crustacés comme *Lecanora*, on retrouve dans le thalle un cortex supérieur, une couche algale et la médulle est formée d'hyphes peu serrées indissociables du substrat.

La nature des cortex est souvent intéressante à observer pour la détermination. Les hyphes de champignon des cortex supérieur et inférieur sont le plus souvent soudées entre elles et constituent de faux tissus cellulaires : elles peuvent être, soit à paroi mince et montrer en coupe transversale des cellules isodiamétriques (**paraplectenchymes**), soit à parois épaisses avec une cavité cellulaire étroite et plus ou moins allongée (**prosoplectenchymes**). Très souvent cette distinction est essentielle pour déterminer correctement un lichen.

La reproduction des lichens

Deux modes de reproduction interviennent essentiellement: la multiplication végétative et la reproduction sexuée.

La multiplication végétative

Elle s'effectue par fragmentation du thalle ou au moyen de boutures naturelles (sorédies et isidies) : (Fig. 10 et 11)

Les premières se présentent sous forme de taches farineuses ou **soralies**. Une coupe verticale d'une soralie permet de voir que le cortex est interrompu et de là s'échappent des poussières formées de filaments du champignon et des algues enchevêtrées, le tout formant les **sorédies**. Ces amas peuvent être transportés par la pluie, le vent, des animaux, etc., et ainsi disséminer l'espèce.

Les **isidies** proviennent de petites expansions du thalle (contenant donc champignon et algue) mais où le cortex persiste (contrairement aux soralies). Lorsque des lanières de thalle frottent l'une contre l'autre ou quand des insectes passent, ces isidies peuvent se détacher et disséminer ainsi l'espèce.



Fig. 10 : à gauche, thalle sorédié de *Lepora albescens*, à droite, isidies de *Parmelia saxatilis* (Source photos © JA)

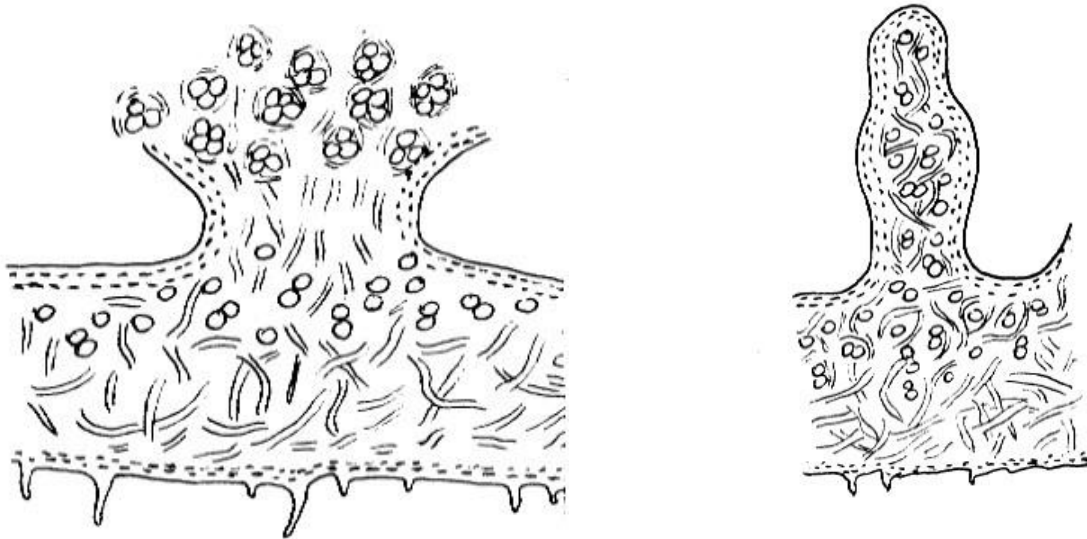


Fig. 11 : Schémas de coupe de sorédie (à gauche) et d'isidie (à droite) © JA.

La reproduction sexuée

Chez les lichens l'algue ne montre pas de reproduction sexuée et se divise uniquement par mitoses (divisions cellulaires simples). Seul le champignon présente la reproduction sexuée.

Prenons l'exemple de *Xanthoria parietina*. (Fig. 12)

L'organe reproducteur ou apothécie présente un tissu fertile ou **hyménium** constitué d'asques où (prennent naissance les spores et de filaments protecteurs appelés **paraphyses**. Chaque asque contient 8 spores possédant 2 loges unicellulaires séparées par un **épaississement équatorial** donnant aux spores une forme de sablier (spores dites **polariloculaires**). Entre les asques se trouvent des filaments stériles ou paraphyses dont l'extrémité, colorée, dépasse le sommet des asques et constituent l'**épithécium**.

A noter que certaines espèces ont des asques avec une ou deux spores de très grande taille (*Pertusaria*), ou au contraire des centaines de spores de toute petite taille (*Acarospora*). Ces spores sont de formes variées, parfois simples ou avec plusieurs épaississements donnant ainsi l'aspect d'un cloisonnement, les spores sont alors dites **murales** quand ce cloisonnement est important.

A maturité, les spores sont expulsées violemment hors des asques puis germent sur le substrat en formant des filaments mycéliens. Pour qu'un lichen se reconstitue, le mycélium ainsi formé doit rencontrer l'algue qui lui convienne. Un nouveau lichen peut donc ainsi se reconstruire et redonner un thalle adulte. La symbiose se rétablit alors peu à peu.

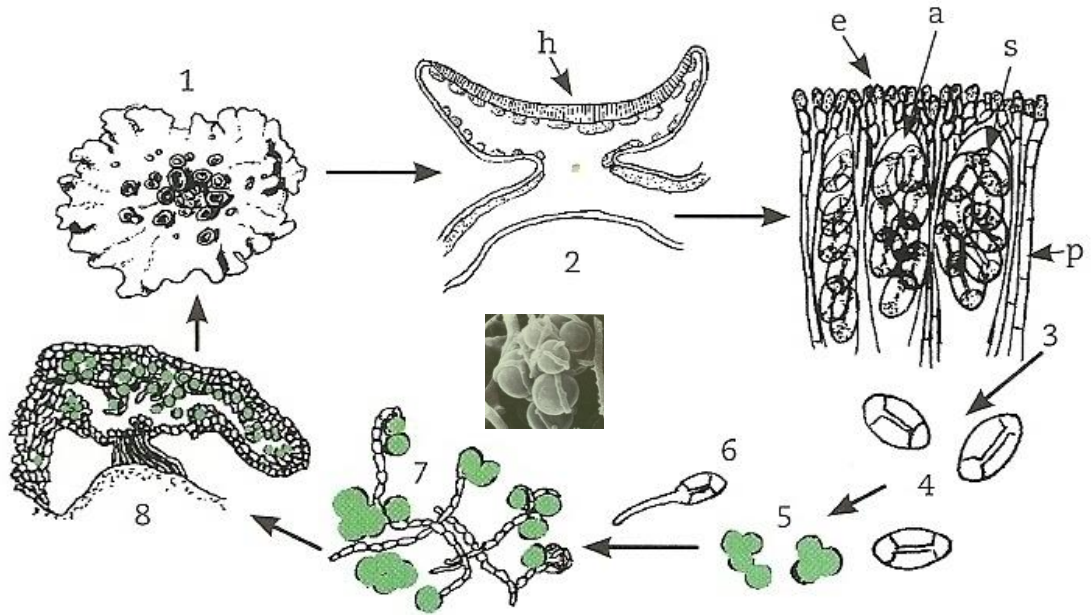


Fig. 12 : Exemple du cycle de développement de *Xanthoria parietina* (dessin © JA). 1 : thalle adulte avec apothécies ; 2 : coupe verticale d'une apothécie, montrant l'hyménium (h) ; 3 : détail de l'hyménium en coupe (e : épithécium ; p : paraphyses ; s : spores ; a : asque) ; 4 : spores mûres sorties de l'hyménium (spores polariloculaires) ; 5 : cellules algales (*Trebouxia*) ; 6 : spore en germination ; 7 : stade primordial du thalle ; 8 : thalle en cours de différenciation.

Anatomie des organes reproducteurs

La plupart du temps, les déterminations des espèces nécessitent l'examen des apothécies, des asques et des ascospores. La taille, la couleur et la localisation des **apothécies** sur le thalle sont souvent variées. L'examen du rebord permet de différencier deux cas :

1/ lorsque le rebord possède les cellules du photosymbiote, il est de la même couleur que le thalle : c'est un **rebord thallin** et l'apothécie est dite **lécanorine** (ex. : *Lecanora*, *Parmelina*)

2/ lorsque le rebord ne possède pas de cellules du photosymbiote, il est de la même couleur que le disque : c'est un **rebord propre** et l'apothécie est dite **lécidéine** (ex. : *Lecidella*).

Quelquefois les apothécies sont allongées et étroites et ressemblent à des hiéroglyphes : les **lirelles** (ex. : *Graphis*, *Arthonia*, *Alyxoria*).

Certains lichens présentent des petites sphères creuses logées dans une cavité du thalle, ou **périthèces**, contenant l'hyménium et ouverts au sommet par un pore ou ostiole qui permet l'évacuation des spores. Le périthèce est protégé par une enveloppe protectrice ou **pyrénum** surmonté parfois dans la partie supérieure par l'**involucrellum**, sorte de couvercle (ex. : *Pyrenula*). (Fig. 13)

Certaines apothécies rappellent des périthèces à ostiole étroite et ne s'ouvrent pas complètement : on parle d'apothécies **périthécoïdes** (ex. : *Pertusaria*, *Lepra*).

Enfin certains lichens présentent des apothécies dont la paroi des asques se désagrège à maturité. Il se constitue alors une masse gélatineuse formée de débris d'asques, de spores et de paraphyses, dite **mazédium** qui peut rester incluse dans l'apothécie (*Sphaerophorus*) ou faire saillie au-dessus (*Calicium*).

Les **pycnides** sont des structures formées par le champignon, ressemblant à des périthèces miniatures et visibles seulement à la loupe. Elles forment par mitoses des cellules ou conidies auxquelles certains auteurs attribuent un rôle dans la sexualité des lichens.

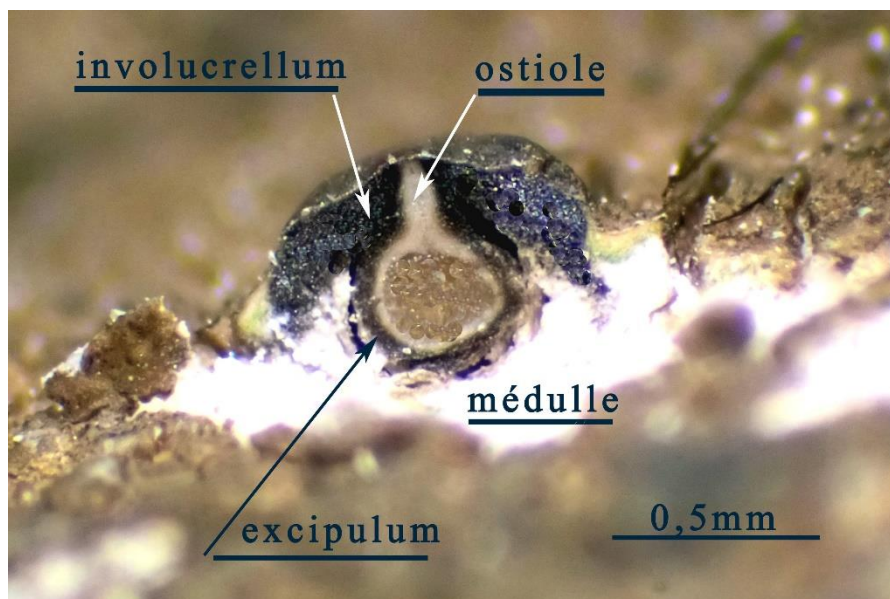


Fig. 13 : Coupe de périthèce de *Verrucaria eugaena* (Source : photos © JMS).

Lichens et symbiose

« Un lichen est l'association d'un champignon et d'un symbiote doué de photosynthèse qui résulte en un organisme végétatif stable ayant une structure spécifique » : telle est la définition du lichen donnée par l'Association internationale de Lichénologie. Nous verrons plus loin que, désormais, compte tenu des dernières découvertes, cette définition doit être révisée.

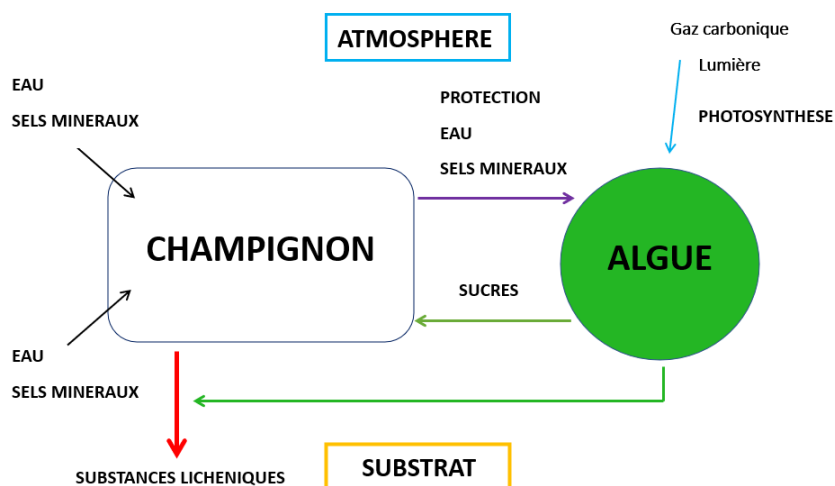
Les études conduites sur des cultures pures des symbiotes, puis sur les cultures des deux constituants ensemble afin de réaliser la synthèse, ont apporté les informations sur la physiologie des partenaires et leurs échanges nutritionnels.

Substances apportées par le mycosymbiote

Le champignon, grâce à ses rhizines, fixe le lichen sur le substrat. En outre, par sa biomasse importante, il joue un rôle de protection pour le photosymbiote. En tant qu'hétérotrophe (ne sachant pas fabriquer sa propre nourriture), le champignon apporte au photosymbiote eau, sels minéraux et certaines vitamines comme la vitamine C. (Fig. 14) Quelquefois, il peut se comporter en saprophyte en tirant des substances organiques du milieu ou vivre en parasite sur un autre lichen.

Substances apportées par le photosymbiote

Les photosymbiotes, autotrophes pour le carbone, réalisent la photosynthèse et fournissent au champignon des substances carbonées. Les algues vertes fabriquent, entre autres, des polyols¹, substances dérivées des sucres ainsi que de la vitamine B. Les cyanobactéries forment du glucose. (Fig. 15). Le champignon transforme polyols et glucose en mannitol et arabitol. En outre, les cyanobactéries, par leur matériel enzymatique, ont la capacité de fixer l'azote atmosphérique qui est cédé au champignon sous forme d'ammonium.



1 Présents dans l'ensemble du monde végétal, les champignons, les lichens et de nombreuses algues, les polyols sont des dérivés d'oses (des glucides simples). Environ 30 % de la production primaire de carbone sur terre passe par la synthèse de polyols chez les plantes et chez les algues. Chez les plantes, les polyols interviennent dans la tolérance aux stress abiotiques et biotiques et sont une forme de transport et de stockage de squelettes carbonés.

Fig. 14 : Échanges trophiques entre champignon et algue verte (schéma JA)

Substances apportées par l'association lichénique

En présence de l'algue, le champignon fabrique des **substances lichéniques** (dites encore **acides lichéniques**) très nombreuses. Plus de 700 molécules ont été découvertes. Ces substances apportent aux lichens diverses propriétés spécifiques : fixation sur le substrat (écorce, sol ou roche, maintien de l'équilibre hydrique, régulation de la photosynthèse, protection contre les radiations lumineuses, les variations de température). De nombreuses applications ont pu être mises en œuvre grâce à ces substances : en parfumerie, dans le domaine pharmaceutique et médical, dans la fabrication de teintures, etc.

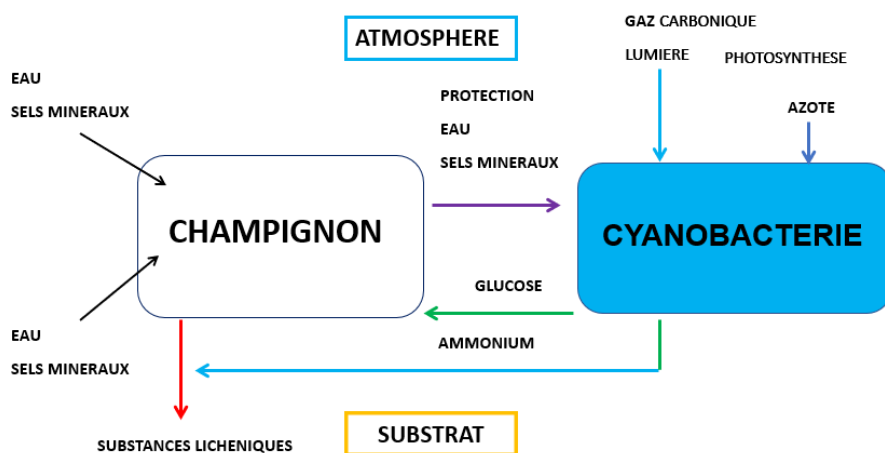


Fig. 15 : Échanges trophiques entre champignon et cyanobactérie (schéma JA)

Rôle des autres constituants

Aux bactéries sont attribuées un certain nombre de fonctions : implication dans la nutrition azotée, aide à la photosynthèse, résistance aux différents facteurs de stress, stimulation de la croissance du thalle, détoxification de substances polluantes, dégradation des parties vieillissantes du thalle. Les basidiomycètes unicellulaires interviendraient dans l'élaboration de la structure du thalle et la production des métabolites lichéniques (Van Haluwyn, 2020).

La symbiose lichénique ne se limite donc pas à une simple vie côte à côte des constituants. Désormais on peut dire qu'un lichen est un écosystème autonome formé par l'association d'un champignon dominant avec un ou plusieurs organismes synthétisants (algues et/ou cyanobactéries) et de nombreux autres organismes microscopiques (essentiellement bactéries et champignons). Les partenaires montrant des particularités constitutives que ne montrent pas leurs parents non symbiotiques, la symbiose lichénique est donc véritablement créatrice :

- de **biodiversité systématique**, avec plus de 20000 espèces de lichens dans le monde,
- de **biodiversité morphologique**, avec la création de formes nouvelles qui n'existent pas chez le mycosymbiote et le photosymbiote à l'état libre,

-de **biodiversité biochimique** avec la synthèse des substances lichéniques.

Elle a également des conséquences remarquables sur la capacité de réviviscence de lichens (passage de l'état totalement sec à l'état hydraté avec récupération rapide des fonctions physiologiques), leur grande résistance aux conditions extrêmes, leur longévité et leur vitesse de croissance particulière.

La croissance

Bien que variable entre les espèces, la croissance des lichens est très lente, de 0,1 à 1 mm par an. Ce sont les lichens crustacés qui poussent le plus lentement, les lichens foliacés et fruticuleux poussent plus rapidement. Un *Ramalina* détient le record avec une croissance annuelle de 10 cm.

Les lichens crustacés dont le thalle peut parfois atteindre plusieurs dizaines de cm seraient ainsi pluriséculaires. La faible croissance des lichens et leur grande longévité sont à la base de la **lichénométrie**, méthode créée par Beschel (1957), qui, à partir de la connaissance de la vitesse de croissance et la mesure des plus grands thalles, permet d'évaluer l'âge des lichens et par conséquent l'âge du support. (Fig. 16). Dans le cas de *Rhizocarpon geographicum*, la mesure des thalles a permis d'évaluer l'âge de moraines glaciaires sur lesquelles cette espèce se développait depuis 300-400 ans et qui correspond donc à la date de fonte du glacier.

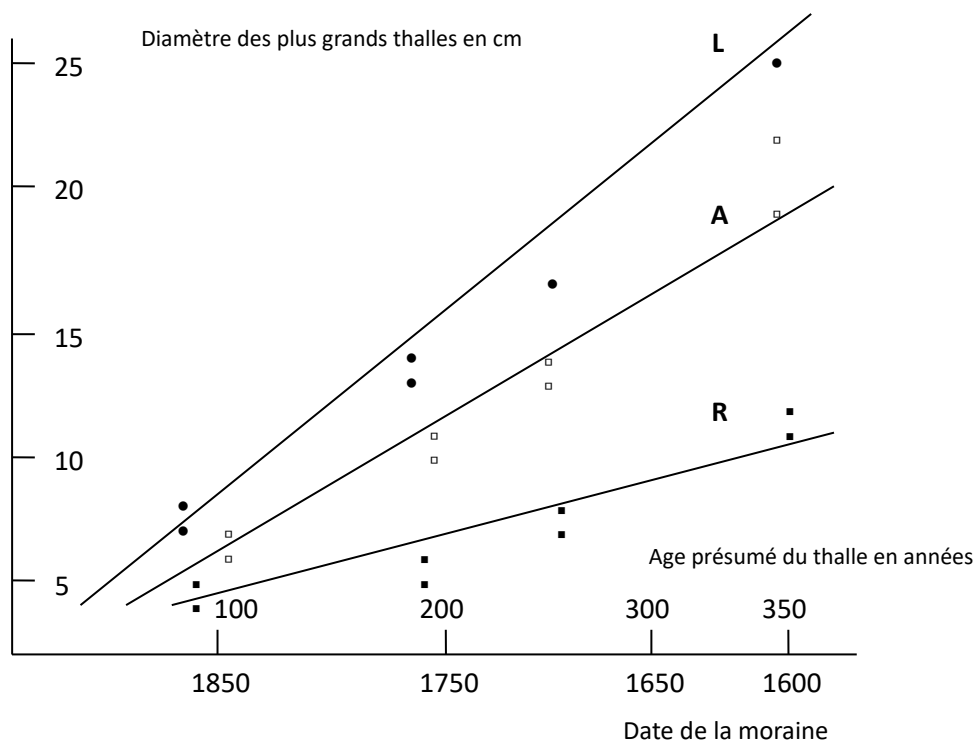


Fig. 16 : Relation entre le diamètre des thalles et leur âge présumé, évalué par la date des moraines qui les portent, pour trois espèces crustacées (d'après Beschel, 1957 modifié). En *abscisse*, les nombres 1600 à 1850 représentent la date approximative de mise en place de la moraine, les nombres 100 à 350 représentent l'âge présumé du thalle, en années, déduit des dates précédentes ; en *ordonnée* les chiffres 5 à 25 représentent pour chaque espèce, le diamètre des plus grands thalles, en cm. Les trois droites se rapportent à trois espèces de lichens crustacés : L, *Lecidea promiscua* ; A, *Aspicilia cinerea* ; R, *Rhizocarpon geographicum*.

