

Écologie

Les lichens ont colonisé quasiment tous les milieux, les régions tropicales aussi bien que les régions désertiques, les régions tempérées, depuis les rochers maritimes jusqu'aux sommets montagneux. Seuls, la haute mer, les zones polluées et les tissus d'animaux vivants ne sont pas colonisés par les lichens dont le développement nécessite des conditions écologiques particulières. Ils peuvent se développer sur les arbres (espèces **corticoles**), sur le sol (espèces **terricoles**) et sur les rochers (espèces **saxicoles**). Mais on peut également les trouver sur les substrats artificiels les plus divers tels que les vieux murs, des barrières de bois, des poteaux ou panneaux métalliques, des rails de chemin de fer, du vieux cuir, du verre, etc. (Fig. 17)



Fig. 17 : Les lichens peuvent pousser sur différents supports artificiels : barrière de bois, citerne métallique, vieux cuir, poteau de ciment, etc. (Source : photos © JA)

Facteurs climatiques

Une partie de l'eau, des sels minéraux et le dioxyde de carbone utilisés par les lichens sont apportés par l'atmosphère et la pluie.

L'eau joue un rôle fondamental dans l'écologie des lichens car le degré d'hydratation conditionne leurs fonctions vitales. Les lichens sont des organismes dits **poïkilohydriques** qui peuvent être, lorsqu'ils sont secs, en état de vie ralentie, et lorsqu'ils sont humides, passer à l'état de vie active (**phénomène de reviviscence**). La teneur en eau est variable selon les conditions d'humidité du substrat ou de l'atmosphère. A l'état sec, la teneur en eau peut être évaluée entre 15 et 20% du poids sec, alors qu'à l'état humide, la teneur peut s'élever jusqu'à 200 à 350%. Ce sont les lichens à thalle gélatineux, grâce à la présence importante de mucilages, qui peuvent présenter les teneurs en eau les plus fortes, allant jusqu'à 3500% de leur poids sec.

L'imbibition par l'eau liquide s'effectue en un temps inférieur à une ou deux minutes alors que l'absorption de la vapeur est plus lente et demande parfois plusieurs semaines. Inversement, la dessiccation s'effectue très rapidement. Cette rapidité peut être considérée comme une adaptation pour supporter, par exemple en montagne, les effets des très hautes températures dans les stations très ensoleillées. Par conséquent, sur des substrats très exposés, comme c'est le cas sur les rochers d'altitude, la photosynthèse ne peut se réaliser que durant quelques heures le matin après la rosée ou après une pluie.

La **lumière** agit sur le taux de photosynthèse et sur l'excédent possible de celle-ci sur la respiration. Certains lichens préfèrent les situations éclairées (espèces **photophiles**) ou même l'exposition directe au soleil (espèces **héliophiles**). Cependant, certains recherchent les stations plus ombragées (espèces **sciaphiles**) situées sous couvert forestier ou pour les lichens saxicoles sur les parois en surplomb.

La température

La température, très souvent déterminée par l'altitude, baisse de 0,6°C par 100 m de dénivellation. Les étages bioclimatiques (méditerranéen, collinéen, montagnard, subalpin, alpin et nival) ont été définis essentiellement selon l'altitude, les températures moyennes et le type de végétation supérieure rencontré.

Sous l'action de la température, les lichens réagissent par une variation de l'intensité des fonctions métaboliques et par une résistance aux températures extrêmes (très basses ou très élevées) quand ils sont secs. En haute altitude, certaines espèces de lichens peuvent supporter de longues périodes de gel ou de très fortes températures, par exemple à la surface des rochers où le rayonnement solaire entraîne des températures allant jusqu'à 50°C.

La répartition de certaines espèces est conditionnée par les variations de température sur une longue durée. On constate actuellement une

extension de l'aire de répartition de certaines espèces vers le nord en relation avec le réchauffement climatique (par exemple *Flavoparmelia soredians*, espèce voisine de *F. caperata*, Fig. 18). Ainsi, les lichens peuvent servir de témoins des changements environnementaux actuels.



Fig. 18 : *Flavoparmelia soredians* (Source : photo © JA)

Le vent

Le vent agit sur les lichens de deux manières. Indirecte, en asséchant la surface du lichen ce qui augmente la vitesse de dessiccation. De manière directe, mécanique, par la dissémination des fragments de thalles, des propagules de reproduction végétative (sorédies), des spores, et joue un rôle important dans la reproduction des lichens (cas des lichens terricoles erratiques).

Des expériences réalisées dans les conditions simulant celles de l'espace (vide, fort rayonnement UV) ont mis en évidence la résistance extrême des spores de différentes espèces de lichens en particulier celles de *Rusavskia elegans* (ex *Xanthoria elegans*) (Vera et al., 2004).

Les adaptations à la haute montagne

Des travaux ont été conduits au Laboratoire de la station alpine du Lautaret afin de mieux comprendre les stratégies d'adaptation des lichens localisés en haute montagne.

1/ Des travaux ont été réalisés sur l'effet des radiations UV sur *Cetraria islandica* durant l'été (Bachereau, 1997, Bachereau et Asta, 1997 et 1998) (Fig. 19). Les radiations n'ont montré aucun effet significatif sur les pigments photosynthétiques et sur la respiration mesurée à l'obscurité. En revanche, les UVB ont entraîné une diminution significative de la concentration de 8 composés phénoliques sur 12. Cela signifie que chez *Cetraria islandica*, les composés phénoliques présentent une résistance considérable aux UV et permettent d'expliquer la capacité de ce lichen à supporter les fortes radiations d'altitude.

2/Les études portant sur *Rusavskia elegans* (ex *Xanthoria elegans*) (Aubert et al., 2007) (Fig. 20) ont montré qu'à l'état sec, la respiration et la photosynthèse ne sont pas pratiquement détectées dans le lichen. En revanche, après hydratation, la respiration reprend aussitôt dans la seconde qui suit et la photosynthèse dans la minute. Il apparaît que la reprise de la respiration soit préparée durant la déshydratation par l'accumulation de gluconate 6-P et la préservation des nucléotides. La forte concentration de polyols présents dans le photosymbiote et le mycosymbiote de *Rusavskia elegans* (ex *Xanthoria elegans*) contribue à la protection des constituants cellulaires et à la sauvegarde de l'intégrité des structures intracellulaires pendant la dessiccation. Après hydratation, le gluconate 6-P est immédiatement métabolisé et fournit les substrats nécessaires au fonctionnement de la respiration. On constate également une importante activité photosynthétique du thalle humide de *Rusavskia elegans* (ex *Xanthoria elegans*) à basse température, ce qui pourrait aider ce lichen d'altitude à prendre l'avantage durant les brèves opportunités d'hydratation, comme la fonte des neiges, favorisant ainsi sa croissance dans les conditions rigoureuses des climats de haute montagne.



Fig. 19 : *Cetraria islandica* (Source : photo © JA)



Fig. 20 : *Rusavskia elegans* (ex *Xanthoria elegans*) (Source : photo ©

JA)

Facteurs substratiques

Si la dépendance avec le substrat est très forte pour les lichens crustacés, elle est beaucoup moins étroite pour les lichens foliacés et encore moins pour les lichens fruticuleux.

Le substrat conditionne l'économie de l'eau et l'installation du thalle et joue de deux façons :

- par des facteurs mécaniques et physiques (dureté et hétérogénéité de la roche, structure histologique et porosité des écorces),
- par des facteurs chimiques (pH et composition chimique minérale et organique).

Certaines espèces indiquent la présence de carbonate de calcium et sont dites **calcicoles**. Sur calcaires durs et compacts s'installent surtout des espèces à thalle **endolithique** (se développant dans le substrat), alors que les calcaires tendres et gréseux sont surtout colonisés par des lichens à thalle **épilitique** (se développant sur le substrat). Dans l'ensemble, les groupements calcicoles, hormis les thalles de *Caloplaca* orangés, présentent des couleurs plutôt douces, allant du blanc, gris, au verdâtre clair, bleuâtre ou même rose. D'autres lichens, **acidophiles**, indiquent, quant à eux, la présence de substrat à pH acide et présentent, le plus souvent, des couleurs plus contrastées.

Certains lichens sont indicateurs de la présence d'éléments traces métalliques dans le sol ou la roche et sont dits **métallicoles**, souvent à thalle couleur rouille (ex. : *Tremolecia atrata*, *Lecidea silacea*). Les poussières issues de l'activité humaine déterminent l'installation de lichens **nitrophiles** ou **héminitrophiles**. La richesse en **substances**

minérales solubles, en particulier en **azote**, est le plus souvent liée à la présence de déjections d'oiseaux et favorise l'installation de lichens dits **ornithocoprophiles** (comme *Rusavskia elegans*, ex *Xanthoria elegans*), ce qui explique leur localisation fréquente au sommet des roches où se posent les oiseaux.

Facteurs biotiques

Sur les écorces ou les rochers s'installent généralement en tout premier lieu les lichens crustacés auxquels succèdent les lichens foliacés et fruticuleux. Sur les sommets de blocs, il n'est pas rare de voir s'installer ensuite, selon les conditions écologiques, des bryophytes et des plantes vasculaires.

Les lichens terricoles ne peuvent se maintenir dans les sites où la végétation supérieure est trop dense. En effet, par leur petite taille, ils sont gênés par l'ombre et les feuilles mortes des plantes supérieures.

Sur le sol, les mousses et les débris végétaux créent des « micro-niches » écologiques pour les lichens crustacés en assurant une source d'humidité et une meilleure stabilité du substrat, en ralentissant la dégradation de la matière organique et en les protégeant contre les effets du vent. En montagne, on observe des groupements dits « bryolichéniques » (car formés à la fois de mousses et de lichens) dans les tonsures de landes.

L'action des animaux et de l'homme se manifeste surtout mécaniquement (piétinement au sol, fragmentation des thalles) et chimiquement (enrichissement du milieu en ammoniacque, nitrates, etc.). L'homme lui-même joue un rôle particulier : 1 / par la création de nouveaux substrats (murs, mortiers, ciment, tuiles, fronts de taille de carrière, etc.) où peut s'installer une flore lichénique spécifique ; 2/ par la perturbation du climat (dessèchement de l'atmosphère, augmentation de la température ambiante, pollution par des poussières ou des goudrons, etc.), mais aussi en supprimant des stations favorables à l'installation des lichens (forêts reculant devant le défrichement, haies et arbres détruits par l'extension des villes, landes, pelouses sèches, etc.). Le temps nécessaire à la recolonisation d'une dalle érodée jusqu'à la roche, par les groupements bryo-lichéniques, peut être supérieur à un siècle.

Parmi les lichens corticoles, *Lobaria pulmonaria* est précieux car il est révélateur de vieilles forêts ou d'ilots reliques de vieilles forêts. La technique de transplantation a pu être mise en œuvre avec succès, soit pour remplacer une flore lichénique déjà disparue (transplantation de **Lobaria**, Sheidegger, 1995) soit en prévision d'une reconstitution si des arbres doivent être abattus.

Remarque : Les relations entre lichens et animaux seront abordées de façon plus détaillée dans le chapitre Rôles et utilisations des lichens.

Installation des lichens en montagne : la colonisation

Les lichens, par leur capacité à s'adapter à vivre en conditions extrêmes, à l'instar d'autres organismes peu exigeants comme les bactéries, peuvent coloniser des substrats difficiles et sont considérés comme de véritables **pionniers**.

Comme nous l'avons vu précédemment, arrivées à maturité, les spores du lichen sont éjectées violemment à l'extérieur des asques et tombent sur le substrat. Elles germent en émettant des filaments mycéliens qui se ramifient rapidement. Pour qu'un lichen se reconstitue, il faut que le mycélium formé rencontre une algue partenaire. La reconnaissance s'effectue le plus souvent à l'aide des lectines qui imprègnent les parois cellulaires. Il se forme alors un jeune thalle non encore différencié (ou **primordium**) qui peu à peu va acquérir la forme adulte et, la plupart du temps, former des organes reproducteurs.

Colonisation des roches

L'installation des lichens sur les roches (Fig. 21) s'effectue par action mécanique et chimique :

- Sur les **roches calcaires**, l'acide oxalique des lichens favorise la dissolution du carbonate de calcium que les thalles transforment en oxalate de calcium.



Fig. 21 : Rochers colonisés (Source : photo © JA)

- Sur les **roches acides**, les substances lichéniques attaquent physiquement la roche en dissociant les minéraux.

Une étude réalisée sur l'action des lichens sur des **monuments historiques** a montré que la pénétration des filaments mycéliens du thalle des lichens dans un substrat granitique pouvait atteindre jusqu'à 2 mm (Galsomiès, 1999). Les thalles sont alors capables de « digérer » véritablement la silice et de l'incorporer.

Des travaux ont été conduits sur la colonisation de quartzites en milieu alpin, au Col de la Forcle (Savoie) par *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC. (Fig. 22) dont le thalle crustacé est constitué de compartiments contenant champignon et algues (ou aréoles) se développant sur un mycélium qui croît radialement (**hypothalle**). Les observations ont permis de montrer que la croissance des thalles de cette espèce mettait en jeu quatre phénomènes fondamentaux : 1-croissance de l'aréole initiale par la marge, 2-apparition de nouvelles aréoles sur l'hypothalle, 3-confluence des aréoles d'un même thalle, 4-confluence des thalles. Les thalles peuvent présenter des tailles atteignant 15 cm de diamètre (Asta *et al.*, 1986 et 1989, Letrouit et Asta, 1994 et 1995, Letrouit *et al.*, 1999).

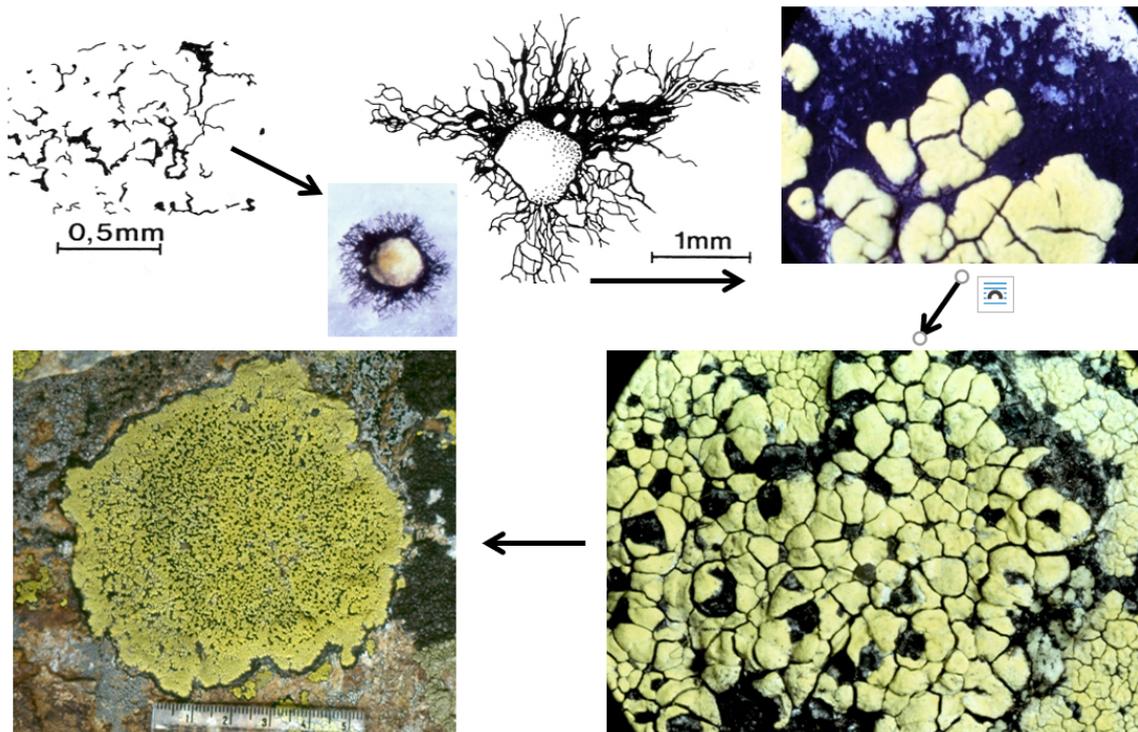


Fig. 22 : Colonisation de quartzite par *Rhizocarpon geographicum*, lichen crustacé. Suivre les flèches : germination des spores du champignon, formation d'un hypothalle noir et de la première aréole contenant les algues, développement d'autres aréoles sur l'hypothalle très développé, confluence des aréoles, parfois confluence des thalles. (Source : photos JA) d'après Asta & Letrouit, 1995.

Colonisation des sols

Des espèces de lichens comme *Baeomyces* ou *Cladonia* sont de véritables pionnières sur sol. Des observations conduites sur le terrain à La Plagne (Savoie) ont permis de montrer que des talus initialement dénudés pour la construction d'une piste de ski étaient colonisés par deux protagonistes : un lichen, *Baeomyces rufus* et une mousse, *Pogonatum urnigerum*. Le *Baeomyces*, qui présente un thalle squamuleux, commence à se développer à la surface du substrat nu et forme un feutrage mycélien hypogé très important qui joue un rôle dans la stabilisation du sol superficiel (Fig. 23). Le *Pogonatum* présente une stratégie différente. Il possède un appareil souterrain à croissance rapide qui se développe plus profondément que le lichen. Un véritable complexe lichen-mousse prend naissance qui va favoriser la formation d'un sol plus élaboré et permettra l'installation des plantes supérieures (Asta *et al.*, 1986). Chez les *Cladonia* la partie basale des podétions se lyse et laisse échapper des filaments mycéliens qui s'incorporent peu à peu aux particules terreuses. Il se forme un véritable complexe lichen-sol qui s'enrichit le plus souvent de colonies bactériennes qui, comme dans le cas précédent, va favoriser la colonisation ultérieure par les végétaux supérieurs (Asta et Souchier, 1999, Asta *et al.*, 2001).

Enfin, il faut signaler que les lichens peuvent également coloniser d'autres lichens. Le cas le plus exemplaire est celui du lichen terricole *Diploschistes muscorum* qui se comporte en véritable parasite des thalles de *Cladonia*. Lorsque des spores de *Diploschistes* tombent sur un thalle de *Cladonia*, elles vont germer à la surface du thalle, former des filaments mycéliens qui vont pénétrer à l'intérieur du thalle de *Cladonia*. Le champignon du *Diploschistes* va progressivement remplacer celui du *Cladonia* alors que les algues du *Cladonia* prolifèrent. La forme initiale du *Cladonia* disparaît au bénéfice de celle du *Diploschistes* définitif (Cuny, 1999, Cuny et al., 1997).

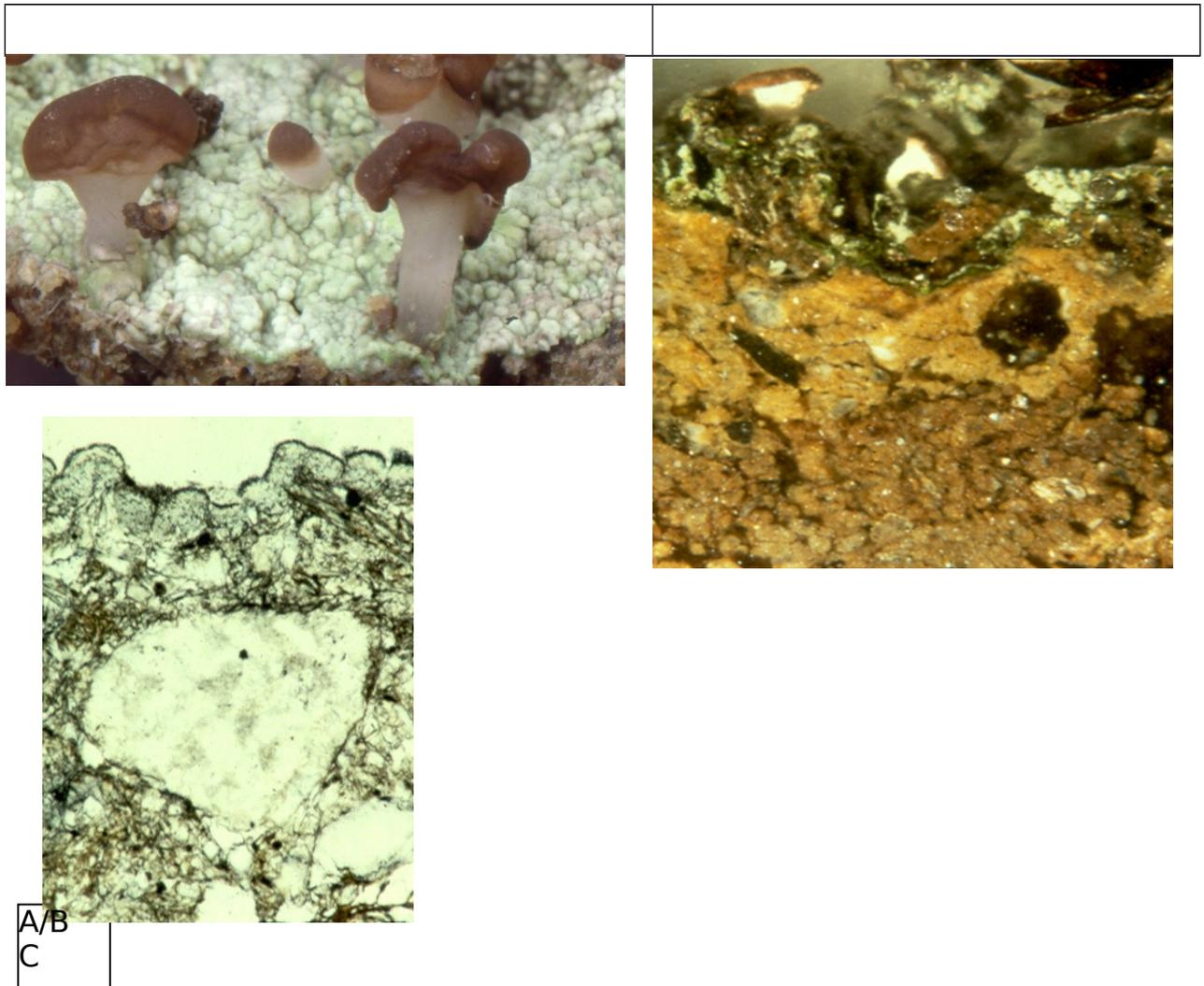


Fig. 23 : Colonisation de sol par *Baeomyces rufus*. A : Vue d'ensemble du lichen montrant le thalle squamuleux et des apothécies brunes pédicellées ; B : Vue globale d'une séquence complète d'un échantillon de *Baeomyces rufus* colonisant un substrat essentiellement minéral (lame épaisse) ; C : Coupe du complexe lichen-sol (lame mince) : le thalle de *Baeomyces* épouse les irrégularités du substrat et présente des squamules

bombées. On note la présence de nombreux filaments mycéliens (noirs) qui pénètrent entre les minéraux du sol. (Source : photos © JA). D'après Asta & Souchier, 1999.