Les lichens, de surprenants organismes pionniers

Auteur :
ASTA† Juliette, Maître de Conférences Honoraire, Laboratoire de Botanique de l'Université Joseph Fourier puis LECA, UGA (Université Grenoble Alpes).

04-02-2025

remarquables, les lichens ont conquis les milieux les plus extrêmes. Ils sont capables de pousser sur les rochers des sommets alpins ou ceux des côtes rocheuses balayées par les embruns, sur les coulées de lave à peine refroidies, accrochés aux branches des arbres des forêts tropicales mais aussi sur les tuiles des maisons ou les pierres de nos vieux bâtiments ! La flore lichénique de notre planète, représente une grande biodiversité avec près de 20000 espèces. Au-delà de la diversité des formes et des couleurs des lichens, leur capacité de résistance à vivre dans des conditions extrêmes suscite en permanence l'intérêt des scientifiques.

Pionniers

1. Les lichens, des formes variées et des palettes de couleur dans les paysages

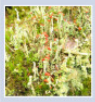
Xanthoria parietina	*Usnea florida*	*Lecanora concolor*	*Bagliettoa cazzae*	*Lathagrium cristatum*	*Squamarina cartilaginea*	*Cladonia polydactyla*	*Lepraria membranacea*
							
Thalle en forme de feuille (foliacé) Se détache facilement du substrat	Thalle fruticuleux plus ou moins ramifié et pendant Surface de contact réduite avec le substrat	Thalle en forme de croûte (crustacé) Ne peut être détaché qu'à l'aide d'un marteau et d'un burin	Thalle en forme de croûte (crustacé) Ne peut être détaché qu'à l'aide d'un marteau et d'un burin	Thalle solide, noir et cassant à l'état sec Devient gélatineux sous l'action de la pluie	Thalle squamuleux. Formé de petites écailles (ou squamules) imbriquées comme les tuiles d'un toit	Complexe : - thalle primaire très adhérent au substrat - thalle secondaire dressé (ou podétion) en forme de trompette ou de tiges	Thalle lépreux, à l'aspect farineux
Fixé sur les écorces des arbres isolés riches en poussières	Surtout sur troncs et branches des feuillus en forêts humides ou sur arbres isolés	Encroûtant, adhère aux rochers siliceux d'altitude	Encroûtant, fréquent sur parois calcaires ensoleillées du midi	Fixé sur des rochers calcaires	Recherche les rochers ou les sols calcaires. Commun dans le midi.	Sur bois pourri, à la base des troncs moussus, recherche l'humidité et la lumière	Sur escarpements rocheux siliceux ombragés et en atmosphère humide, parfois sur sol ou mousse

Figure 1. Principaux types de lichens à travers quelques exemples. Nom (photo), caractéristiques de leur thalle et de leur relation avec leur substrat. [Source : Photos © J. Asta]

S'ils passent souvent inaperçus, c'est dans les milieux où ils se trouvent en abondance, par exemple en haute altitude ou en bordure côtière, que les lichens peuvent attirer l'attention grâce aux **couleurs** dont ils sont parés. Toutes les palettes se retrouvent alors depuis le noir jusqu'au blanc en passant par toutes les nuances de bleu, vert, jaune, orange ou rouge (Figure 1).

Quant aux formes, il n'y a rien de plus varié. Contrairement aux plantes supérieures, les lichens ne possèdent **ni racine, ni tige, ni feuilles**. Leur appareil végétatif, appelé **thalle**, est caractérisé par une grande diversité de formes et d'aspects plus ou moins complexes, fixé de manière très différente sur les substrats les plus variés (Figure 1) :

Certains thalles ont la forme de **feuille** ou d'écaille, d'autres sont plus ou moins **ramifiés** -dressés ou pendants- et d'autres encore sont en forme de **croûtes**, très adhérents au substrat.

Les thalles sont plus ou moins solidement attachés à une grande variété de substrats : troncs et branches d'**arbres**, **rochers** et parois rocheuses (calcaires ou siliceux), monuments anciens, **sols**, bords de chemins, etc.

Selon les espèces, la zone de contact entre lichen et substrat peut concerner la quasi-totalité du thalle ou être réduite à un seul point.

2. La symbiose lichénique : une association originale

2.1. Comment fonctionne la symbiose au sein d'un lichen ?

« 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 » (définition du lichen donnée par l'Association internationale de Lichénologie).

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.

Grâce à de petits filaments jouant le rôle de racine, les rhizines, le champignon fixe le lichen sur le substrat. En outre, par sa biomasse importante, il joue un rôle de **protection** pour le photosymbiote. Hétérotrophe, le champignon apporte au photosymbiote **eau**, **sels minéraux** et certaines vitamines comme la **vitamine C** [1].

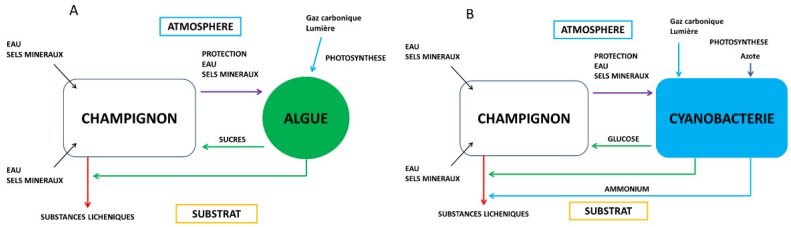


Figure 2. Échanges trophiques au sein d'un lichen entre champignon et algue (A) et entre champignon et cyanobactérie (B), à l'interface entre substrat et atmosphère. [Source : © J.Asta]

Les **photosymbiotes***, autotrophes pour le carbone, réalisent la photosynthèse et fournissent aux champignons des substances carbonées. Les algues vertes fabriquent, entre autres, des **polyols** [2], substances dérivées des sucres, ainsi que de la **vitamine B** (Figure 2A).

Dans le cas des symbioses où les algues sont remplacées par des cyanobactéries, ces dernières forment du **glucose** (Figure 2B). Le champignon transforme polyols et glucose en **mannitol*** et **arabitol***. En outre, les cyanobactéries ont la capacité de fixer **l'azote atmosphérique** (Lire Des plantes qui vivent de l'air du temps) qui est cédé au champignon sous forme **d'ammonium**.

L'association champignon-algue présente une grande originalité : le champignon fabrique des **substances lichéniques** (ou **acides lichéniques**) très nombreuses, ce qui n'est pas le cas avec le champignon seul. Plus de 700 molécules ont été découvertes. [3] Ces substances apportent aux lichens **diverses propriétés spécifiques** : fixation sur le substrat, maintien de l'équilibre hydrique, régulation de la photosynthèse, protection contre les radiations lumineuses ou les variations de température. Ces molécules permettent aux lichens de s'installer sur des substrats dépourvus de matière organique (pierres, rochers, lave, etc.).

De nombreuses applications ont pu être mises en œuvre grâce à ces nombreuses substances : en parfumerie, [4] dans le domaine pharmaceutique et médical (Lire Focus Lichens et applications thérapeutiques), dans la fabrication de teintures, [5] etc.

2.2. De surprenantes découvertes

Figure 3. Lobaria pulmonaria [Source : Photo © J. Asta]

Plus de 800 espèces de **bactéries** ont été trouvées associées à *Lobaria pulmonaria* [6] (Figure 3), un lichen connu pour son intérêt dans la pharmacopée (Lire Focus Lichens et applications thérapeutiques). Ces bactéries participent à de nombreuses fonctions [7] : apport d'azote, de phosphore et de soufre, défense contre les agents pathogènes, résistance à certains facteurs abiotiques (température, hygrométrie. .), résistance aux métaux lourds, aide à la photosynthèse par apport de vitamine B12 à

l'algue, synthèse d'hormone (acide indole-acétique) pour la croissance de l'algue et du champignon, dégradation des parties vieillissantes du thalle, etc.

Le champignon symbiote de base d'un lichen est pluricellulaire. Aussi, la découverte de la présence d'un mycosymbiote* additionnel constitué de **basidiomycètes* unicellulaires** spécifiques chez de nombreuses espèces de lichens appartenant en particulier à la famille des *Parmeliaceae* a-t-elle fait l'objet d'une bombe dans le milieu lichénologique [8]. Ces basidiomycètes unicellulaires interviendraient dans l'élaboration de la structure du thalle et la production des métabolites lichéniques.

La symbiose lichénique ne se limite donc pas à un partenariat entre deux ou trois constituants et le thalle peut être considéré comme un véritable **écosystème complexe** (Lire Symbiose et parasitisme). Les partenaires présentant des particularités constitutives que ne montrent pas leurs parents non symbiotiques, la symbiose lichénique est créatrice de **biodiversités** : **systématique** (avec plus de 20000 espèces de lichens dans le monde), **morphologique** (par la création de formes nouvelles qui n'existent pas chez le mycosymbiote et le photosymbiote à l'état libre) et **biochimique** (avec la synthèse des substances lichéniques).

2.3. Conséquences de la symbiose

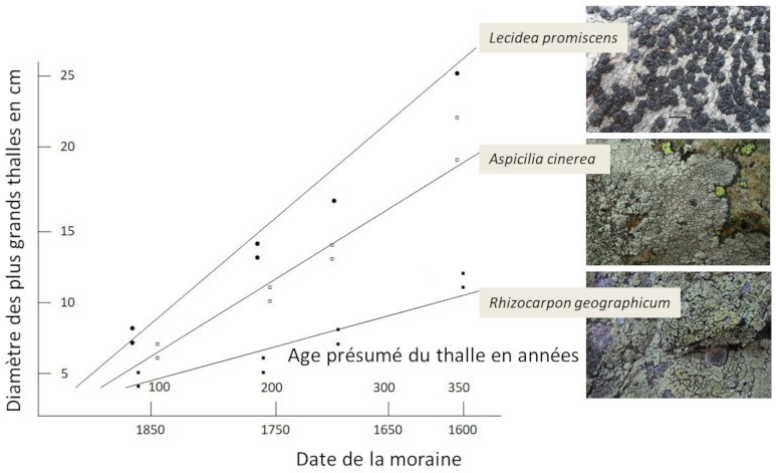


Figure 4. Relation entre le diamètre des thalles et leur âge présumé, évalué par la date des moraines qui les portent, pour trois espèces crustacées (d'après Beschel [10], modifié). En abscisse, les nombres 1600 à 1850 représentent la date approximative de mise en place de la moraine, les nombres 100 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. [Sources : Lecidea promiscens & Aspicilia cinerea © J.M. Sussey ; Rhizocarpon geographicum © J. Asta]

La symbiose a des conséquences remarquables sur les capacités d'adaptation des lichens aux conditions extrêmes, leur longévité et leur **croissance** particulière. En effet, la croissance des lichens est en général très **lente**, de 0,1 à 1 mm par an. Ce sont les lichens crustacés qui poussent le plus lentement. [9]

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 qui, à partir de la connaissance de la vitesse de croissance et la mesure des plus grands thalles, consiste à évaluer l'âge des lichens et par conséquent l'âge du support [10]. 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 à 300-400 ans (Figure 4, [10]).

3. Les lichens et leur écologie

Les lichens ont colonisé presque tous les milieux depuis les rochers maritimes jusqu'aux plus hautes altitudes, des déserts arides aux régions de haute latitude. Il n'y a guère qu'en haute mer, dans les zones fortement polluées et sur les tissus animaux vivants qu'ils font défaut. Le développement de chaque espèce nécessite des conditions écologiques particulières déterminées par les types de supports, les facteurs climatiques et les relations avec les autres êtres vivants.

3.1. Les types de support

Figure 5. Les lichens peuvent pousser sur différents supports artificiels : barrière de bois, citerne métallique, vieux cuir, poteau de ciment, etc. [Source : Photos © J. Asta]

Les lichens sont plus ou moins dépendants de leur support en fonction de leur morphologie : dépendance très étroite dans le cas des lichens crustacés, moins grande pour les foliacés et les lichens fruticuleux. On trouve des lichens sur les arbres (espèces **corticoles**), le sol (**terricoles**), les rochers (**saxicoles**), les mousses, le vieux bois, les feuilles persistantes. Certaines espèces se développent même en parasite sur d'autres lichens. Mais on peut également les trouver sur des substrats superficiels les plus divers (vieux murs, barrières ou poteaux de bois ou de métal, rails de chemin de fer, vieux cuir, plastic, verre, etc., Figure 5).

Le substrat conditionne l'économie de l'eau et l'installation du thalle par des **facteurs mécaniques et physiques** (structure histologique et porosité des écorces, densité et hétérogénéité de la roche, stabilité, structure, granulométrie et porosité des sols) et par des **facteurs chimiques** (pH et composition chimique minérale ou substances organiques des divers substrats).

Certaines espèces indiquent la présence dans le substrat de carbonate de calcium (espèces **calcicoles**). D'autres recherchent un substrat plus acide, sur sol, roche ou écorce (espèces **acidophiles**). Certaines espèces sont indicatrices d'éléments métalliques et ne se développent que sur ce type de substrat ou bien tolèrent une certaine teneur de métaux dans le sol ou la roche. La présence de **fer** sur une roche se repère par la **couleur rouille** des thalles de lichen qui la recouvrent. 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 particuliers (ex : *Xanthoria elegans*).

3.2. Influence des facteurs climatiques

L'atmosphère constitue un ensemble de facteurs très importants car elle apporte une partie de l'eau, du dioxyde de carbone et des sels minéraux utilisés par les lichens.

3.2.1. Eau

L'eau joue un rôle capital dans l'écologie des lichens car le degré d'hydratation du thalle conditionne les fonctions fondamentales. Certains organismes peuvent passer rapidement de l'état de vie active quand ils sont humides à l'état de vie ralentie quand ils sont secs et inversement (phénomène de **reviviscence**). A l'état sec, la teneur en eau est évaluée entre 15 et 20% du poids sec, alors qu'à l'état humide, la teneur peut atteindre 200 à 350%. Les lichens à thalle gélatineux, riches en mucilages,[11] présentent les teneurs en eau les plus élevées (jusqu'à 3500 % du poids sec). L'imbibition par l'eau liquide se réalise en un temps inférieur à 1 à 2 mn alors que l'absorption de la vapeur est plus lente et demande parfois plusieurs semaines. Inversement, la dessication s'effectue très rapidement.

Figure 6. Xanthoria elegans [Source : Photo © J. Asta]

A l'état sec, les échanges gazeux sont pratiquement impossibles à déceler, mais dès que les lichens sont humidifiés, la respiration et la photosynthèse reprennent très rapidement. Des études réalisées en haute altitude sur *Xanthoria elegans* [12] (Figure 6) ont montré qu'après hydratation, la respiration reprend dans la seconde qui suit et la photosynthèse dans la minute. La reprise de la respiration est préparée durant la déshydratation par l'accumulation de gluconate 6-P et la préservation des nucléotides. La forte concentration de polyols (voir ref. [2]) dans les deux symbiotes de *Xanthoria elegans* contribue à la protection des constituants cellulaires et à la sauvegarde de l'intégrité des structures intracellulaires pendant la dessication. 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 *Xanthoria elegans* à basse température, ce qui pourrait aider ce lichen à prendre l'avantage durant les brèves opportunités d'hydratation en altitude, comme la fonte des neiges, favorisant ainsi sa croissance dans les conditions rigoureuses des climats de haute montagne.

Cela explique que, sur des substrats très exposés, comme c'est le cas sur les rochers d'altitude, la photosynthèse ne se réalise que durant quelques heures le matin après la rosée, ou après une pluie. Par sa grande résistance, *Xanthoria elegans* est une des espèces qui peut pousser le plus haut en altitude (on la trouve à plus de 7000 m dans le massif de l'Himalaya).

Un certain nombre de lichens colonisent des petites pierres au sol ou vivent très près du sol, sur de petits blocs rocheux. Ils sont soumis à des conditions climatiques très différentes de celles que supportent les espèces installées sur les surfaces des plus gros blocs, caractérisées notamment par de plus grandes amplitudes thermiques et hydriques et un apport d'humidité par la rosée matinale. Certaines espèces ne s'installent que sur des parois en surplomb ou toujours **protégées des pluies**. Inversement, d'autres peuvent supporter d'être inondées plus ou moins longtemps et se développent en **eau douce** ou en **eau marine**. Ainsi, sur les côtes rocheuses, peut-on observer l'étagement typique de la végétation lichénique depuis le sommet des blocs jusqu'aux algues situées en profondeur (Lire Biodiversité sur les côtes rocheuses : zonation et relations écologiques).

Certains lichens supportent une certaine salinité atmosphérique et s'installent dans la zone des embruns. Des lichens maritimes des côtes chiliennes sont recouverts d'une croûte de sel qui joue un rôle hygroscopique en triplant la vitesse d'absorption de l'eau.

3.2.2. Lumière et température

Figure 7. Flavoparmelia soredians [Source : Photo © J. Asta]

La lumière agit sur la photosynthèse et sur l'excédent possible de celle-ci sur la respiration. Certains lichens préfèrent les stations éclairés ou supportent le plein ensoleillement. En revanche, certains recherchent les stations plus ombragées, par exemple, sous couvert forestier ou, pour les lichens saxicoles, les parois rocheuses en surplomb.

Figure 8. Cetraria islandica [Source : Photo © J. Asta]

Quand ils sont secs, les lichens sont très résistants aux **températures extrêmes**. En haute altitude, les lichens peuvent supporter de longues périodes de très basses ou de très fortes températures, par exemple, à la surface de rochers où le rayonnement solaire entraine des températures pouvant aller 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 lichens vers le nord en relation avec le réchauffement climatique (ex : *Flavoparmelia soredians*, Figure 7) (Lire **Comment les oiseaux s'adaptent-ils à un climat qui change ?**).

Des travaux conduits en altitude ont été réalisés sur **l'effet des radiations UV** sur *Cetraria islandica* (Figure 8) durant l'été [13]. 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 entrainé 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.

3.2.3. L'action du vent

Elle s'effectue de deux façons :

une action indirecte, physiologique, qui se traduit par l'augmentation de la vitesse de déshydratation.

une action directe, mécanique, qui joue un rôle dans la dissémination des fragments de thalle et des propagules de multiplication végétative.

Un exemple très particulier est celui de certains lichens foliacés terricoles des steppes désertiques à semi-désertiques. Leur activité photosynthétique ne peut se faire qu'à l'état humide lorsqu'ils exposent leur cortex supérieur à la lumière. A l'état sec, ils s'enroulent sur eux-mêmes. Sous cette forme, ils sont alors facilement transportés et disséminés par le vent d'où le terme de lichens « erratiques » qu'on leur attribue.

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 *Xanthoria elegans*. [14]

3.3. Relations avec les autres organismes vivants

3.3.1. Relations entre lichens, et entre lichens et plantes

Figure 9. Lichens sur rochers en train d'être recouverts de mousses [Source : Photo © J. Asta].

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 (Figure 9). 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.

3.3.2. Action des animaux et de l'homme

Les animaux et l'homme occasionnent la fragmentation des thalles au sol par le piétinement et la modification chimique du milieu par l'enrichissement en ammoniaque, nitrates, etc. L'homme lui-même joue un rôle particulier :

par la création de nouveaux substrats (murs, mortiers, ciment, tuiles, fronts de taille de carrière, etc.) où peut s'installer une flore lichénique spécifique ;

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. La technique de transplantation a pu être mise en œuvre avec succès, soit pour remplacer une flore lichénique déjà disparue (transplantation de *Lobaria* [15]), soit en prévision d'une reconstitution si des arbres doivent être abattus.

4. Les lichens, des pionniers

4.1. Comment les lichens colonisent-ils de nouveaux substrats ?

Par leur capacité à s'adapter à vivre en conditions extrêmes, les lichens peuvent coloniser des substrats pauvres en substances nutritives et sont considérés comme de véritables **pionniers**.

La dispersion des spores formées par le lichen est une des premières étapes de la colonisation (Lire Focus Les lichens : des organismes hybrides). En effet, 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 ainsi formé rencontre une algue partenaire. La reconnaissance s'effectue le plus souvent à l'aide de molécules comme les **lectines*** qui imprègnent les parois cellulaires. Il se forme alors un jeune thalle non encore différencié qui peu à peu va acquérir la forme adulte et, la plupart du temps, former des organes reproducteurs.

4.1.1. Colonisation des roches

L'installation des lichens sur les roches 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.

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

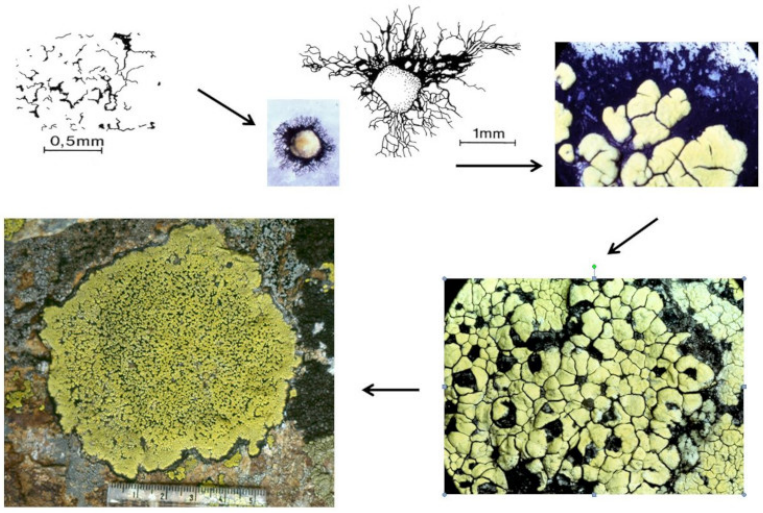


Figure 10. Colonisation de quartzite par Rhizocarpon geographicum, lichen crustacé. Suivre les flèches : germination des spores du champignon, formation d'un hypothalle noir et de la première aréole contenant les algues, développement d'autres aréoles sur l'hypothalle très développé, confluence des aréoles, parfois, confluence des thalles. [Source : Photos J. Asta] d'après réf. [16].

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.[16] Les thalles sont alors capables de « digérer » véritablement la silice et de l'incorporer.

Les **laves** émises au cours d'éruptions sont rapidement colonisées par des lichens. Citons *Stereocaulon vesuvianum*, espèce à algue verte et cyanobactérie, dont la première localisation a été repérée sur les dépôts volcaniques du Vésuve, *Dyctionema pavonia*, qui se développe par exemple sur le flan de la Soufrière en Guadeloupe.

Des travaux conduits sur la colonisation de **quartzites*** en milieu alpin ont permis de comprendre la stratégie de colonisation de *Rhizocarpon geographicum* (Figure 10) [17]. Le thalle crustacé de cette espèce est constitué de compartiments contenant champignon et algues (ou **aréoles**). Les spores de champignon germent en formant un mycélium (**hypothalle)** de couleur noire qui croit radialement et sur lequel se forme une aréole initiale. D'autres aréoles apparaissent sur l'hypothalle et confluent. Les premiers thalles formés peuvent à leur tour confluer et donner naissance à des thalles entiers qui peuvent atteindre des tailles de 15 cm de diamètre [16].

4.1.2. Colonisation des sols

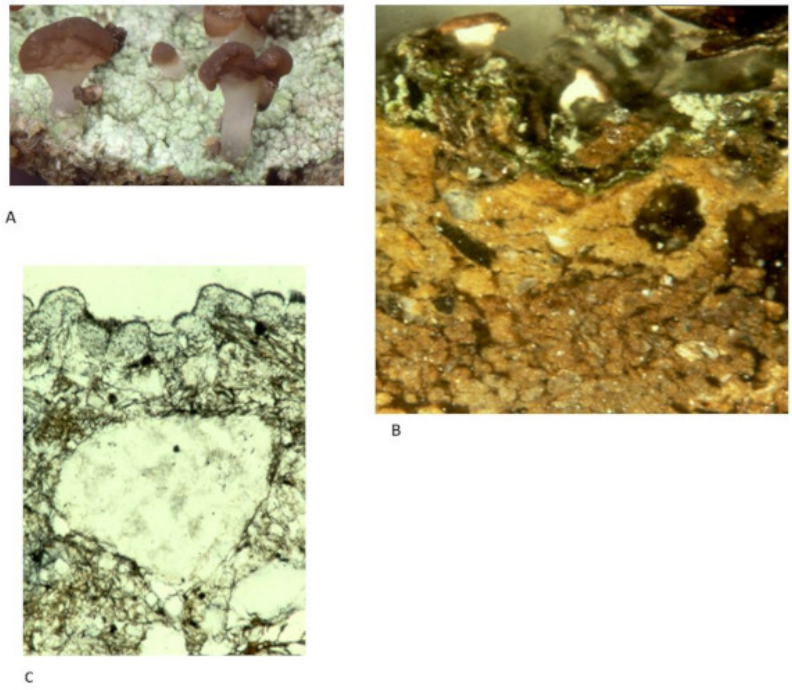


Figure 11. Colonisation de sol par Baeomyces rufus. A : Vue d'ensemble du lichen montrant le thalle et des apothécies brunes (petites structures en forme de champignon). B : Vue globale d'une séquence complète d'un échantillon de Baeomyces rufus colonisant un substrat essentiellement minéral (coupe épaisse). C : Coupe du complexe lichen-sol (coupe mince) : le thalle de Baeomyces épouse les irrégularités du substrat et présente de petites écailles bombées. On note la présence de nombreux filaments mycéliens (noirs) qui pénètrent entre les minéraux du sol. [Source : Photo © J. Asta]. D'après réf. [18].

Des espèces de lichens comme *Baeomyces*, *Cladonia*, sont de véritables pionnières sur sol.

Des observations conduites en montagne ont permis de montrer que des talus initialement dénudés pour la construction d'une piste de ski étaient colonisés par deux organismes : un lichen, *Baeomyces rufus* et une mousse, *Pogonatum urnigerum*. Le *Baeomyces,* commence à se développer à la surface du substrat nu et forme un feutrage mycélien très important qui joue un rôle dans la stabilisation du sol superficiel (Figure 11) [18]. Le *Pogonatum* présente une stratégie différente et se développe plus profondément que le lichen. Un véritable complexe lichen-mousse prend naissance qui va favoriser la formation d'un sol plus élaboré [18].

Chez *Cladonia,* la partie basale des podétions* se lyse, laisse échapper des filaments mycéliens qui s'incorporent peu à peu aux particules terreuses. Il se forme alors un véritable complexe lichen-sol qui s'enrichit le plus souvent de colonies bactériennes et qui, comme dans le cas précédent, va favoriser la colonisation ultérieure par les végétaux supérieurs. [19]

Dans certaines régions du monde, les lichens constituent une part non négligeable des écosystèmes. Alors que le rapport mondial entre la flore lichénique et la flore phanérogamique* est en moyenne de 0,1 à 1, il peut dépasser 100 dans les régions arctiques. Dans ces régions de toundra ou en forêt tempérée du Nord, plusieurs variétés de lichens -en particulier le lichen des rennes, *Cladonia rangiferina*- sont une nourriture appréciée de nombreux animaux sauvages (caribou –ou renne-, orignal, mouflon, etc.) et -à l'occasion- de certains animaux domestiques (Lire Focus Interactions lichens-animaux).

Figure 12. Croûte biologique sur le sol du Natural Bridges National Monument, Utah (USA). [Source : Nihonjoe [CC BY-SA 3.0 (https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0)]

Dans les zones arides et semi-arides, les lichens terricoles contribuent à la formation de « **croûtes biologiques** » qui colonisent les sols désertiques (Figure 12). Les divers organismes qui les constituent (lichens, cyanobactéries, champignons, bryophytes et algues) vivent en intime association dans les millimètres supérieurs de la surface du sol. Ces croûtes représentent une superficie d'environ 50 millions de km^2, soit l'équivalent de 5 fois la surface de l'Europe. Elles jouent un rôle fondamental dans la protection et la fertilisation des sols, la lutte contre l'érosion et la désertification. On estime qu'elles fixent à elles seules 7% du dioxyde de carbone, valeur qui correspond à celle émise annuellement par la combustion des énergies fossiles à l'échelle terrestre. [20]

4.2. L'origine des lichens et la colonisation des terres émergées

Comme beaucoup d'autres disciplines du vivant, la lichénologie est confrontée à la question des origines. Il y a une cinquantaine d'années, on pensait encore que les premiers restes certains de lichens, trouvés dans les lignites de Rhénanie et dans l'ambre de la Baltique, remontaient seulement au tertiaire. Ainsi, un des premiers lichens fossilisés, *Anzia electra*, trouvé dans l'ambre de la Baltique d'Allemagne (Tertiaire, Miocène inférieur, 20 Ma) montre déjà un petit thalle foliacé à lobes étroits, une couche spongieuse, une médulle à deux couches et des rhizines.

Il est sûr que les lichens ne se sont pas constitués d'emblée mais ont subi une évolution dont on commence seulement à connaître quelques étapes. [21]

Parmi les constituants lichéniques, les **cyanobactéries*** sont apparues il y a **3800 Ma** dans les premières traces de vie terrestre (stromatolithes) retrouvées notamment en Australie. A l'origine des chloroplastes des cellules eucaryotes à la suite d'une endosymbiose (Lire Symbiose et évolution : à l'origine de la cellule eucaryote) elles ont permis aux végétaux de réaliser la photosynthèse.

Les **champignons**, quant à eux, se fossilisent difficilement, et les premiers véritables champignons se manifestent au **Précambrien**. Des fossiles montrant déjà une association possible entre un champignon et une algue ont été découverts dans le Précambrien d'Afrique du Sud (de -2700 à - 2300 Ma). Par la suite, les champignons se sont transformés parallèlement au monde végétal et des associations symbiotiques (mycorhizes, lichens) sont le résultat d'une longue évolution avec les organismes photosynthétiques.

Des **traces anciennes de lichens** ont été repérées dans la formation fossilifère de Doushanto (Chine, Province de Guizhou) qui date du début de l'**Ediacarien** (635-551 Ma). Ces microfossiles exceptionnellement préservés montrent des filaments minces associés à des cellules qui ont été interprétées comme des cyanobactéries ou à des algues vertes similaires aux organismes actuels. Un champignon probablement lichénisé, *Cosmochlaina*, découvert en Angleterre dans l'Ordovicien moyen (460 Ma) montre en microscopie électronique un cortex intact et une seconde couche corticale. Mais le photosymbiote n'a pas été retrouvé. [22]

Deux fossiles du Dévonien inférieur trouvés en Angleterre, *Cyanolichenomycitis devonicus* et *Chlorolichenomycitis salopensis,* sont considérés comme **les premiers lichens avérés** grâce à leur similitude de structure avec des lichens existants. En effet, le premier fossile montre un thalle hétéromère avec un cortex épais en surface et une médulle bourrée de colonies de cyanobactéries ressemblant aux Nostocs actuels. Ces fossiles sont interprétés comme des lichens appartenant aux *Pezizomycotina*, avec une structure anatomique similaire à celle des *Lecanoromycetes* actuels. [23]

La symbiose lichénique est sans doute bien plus ancienne que les échantillons de lichens avérés. Les découvertes se heurtent au fait que les constituants lichéniques se fossilisent difficilement et les échantillons trouvés sont souvent de médiocre qualité. Cependant l'on peut espérer que les méthodes d'investigation actuelles (datation, biologie moléculaire, etc.) qui continuent de se perfectionner apporteront des informations précieuses dans les futures découvertes de lichens fossiles.

Il semble fort probable que la colonisation de la surface des roches ou du sol par divers types de microorganismes et de lichens dans des zones climatiques appropriées ait été parmi les premières étapes ayant permis la conquête des terres émergées par les organismes vivants au Dévonien (Lire Les premiers écosystèmes terrestres). L'existence actuelle des croutes biologiques donne une idée de certaines des formes primitives de cette colonisation, mais bien d'autres ont été possibles. Actuellement, les zones de végétation terrestre existantes dans les écosystèmes les plus extrêmes (arctiques, antarctiques, alpins, désertiques et steppiques) sont dominées par les lichens partout où la pression concurrentielle des plantes supérieures est faible ou nulle en raison de conditions environnementales difficiles. A leur apparition, les plantes supérieures ont alors pu s'installer sur des roches et des sédiments en partie altérés par l'activité des microorganismes et des lichens. Elles ont alors participé elles-mêmes à la formation d'un sol, sur lequel elles ont pu s'enraciner et se développer et qu'elles alimentent de leur propres débris organiques.

5. Messages à retenir

Les lichens poussent dans tous les milieux, sauf en haute mer, sur les tissus des animaux vivants et en zones très polluées.

La symbiose lichénique est plus complexe que ce que l'on croyait jusqu'alors : la structure du thalle montre non seulement la présence de deux partenaires de base (un champignon + une algue verte ou/et une cyanobactérie) mais aussi celle de nombreuses bactéries et d'un champignon unicellulaire découverts récemment.

Les lichens sont reviviscents : après dessiccation, ils sont capables de repasser à l'état de vie active dès qu'ils sont réhydratés.

En présence de l'algue uniquement, le champignon fabrique des substances lichéniques qui facilitent la fixation du lichen sur le support et aide à sa protection.

La croissance des lichens est très lente et certains lichens peuvent vivre plusieurs siècles.

Les lichens sont des pionniers : ils ont la capacité de s'installer sur des substrats très pauvres en éléments nutritifs et de supporter des conditions de température et de lumière extrêmes.

Les premiers lichens avérés datent du Dévonien.

Notes et références

Image de couverture. Rocher couvert de *Xanthoria elegans* au jardin alpin du Lautaret, au premier plan, devant la Meije, au loin. [Source : Photo © J. Joyard & M. Neuburger].

[1] Quelquefois, le champignon peut se comporter en saprophyte en tirant des substances organiques du milieu ou vivre en parasite sur un autre lichen.

[2] Présents dans l'ensemble du monde végétal, les champignons, les lichens et de nombreuses algues, les polyols sont des dérivés d'oses. 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.

[3] Certaines de ces substances lichéniques sont toxiques. Par exemple, chez *Letharia vulpina* – une espèce corticole d'altitude reconnaissable à sa couleur jaune moutarde et poussant essentiellement sur mélèze et sur pin cembro- l'acide vulpinique présent confère au lichen sa toxicité. *Letharia vulpina* était utilisé autrefois en mélange aux appâts pour faire disparaitre loups et renards. Il faut cependant préciser que les effets étaient renforcés par l'introduction de verre pilé dans les appâts.

[4] Les lichens, déjà connus comme fixateurs de parfum depuis le Moyen-Age, sont encore très utilisés de nos jours en

parfumerie. Deux espèces corticoles, *Pseudevernia furfuracea*, *Evernia prunastr*i (appelées improprement « mousse de chêne »), qui doivent leurs propriétés de fixateurs à leur forte teneur en acide atranorique, sont récoltées en grande quantité, essentiellement en Europe centrale et importées à Grasse. Les parfumeries locales en extraient un concentré appelé « absolu mousse de chêne » qui entre dans la constitution de nombreux parfums. Chaque année, 6000 à 8000 tonnes de lichens sont récoltés dans le sud de la France, au Maroc et dans d'autres pays. Ces prélèvements intensifs menacent la survie des espèces. L'idéal serait de les remplacer par des produits de synthèse mais jusqu'à présent nul n'a su reproduire leur nature biochimique complexe.

[5] Dès l'Antiquité, divers colorants ont été extraits de lichens comme les orseilles tirés des *Roccella* qui donnent des teintes rouges. D'autres lichens donnent des teintes brunes à rouges (*Umbilicaria pustulata*), jaunes (*Letharia vulpina*, *Flavoparmelia caperata),* jaune orangé à roses *(Xanthoria parietina*...), vertes (divers *Cladonia*)… Rappelons que la liqueur dite de « tournesol » qui vire au rouge ou au bleu selon l'acidité ou la basicité de la solution à tester est extraite de différents lichens (*Roccella, Dendrographa*…). Malgré l'usage de colorants chimiques, certains tweeds irlandais sont encore colorés à l'aide de lichens.

[6] Grube, M., Cernava, T. Soh , J., Fuchs, S., Aschenbrenner, I., Lassek, C., Wegner, U., Becher, D., Riedel, K., Sensen, C.W. & Berg, G. 2015. Exploring functional contexts of symbiotic sustain within lichen-associated bacteria by comparative omics. *ISME J.*, 9, 412–424.

[7] Cette grande diversité de bactéries associées aux lichens et leurs fonctions essentielles dans la symbiose lichénique suggère que le concept de microbiote (terme qui désigne l'ensemble des bactéries habitant les organismes vivants et cohabitant avec eux) peut très logiquement être étendu aux lichens.

[8] Spribille, V. Tuovinen, P. Resl, D. Vanderpool, H. Wolinski, M.-C. Aime, K. Schneider, E. Stabenheimer, M. Toome-Heller, G. Thor, H. Mayrhofer, H. Johannesson & McCutcheon, J.-P. 2016. Basidiomycete yeasts in the cortex of ascomycete macrolichens. *Science*, 353, (6298), 488-492.

[9] A l'inverse, les lichens foliacés et fruticuleux poussent plus rapidement : un *Ramalina* détient le record avec une croissance annuelle de 10 cm.

[10] Beschel, R. 1957. Lichenometrie im Gletschervorfeld. *Jahrbuch des Vereins zur Schutze des Alpenflora und Tiere*. 22p.

[11] Les mucilages sont des substances végétales, constituées de polysaccharides, qui gonflent au contact de l'eau en prenant une consistance visqueuse semblable à la gélatine.

[12] Aubert, S., Juge, C., Boisson, A.-M., Gout, E. & Bligny, R. 2007. Metabolic processes sustaining the reviviscence of lichen *Xanthoria elegans* (Link) in high mountain environments. *Planta*, 226, 1287-1297.

[13] Bachereau, F. & Asta, J., 1997. Effects of solar ultraviolet radiation at high altitude on the physiology and the biochemistry of a terricolous lichen *Cetraria islandica* (L.) Ach. *Symbiosis*, 197-217 ; Bachereau, F. & Asta, J., 1998. Effects of solar ultraviolet radiation at high altitude on the phenolic compounds contents of *Cetraria islandica* (L.) *Arch. Ecol.,* 29(1-2), 267-270.

[14] Vera J.P., Horneck, G., Rettberg, P. & Ott, S. 2004. The potential of the lichen symbiosis to cope with the extreme conditions of outer space II : germination capacity of lichen ascospores in response to simulated space conditions. *Adv. Space Res.,* 33, 8, 1236-1243.

[15] Scheidegger, C. (1995). Early development of transplanted isidioid soredia of *Lobaria pulmonaria* in an endangered population. *Lichenologist*, 27(5), 361-374.

[16] Galsomiès, L., Robett, M. & Orial, G. 1999. Interaction lichens-roche sur monument historique en granite. *Bull. Inf. As. Fr. Lichenol. Mémoire*, n° 3, Grenoble, 35-42.

[17] Asta, J. & Letrouit, M.A. 1995. Observations on the early growth of *Rhizocarpon geographicum* thalli. *Herzogia*, 11, 229-252.

[18] Asta, A. et Souchier, B. 1999. Lichens et pédogenèse : dynamique de la végétation et études micromorphologiques de l'interface-lichen-sol. *Bull. Inf. As. Fr. Lichénol. Mémoire n°3*, 29-34.

[19] Asta, J., Orry, F., Toutain, F., Souchier, B. & Villemin, G. 2001. Micromorphological and ultastructural investigations of the lichen-soil interface. *Soil Biol. Biochem.,* 33, 323-337.

[20] Scheidegger, C. 2015. *Touche pas à ma croûte ! Année Internationale des sols*. Fiche_croute_biologique.pdf

[21] Farou, J.L. 2017. Sur la piste des premiers lichens. *Bull. Inf. Ass. Fr. Lichénol.,* 42, 2, 240-248.

[22] Edwards, D., Axe, L. & Honegger, R. 2013. Contributions to the diversity in cryptogamic covers in the mid-Paleozoic : Nemato thallus revisited. *Bot. J. Lin. Soc.,* 173, 505-534.

[23] Honegger, R., Edwards, D. & Axe, L. 2013. The earliest records of internally stratified cyanobacterial and algal lichens from the Lower devonian of the Welsh Boerderland. *New Phytol.*, 197, 264-275.

L'Encyclopédie de l'environnement est publiée par l'Université Grenoble Alpes - www.univ-grenoble-alpes.fr

Pour citer cet article: **Auteur :** ASTA† Juliette (2025), Les lichens, de surprenants organismes pionniers, Encyclopédie de l'Environnement, [en ligne ISSN 2555-0950] url : http://www.encyclopedie-environnement.org/?p=9744

Les articles de l'Encyclopédie de l'environnement sont mis à disposition selon les termes de la licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International.