

Les lichens sont des organismes assez singuliers. Ils sont cependant bel et bien pluriels. Constitués d'organismes vivant en symbiose, on les retrouve essentiellement composés de deux partenaires plutôt dépareillés et on ne peut plus intimement liés. Un champignon, que l'on appellera ici le mycobionte (myco: champignon) et une algue verte et/ou une cyanobactérie que l'on appellera le phytobionte (phyto: algue). Le champignon est un organisme hétérotrophe, c'est-à-dire qu'il ne produit pas lui-même sa source de carbone. Il doit se la procurer ailleurs dans son milieu. Dans cette association, il reçoit du sucre de l'algue ou de la cyanobactérie (algue bleuvert) qui la produit par une réaction de photosynthèse à partir du CO₂ présent dans l'air. Le mycobionte en tirera l'énergie nécessaire à son métabolisme. Cette association gagnante leur a permis à tous deux de conquérir des milieux inaccessibles aux plantes dites vasculaires. C'est sans compter aussi sur tout un cortège de microorganismes complices que sont les bactéries et levures qui les accompagnent. Les lichens, sont donc de véritables multisymbioses et deviennent par le fait même des écosystèmes en soi.

L'accès à l'eau, la lumière et l'espace. Pourtant ils sont partout. C'est principalement de la capacité de cet extraordinaire organisme à résister à de multiples et périodiques épisodes de dessiccation et à des températures extrêmes, que leur vient ce grand succès de colonisation des habitats inaccessibles. Ils occupent aujourd'hui 8% de la surface terrestre. Ils s'établissent la plupart du temps dans des habitats à faible rétention d'eau. Ce sont des organismes poikylohydriques, c'est-à-dire qu'ils n'ont pas de mécanismes actifs pour réguler leur teneur en eau dont les sources sont les précipitations, le brouillard et la rosée. Ils vivent de l'air du temps. Ils ont l'extraordinaire capacité d'extraire passivement la quantité d'eau nécessaire à leur très longue existence. Ils peuvent en effet dépasser la centaine d'années. Certains lichens du Groenland peuvent avoir jusqu'à 4000 ans.

On les trouve bien établis jusqu'aux deux pôles, sur les sommets montagneux les plus élevés et les plus inhospitaliers ainsi que sur les substrats dénudés, où ils contribuent à en favoriser la colonisation. En fouillant un peu, on se rend rapidement compte que derrière l'apparence unique de cet improbable organisme, se cache d'admirables mécanismes de signalisations moléculaires et des physiologies très sophistiquées toutes finement ajustées. Elles ont permis à ces deux entités des plus distinctes de se reconnaître, de se joindre, de cohabiter et de résister ensemble à des conditions extrêmes qu'elles n'auraient pas su affronter autrement.

La lichénisation, c'est-à-dire le processus par lequel un champignon décomposeur (saprophyte) s'associe à une algue et ou une cyanobactérie est donc une stratégie nutritionnelle et un outil de colonisation à succès pour les champignons qui ont adoptés ce genre de mode d'acquisition de ressources carbonées. Elle offre également aux algues et aux cyanobactéries l'opportunité de se libérer de certaines contraintes environnementales et ainsi élargir leur distribution spatiale et étendre leur niche écologique. Deuxième partie de ce voyage dans le fascinant monde des lichens.

Le thalle lichénique

L'organisme lichénique dans son entier se nomme un thalle. La population de cellules du phytobionte y est abritée, maintenue, et point important, contrôlée de l'intérieur par le mycobionte, qui en constitue 90 % du volume. On dit souvent qu'avec les lichens, les champignons ont inventé l'agriculture. Les algues vertes sont incorporées dans une couche sur la majeure partie du thalle (figure 1). Ce n'est toutefois pas cela qui donne la couleur verte de certains lichens, les algues n'y étant pas assez abondantes. Ce sont plutôt les acides lichéniques élaborés par le mycobionte qui leur donnent cette couleur. Nous y reviendrons. La médulle ou couche centrale des lichens est la partie la plus épaisse du thalle. On y retrouve un arrangement très comparable à celui du parenchyme en palissade d'une feuille. C'est un bel exemple de convergence écologique. On ne change pas une formule gagnante. Au fil du temps, il y a eu une évolution morphologique afin que le phytobionte puisse recevoir une illumination adéquate et puisse participer efficacement aux échanges gazeux qui sont au

cœur des réactions de photosynthèse. Les sucres et produits cristallisés à la surface du lichen y attirent l'eau et les solutés qui s'y retrouvent. Cela facilite l'hydratation et l'absorption des minéraux nécessaires aux deux protagonistes. La teneur en eau du thalle est assez importante et varie en fonction de l'humidité de l'air et du substrat. L'absorption se fait surtout au niveau des ouvertures dans les cortex inférieurs et supérieurs. Le stockage d'eau se fait dans les méats entre les éléments du thalle ainsi que dans les membranes qui gonflent. L'eau est donc surtout concentrée dans la région médullaire.

Le champignon paraît disposer de toute l'information requise pour générer la forme caractéristique du lichen. Il n'est toutefois pas en mesure d'y parvenir seul. C'est l'algue ou la cyanobactérie choisie qui agit sur les gènes du champignon qui contrôlent la morphogenèse du thalle. S'ensuit une véritable cascade génétique. On commence à peine à s'intéresser à toute cette signalisation moléculaire qui sous-tend l'ensemble biologique chez le lichen. Un même mycobionte peut acquérir de nouveaux phytobiontes à différents moments au cours de son développement. Plusieurs espèces de phytobiontes peuvent donc cohabiter à l'intérieur d'un même thalle. Fait étonnant, certains lichens peuvent même venir à en voler à d'autres lichens situés près d'eux.

Ces thalles lichéniens peuvent prendre différentes formes. On trouve les incrustés ou crustacés sur les substrats solides comme les rochers, les arbres ou même les monuments. Ce sont

1997), «Metabolic Interactions at the Mycobiont-Photobiont Interface in Lichens», dans G.C Carroll et P, Source: http://www.encyclopedie-environnement.org/zoom/lichens-organismes-hybrides et R. Honegger udzynski (dir.), Plant Relationships. The Mycota, vol 5. Springer, Berlin, Heidelberg. Modifié par l'auteur. Perte d'eau Absorption passive d'eau et de solutés Cortex supérieur Cortex supérieu Avec substances hydrophiles - Translucide lorsque humide -Opaque lorsque sec Couche algale Cellule algale entourée d'une couche de protéines hydrophobes produisant des sucres (polyols) Médulle du thalle remplie d'air Couche protéique Médulle hydrophobe sécrétée par le champignon Cristaux augmentant l'hydrophobicité Cortex inférieur souvent mélanisé (foncé) Absorption passive d'eau et de solutés Rhizine

Figure 1 : Ultrastructures d'un lichen foliacé en coupe

Substrat/Forme	Incrustés ou crustacés	F olíacés	Fructiculés
Sol			
Roches			
Arbres			
Monuments			

Fiche d'observation de lichens

les microlichens (figure 2). Ils peuvent aussi prendre la forme d'une feuille, les foliacés (figure 3), ou de petits arbres, les fructiculés (figure 4). Seulement le quart des lichens sont différenciés en cette dernière forme à trois dimensions. Ce sont les structures les plus élaborées et les plus complexes du monde des champignons. Les usnées barbues qui pendent des conifères et les magnifiques cladonies qui couvrent les sols forestiers boréaux en sont de dignes représentants. Les lichens foliacés et fructiculés appartiennent au groupe des macrolichens.

Lors de vos prochaines sorties en ville ou en nature, ne manquez pas l'occasion de repérer les lichens et de les classer selon leur morphologie respective et selon les types de substrats sur lesquels ils se déposent (sol, arbres, roches ou monuments). Ce sont des éléments de départ pour les identifier. Faites-vous un petit tableau. Vous remarquerez sans doute que plus un arbre est vieux, plus il supportera une grande communauté de lichens. Comme les plantes dites épiphytes, ils poussent sur un substrat. Contrairement à la croyance populaire, les lichens ne sont donc pas responsables de la mort des arbres vieillissants.

Les partenaires

Dans le grand monde des champignons, un sur cinq est lichénisé. On dénombre près de 20000 espèces de lichens. Les champignons sont des organismes hétérotrophes pour le carbone. Des analyses comparatives de leur ADN montrent qu'ils sont phylogénétiquement plus proches des animaux (hétérotrophes eux aussi) que des végétaux (autotrophes). Afin de subvenir à leurs besoins énergétiques, ils peuvent être soit des décomposeurs (saprophytes), des parasites pathogènes, des champignons mycorhiziens et vivre en association avec des végétaux ou être

Figure 2: Lichen incrusté (Mycoblastus sanguinarioides - Lichen cœur sanguin)





Figure 3 : Lichen foliacé (Lobaria pulmonaria – Lichen pulmonaire)

lichénisés. Ces champignons lichénisés appartiennent surtout à la sous-classe des Ascomycètes (le plus grand groupe de champignons, 40% sont lichénisés). On parle alors d'Ascolichens. Un grand pourcentage de champignons qui forment des lichens sont obligés de le faire. Ils ne peuvent pas vivre sans leur partenaire algal. L'algue quant à elle peut se passer plus facilement du champignon, mais elle est alors limitée dans les habitats qu'elle peut occuper.

Le champignon se présente sous forme d'hyphes. Ce sont de long filaments segmentés et ramifiés qui poussent constamment lorsque les conditions sont bonnes. Dans le thalle, ces hyphes croissent parmi les algues, les gardant en place, les déplaçant à mesure qu'elles se répliquent, et recueillent par diffusion les sucres produits lors de la photosynthèse. Le champignon peut même intervenir en contrôlant le retour glucidique vers les algues et les cyanobactéries de manière à contrôler leur croissance et leur taille. Chez certains lichens crustacés, le champignon possède des structures pénétrantes nommées haustéries qui entrent directement dans la cellule algale. On n'en retrouve pas chez les formes foliacées ni chez les fructiculées. Il n'est cependant pas sûr que les glucides y circulent du phytobionte vers le mycobionte. On n'a pas démontré non plus jusqu'à présent que le champignon transférait au phytobionte des substances en échange des sucres produits. On sait toutefois que la symbiose n'est pas symétrique. Les mycobiontes sont plus engagés dans la symbiose que ne le sont les phytobiontes. Il existe beaucoup de preuves que les tissus fongiques environnants et leurs métabolites secondaires (les acides lichéniques) peuvent aider à protéger l'algue lichénisée de la dessiccation, de l'effet nocif des rayons UV (photoinhibition), des températures extrêmes et de l'herbivorie. Ils assureraient aussi une bonne protection contre les es-

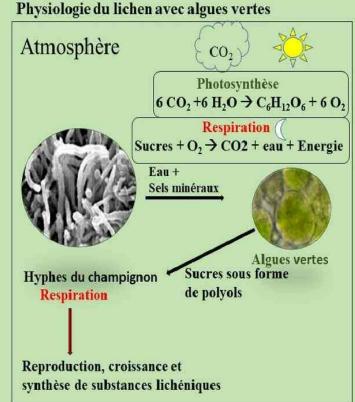


Figure 4 : Lichen fructiculé (Usnea sp. - usnée)

pèces réactives de l'oxygène (les ROS en anglais : reactive species of oxygen), substances oxydantes, délétères, très réactives, produites dans les conditions de stress (dessiccation, forte illumination, basses températures) et lors de la photosynthèse. Le mycobionte produirait donc des substances ayant un effet d'antioxydant pour lui-même et les phytobiontes protégeant l'ensemble contre le stress oxydatif.

Les champignons et les algues doivent s'adapter, au moins dans une certaine mesure, pour être des symbiontes compatibles. C'est un champ de recherche actuel en pleine effervescence grâce entre autres aux nouvelles techniques dites omiques (génomiques, protéomiques, etc.) de la biologie moléculaire.

Le lichen contient des algues vertes et même des cyanobactéries, connues aussi sous le nom d'algues bleu-vert. Contrairement aux algues vertes qui sont des eucaryotes, ce sont des procaryotes, des organismes sans véritable noyau. Ces cyanobactéries, présentes depuis la nuit des temps, sont à l'origine de l'atmosphère oxygénée sur Terre. Elles ont la capacité de faire de la photosynthèse et aussi de fixer l'azote atmosphérique (N₂) en azote ammoniacal (NH₄+), une forme d'azote hautement assimilable par les algues et les végétaux. Une sorte d'usine d'engrais azotée pour les partenaires de la symbiose. Les algues vertes prennent la forme d'unicellules ou de filaments. Il n'y a que quelques centaines d'espèces d'algues qui peuvent prendre part à la symbiose avec le champignon, mais elles sont distribuées dans 40 à 50 genres différents. Les phytobiontes des lichens sont donc assez diversifiés. Cette diversité de phytobiontes peut contribuer aux vastes répartitions géographiques des lichens et aux préférences climatiques de ceux-ci. La diversité algale des lichens est donc plus grande que celle des cham-



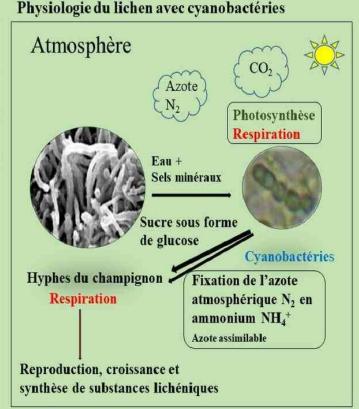


Figure 5: Physiologie des lichens avec algues vertes et cyanobactéries

pignons. On ne connaît pas encore les caractéristiques communes qui permettent à cet ensemble disparate d'algues de former des symbioses. Certains suggèrent que ces algues pourraient être déjà adaptées au stress hydrique et au fort rayonnement solaire. On sait aussi que beaucoup de ces algues sont impliquées dans d'autres symbioses avec des protistes, des plantes ou des animaux. Elles auraient un potentiel présymbiotique.

Le phytobionte n'a pas un accès direct à l'eau et aux nutriments. Il les obtient par un processus de translocation *via* les petites fenestrations des membranes cellulaires du mycobionte qui contrôlent donc le statut hydrique de l'algue. L'algue verte fournit des polyols ou alcools de sucre (figure 5). Les cyanobactéries quant à elles fournissent les sucres sous forme de glucose, qui sont rapidement transformés par le mycobionte en mannitol: un polyol aussi. Puisque la cellule du phytobionte et du mycobionte sont étroitement accolées, les sucres quittent facilement les cellules des phytobiontes vers celles du mycobionte.

Ces sucres confèrent une tolérance à la dessiccation en fournissant une osmolarité, c'est-à-dire une certaine pression à l'intérieur de la cellule, ce qui évite le ratatinement des cellules, protégeant ainsi des dommages aux membranes cellulaires causés par la perte d'eau lors des épisodes quotidiens de dessiccation. Les mycobiontes peuvent perdre jusqu'à 97% de leur eau dans la journée. Ils sont très exposés aux éléments. Les cellules algales n'y échappent pas non plus. C'est le phénomène d'anhydrobiose. Le même phénomène est observé chez les célèbres tardigrades qui sont allés dans l'espace et qui résistent à peu près à tout. Le lichen peut ainsi survivre à des séries de cycles de dessiccation et de réhydratation grâce à cette relation algue-champignon autour de la production de glucides. Ces cycles sont quo-

tidiens lorsque l'eau est au-dessus du point de congélation. L'activité photosynthétique reprend très rapidement, de 5 à 30 minutes dès que le thalle est réhydraté. Henry David Thoreau parlait des jours de lichens dans ses journaux, pour nommer ces journées humides où les lichens étaient très actifs alors que leurs couleurs et textures explosaient littéralement à sa vue lors de ses promenades solitaires en forêt. Les lichens sont toujours éclatants les jours de pluie.

Les hyphes du mycobionte de la couche algale et de la médulle sont recouverts d'une protéine. La bien nommée hydrophobine. Elle repousse l'eau. Cela permet de garder des poches d'air comme dans une feuille et de conserver autant que possible l'eau à l'intérieur des cellules. Ces poches d'air sont aussi essentielles pour assurer les échanges gazeux de la photosynthèse qui nécessitent du CO₂ et rejettent de l'oxygène. Cette protéine enrobante origine au mycobionte et permet ainsi ce contact étroit et indispensable entre le phytobionte et le mycobionte. Elle évite aussi la perte des sucres produits par les phytobiontes.

La tolérance à la dessiccation, véritable succès évolutif, a un coût pour le lichen : sa croissance très lente, soit de 0,1 à 10 mm par année. Cela permet au lichen d'occuper des habitats extrêmes, pauvres en humidité et en ressources. Dans les environnements perturbés (après un feu, une coupe ou très certainement après la fin de la dernière glaciation il y a 12 000 ans), ils permettront la constitution des premiers sols sur lesquels mousses et plantes vasculaires pourront pousser. On n'a qu'à voir ces arbres qui poussent au beau milieu d'un bloc erratique perdu en pleine forêt. Ce n'est qu'un des nombreux rôles que jouent les lichens dans les écosystèmes. Thème fascinant que nous aborderons dans notre prochain article en décembre.