

LE THALLE LICHÉNIQUE

par Robert ENGLER* et Danièle LACOUX**

* 6, chemin neuf, 34600 - CAUSSINIOJOULS. Courriel : robert.engler@wanadoo.fr

** Campescal, 34390 - MONS-LA-TRIVALLE. Courriel : jplacoux@wanadoo.fr

Les lichens sont des organismes placés dans le règne fongique*. Ils résultent de la symbiose d'une algue verte ou d'une cyanobactérie avec un champignon le plus souvent un ascomycète (une symbiose se définit comme la coexistence durable de deux organismes à bénéfice mutuel).

La **symbiose lichénique** donne naissance à un thalle formé par un ensemble de filaments (hyphes) assemblés en faux tissus nommés **plectenchyme****. Le **thalle**, véritable structure de néoformation possède des propriétés physico-chimiques et pharmacologiques tout à fait remarquables, que ne possède aucun des deux partenaires à l'état isolé.

D'autres symbioses sont bien décrites dans le monde vivant, en particulier dans le monde végétal.

Les **mycorhizes** résultent de la symbiose d'une racine d'un arbre ou d'un arbuste et d'un champignon. Les **nodosités** des Légumineuses sont la conséquence d'une infection de la cellule végétale par des bactéroïdes (bactéries de la famille des Rhizobiacées). Dans ces deux cas, il y a bien une coexistence durable des deux partenaires avec bénéfice mutuel.

Pour les mycorhizes, la plante fournit des produits de la photosynthèse au champignon. Il s'agit de glucose, produit au niveau des chloroplastes des cellules végétales qui contiennent des pigments de photoconversion. Le champignon apporte des sels minéraux et de l'eau à la plante, des facteurs de croissance, des antibiotiques, etc.

Pour les nodosités, la symbiose a été bien décrite. Les bactéroïdes endocytosés par la cellule végétale possèdent une nitrogénase, enzyme qui permet la réduction de l'azote atmosphérique en azote ammoniacal utilisable par la cellule végétale. Les cellules végétales qui ne sont pas infectées fourniront des substrats glucidiques dont les produits de dégradation seront consommés par les bactéroïdes des cellules infectées. De plus la cellule infectée synthétise une protéine de la famille des nodulines, capable comme l'hémoglobine de fixer l'oxygène qui servira d'accepteur d'électrons dans la chaîne respiratoire des bactéroïdes (*Notons la grande analogie entre les bactéroïdes et les mitochondries*).

Dans ces deux exemples la définition de symbiose est parfaitement applicable, mais on ne peut pas parler de tissu de néoformation.

Au contraire, un plectenchyme lichénique fonctionne comme le tissu embryonnaire ou néoplasique (cancéreux) **qui synthétise des constituants** (hormones, marqueurs tumoraux) **qu'il peut sécréter et utiliser pour son développement.**

En effet, **le thalle lichénique synthétise des substances nécessaires à la croissance et à la survie du lichen.**

La Symbiose lichénique

Les lichens représentent un exemple, voire un paradigme, d'une symbiose entre une algue ou une cyanobactérie et un champignon. Le partenaire algal est appelé photosymbiote et le partenaire fongique mycosymbiote.

L'algue, constituant du lichen

La majorité des algues contractant une alliance symbiotique avec un champignon sont des algues vertes (Chlorophycées). Parmi celles-ci, les Chlorococcales sont les mieux représentées par le genre *Trebouxia* (60 à 70%) suivi des Trentepohliales avec le genre *Trentepohlia*. Certains lichens tels les *Collema* contiennent comme photosymbiote une cyanobactérie dont le genre *Nostoc* est le plus commun. D'autres lichens comme *Peltigera aptosa* ou *Solorina saccata* possèdent en plus d'une algue verte de petites structures appelées céphalodies contenant une cyanobactérie.

Le champignon, constituant du lichen

D'environ 65 000 d'espèces de champignons connus, quelque 14 000 sont lichénisés, soit environ 20%. Le mycosymbiote est pour 98% des cas un Ascomycète et pour 2% un Basidiomycète ou un Deutéromycète.

Le champignon au cours la symbiose dépossède l'algue de sa capacité de reproduction par voie sexuée. Seule la reproduction par bipartition demeure.

Le mycosymbiote des champignons lichénisés ne se rencontre pas à l'état libre.

La symbiose lichénique présente trois aspects : anatomique, biochimique et moléculaire

1. Symbiose anatomique

Des études en microscopie électronique permettent de visualiser les relations morphologiques existant entre le mycosymbiote et le photosymbiote. Les contacts sont réalisés par des suçoirs appelés **haustoria**. Ces haustoria sont des excroissances d'hyphes entrant en contact avec la cellule algale. À l'interface entre le champignon et l'algue, des protéines d'adhésion ont été mises en évidence et isolées, des lectines (protéines d'adhésion se fixant sur des motifs glucidiques) se trouvent chez les *Peltigera*. D'autres protéines d'adhésion, reconnaissant des motifs non glucidiques, se rencontrent chez *Xanthoria parietina*.

C'est à ce niveau que les substances chimiques s'échangent entre les deux partenaires. Le photosymbiote par photosynthèse fournit au mycosymbiote du glucose s'il s'agit d'une cyanobactérie (ne possédant pas de chloroplastes mais des pigments de chlorophylle a) et des polyols s'il s'agit d'algues vertes, possédant des chloroplastes. En plus les cyanobactéries sont capables d'assimiler l'azote atmosphérique et de le céder au champignon sous forme d'ammoniaque.

Le photosymbiote synthétise de la vitamine B nécessaire au champignon.

Les hyphes du champignon captent l'eau et les sels minéraux et les transfèrent à l'algue.

2. Symbiose biochimique

Grâce à son pigment chlorophyllien, à partir du gaz carbonique de l'atmosphère, par photosynthèse le photosymbiote synthétise soit du glucose soit des polyols (sorbitol, ribitol, érythrol). Cédées au mycosymbiote, ces molécules seront très rapidement métabolisées en

mannitol et arabitol. Ces deux polyols en raison de leur structure chimique et de la pression osmotique élevée qu'ils assurent dans les cellules jouent un rôle fondamental dans l'intégrité du thalle lors de dessiccations.

Toujours à partir du glucose et des polyols, le mycosymbiote synthétise des constituants spécifiques des lichens appelés substances lichéniques que nous décrirons par la suite.

3. Symbiose moléculaire

Expérimentalement, il est possible de dissocier chez un lichen l'algue du champignon. Mis en culture dans des conditions très précises, seule l'algue peut se développer facilement, contrairement au champignon dont la culture est délicate et ne produit pas la forme caractéristique du lichen correspondant. Par contre, si après la dissociation, on réassocie algue et champignon, toujours dans des conditions de culture précises, un nouveau thalle lichénique se développe.

Il a été démontré que l'algue n'intervenait pas sur l'expression du chémotype inscrit dans le génome du champignon. Le champignon seul contient l'information génétique dont il a besoin pour créer les caractéristiques du lichen, mais il lui est impossible de le réaliser sans le concours de l'algue. L'algue ou la cyanobactérie envoie un message qui permet l'expression des gènes fongiques.

Ce message est actuellement inconnu.

Le Thalle lichénique

1 Structure

Deux structures sont classiquement reconnues : homéomère et hétéromère.

Chez les thalles à structure homéomère, par exemple chez de nombreux cyanolichens, le photosymbiote est uniformément réparti dans la totalité de l'épaisseur du thalle. Chez les thalles à structure hétéromère, le photosymbiote constitue une zone bien délimitée entre deux couches de mycosymbiote. Dans la plupart des cas, les couches, superposées, sont horizontales et la structure dite stratifiée où l'on distingue :

- un cortex supérieur (hyphes très serrées),
- une couche algale formée d'hyphes entourant des cellules de l'algue,
- une médulle à hyphes généralement lâches,
- un cortex inférieur, à hyphes serrées (ou bien un hypothalle).

Chez la plupart des lichens fruticuleux les couches sont concentriques et la structure dite radiée (mêmes couches que précédemment sauf que le cortex inférieur manque ou est remplacé par un cordon axial par exemple chez les *Usnea*).

Il y a 7 catégories de thalles :

- crustacés, en forme de croûte généralement très adhérentes au substrat,
- squamuleux, constitués de petites écailles,
- foliacés en forme de feuilles,
- fruticuleux, en lanières ou en tiges,
- complexes ou composites formés de deux thalles (primaire et secondaire),
- squamuleux, constitués de petites écailles,
- gélatineux, noirs et cassants à l'état sec, mous et gélatineux à l'état humide,
- lépreux, pulvérulents, formés de minuscules granules.

2. Substances lichéniques

Nature

Les substances lichéniques encore appelées acides lichéniques, synthétisées par le mycosymbiote sous l'impulsion du photosymbiote sont des composés extra-cellulaires, localisés essentiellement dans la médulle et le cortex. Ces composés sont hydrophobes et possèdent dans leur structure chimique en général un noyau aromatique. *Leur synthèse est réalisée à partir de l'acétyl CoA produit de dégradation de l'acide pyruvique, lui-même terme ultime de la glycolyse.*

Les principaux constituants sont de depsides, des acides usniques et des chromophores du type xanthone ou anthraquinone. La voie de l'acide mévalonique donne naissance à des terpènes, à des stéroïdes et à des caroténoïdes. À partir de la voie des pentoses phosphates a lieu la synthèse de l'acide shikimique.

Rôles

- Contribution au maintien de l'équilibre hydrique du thalle en limitant l'évaporation de l'eau.
- Conversion dans le cortex de radiations lumineuses en longueurs d'onde utilisables pour la photosynthèse.
- Protection par le cortex de l'algue d'un ensoleillement trop fort.
- Chélation des métaux lourds comme le plomb et des produits radioactifs comme le césium 137.
- Possession d'importantes propriétés pharmacologiques (anti-inflammatoires, antibiotiques, antitumorales) dont l'intérêt scientifique et médical est d'un grand avenir.

Utilisations.

En dehors de l'utilisation par les lichénologues de réactifs d'identification des lichens (identification due à la réaction de substances lichéniques avec les réactifs), les lichens sont utilisés en parfumerie comme fixateur de parfum, en teinturerie, en décoration.

Les lichens sont une importante source alimentaire pour les animaux du grand Nord (caribous, élans, etc.). Les Lapons en tirent une farine pour la pâtisserie. Quant aux japonais, ils sont friands de tripes de roches !

La dégradation, voire la disparition, de certains lichens est un indice important pour la détection d'une pollution atmosphérique. Les lichens comme bio-indicateurs sont utilisés pour définir des zones de pollution.

Notons également que les lichens surtout foliacés et fruticuleux représentent un biotope pour une microfaune.

3 Croissance

Les lichens poussent très lentement, en moyenne 1 mm par an pour les lichens crustacés. La lenteur de la croissance du thalle est attribuée à une faible teneur en chlorophylle et à une activité photosynthétique faible. Le rendement photosynthétique de la croissance de l'algue lichénisée est 5 à 10 fois inférieur à celui observé lorsque l'algue vit librement.

Le mycosymbiote diminue quantitativement la photosynthèse du photosymbiote.

De même le champignon à croissance lente arrive à freiner la croissance de l'algue plus rapide et ceci toute la durée de la vie du thalle.

Les mécanismes d'action ne sont que partiellement connus.

La croissance des lichens est assurée par des divisions mitotiques des cellules algales et la croissance apicale des hyphes fongiques au sein même du thalle.

4 Reproduction

La reproduction des lichens permet à ces derniers de coloniser de nouveaux substrats. Il existe deux modes de reproduction.

Reproduction végétative

Par dissémination du complexe lichénique

Des structures organisées contenant l'algue et le champignon se forment au niveau du thalle : les soralies et les isidies.

Les soralies, qui proviennent d'un déchirement du thalle, produisent des granules appelés sorédies (contenant algue et champignon) qui peuvent être disséminés par le vent, la pluie, les insectes, les animaux, l'homme. Si les conditions sont favorables ces sorédies reformeront un nouveau thalle.

Les isidies sont de petits bourgeons émis par le thalle, contenant algue et champignon. Les isidies se rompent aisément et sont disséminables, quoique moins facilement que les sorédies ; en outre, elles augmentent de manière souvent significative la surface photosynthétisante du thalle.

Par dissémination du mycosymbiote

D'autres éléments de reproduction végétative sont exclusivement fongiques, par exemple les thallospores des *Umbilicaria*, formées de une à plusieurs cellules qui après germination et rencontre avec une algue donneront un thalle lichénique.

Reproduction sexuée par production de spores par le champignon

La reproduction sexuée des lichens est complexe et aboutit à la formation de spores après une méiose dans des organes nommés ascomes, en forme de coupe (**apothécies**), en forme de petits bâtonnets ressemblant à des caractères d'écriture chinoise (**lirelles**) ou en forme de petites sphères ou poires enfoncées dans le thalle (**périthèces**).

Dans les cas les plus complets la reproduction est semblable à celle des champignons ascomycètes non lichénisés. L'appareil reproducteur mâle est constitué par des spermogonies (organes le plus souvent en forme de minuscules sphères ou poires) produisant des gamètes mâles ou spermaties (dépourvus de flagelle). L'appareil reproducteur femelle, nommé appareil ascogonial, de forme filamenteuse, contient un gamète femelle, l'ascogone, surmonté d'une cellule allongée, le trichogyne. La spermatie se fixe sur le trichogyne, son noyau se déplace jusqu'à l'ascogone et le féconde, mais sans qu'il y ait fusion des deux noyaux. L'ascogone, devenu diploïde (2n chromosomes), donne naissance à des filaments formés de cellules également à deux noyaux (dicaryons) et contribue à la genèse des ascomes. Dans ceux-ci, la fusion des deux noyaux d'une cellule, produit la cellule à l'origine de l'asque dans lequel se déroule une méiose donnant naissance à 4 noyaux à n chromosomes. La méiose est suivie dans la majorité des cas d'une mitose conduisant à 8 noyaux haploïdes. Ces noyaux à n chromosomes évoluent en spores. Les spores sont libérées des asques dans le milieu et doivent rencontrer une algue libre pour édifier un nouveau thalle lichénique.

Mais bien souvent il ya régression de la sexualité chez les lichens : la formation des ascomes peut se produire sans fécondation ou même ne pas se produire du tout, la reproduction est seulement végétative. Les spermaties peuvent perdre leur rôle de gamètes et devenir des cellules de multiplication végétative nommée alors conidies les spermogonies correspondantes étant appelés conidiomes, dont les pycnides sont le représentant le plus connu). Par simple mitose, les conidies formeront des hyphes qui par rencontre de cellules algales donneront un thalle lichénique.

L'algue à l'intérieur du thalle lichénique est dépourvue de reproduction sexuée, ne pouvant se reproduire que par bipartition. L'algue rencontrée dans les lichens peut se reproduire à l'état libre.

Conclusion :

L'atmosphère primitive de la planète Terre ne possédait pas d'oxygène. Les principales molécules présentes dans l'atmosphère étaient l'eau, l'anhydride sulfureux, le gaz carbonique, l'azote.

L'apparition il y a 3 milliards d'années chez les cyanobactéries d'un système photosynthétique capable par photolyse de libérer l'oxygène de l'eau fut la plus grande révolution écologique de tous les temps.

Toutes les bactéries primitivement anaérobies ont dû s'adapter face à cet agresseur, l'oxygène, certaines d'entre elles vont trouver le moyen de résister en développant le mécanisme de la respiration (production d'énergie en présence d'oxygène).

L'oxygène dans un premier temps a été capté par des substrats inertes comme le fer à l'état ferreux (qui s'est transformé en fer à l'état ferrique). Puis l'oxygène s'est dégagé progressivement dans l'atmosphère, et vers - 600 millions d'années (un peu avant l'ère primaire), sa concentration a été suffisante pour permettre la formation de la couche protectrice d'ozone qui filtre les rayons UV, les conditions étaient réalisées pour permettre la conquête du milieu aérien.

Dès la fin du Précambrien, des croûtes de procaryotes ont commencé à coloniser les terres émergées ; ces cyanobactéries sont en effet capables de résister à des conditions extrêmes, elles possèdent de nombreux atouts : résistance à la dessiccation, double autotrophie vis-à-vis du carbone mais aussi de l'azote, capacité de différencier des formes de résistances, possibilité de se développer en milieu carencé grâce à leurs gènes alternatifs...

Nous ne connaissons pas les modalités de conquête du milieu aérien par les êtres vivants, mais il est fortement probable que les premières formes vivantes qui ont réussi à s'installer sur le continent étaient des associations symbiotiques parmi lesquelles la symbiose lichénique a certainement joué un rôle non négligeable.

Les lichens pionniers, colonisent les substrats vierges, favorisent leur dégradation, retiennent l'humidité, les sels minéraux, la conquête des continents va pouvoir réellement débiter.

D'une manière générale, la symbiose a joué un rôle déterminant dans l'évolution des espèces :

- l'endosymbiose des cyanobactéries a conduit aux chloroplastes.
- l'endosymbiose des bactéries aérobies a conduit aux mitochondries.
- des phénomènes d'endosymbiose ont permis la réalisation de la cellule eucaryote.

La symbiose lichénique a eu un rôle créateur au niveau écologique. En colonisant de nouveaux milieux le thalle lichénique a créé de nouvelles niches pour de nombreux organismes.

Assemblant des matériels génétiques d'organismes différents (algue et champignon), la symbiose lichénique par la création du thalle lichénique constitue une innovation dans l'évolution au même titre que les mutations.

« Le lichen n'est pas une algue et un champignon, mais une véritable unité nouvelle, un être nouveau » (DES ABBAYES).

Bibliographie

AHMADJIAN, V., 1993 The lichen symbiosis. New York, John Wiley and Sons.

DES ABBAYES, H., 1951. Traité de lichénologie Paris, Le chevalier.

GAVÉRIAUX, J-P., 2006. Les lichens et l'évolution de la classification des êtres vivants. Bull. Ass. Fr. Lichénologie, 31(2) 65-74

HONEGGER, R. 1991 Functional aspects of the lichen symbiosis. Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 42: 553-578.

HUNECK, S., 1999. The significance of lichens and their metabolites. Naturwissenschaften 86: 559-570

LAWREY, J.D 1986. Biological role of lichen substances
The Bryologist 89 (2), 111-122

LECOINTRE, G., et LE GUYARDER, H., 2001 Classification phylogénétique du vivant.
Paris, Belin

SELOSSE, M-A., 2005 La Symbiose *Structures et fonctions, rôle écologique et évolutif*
Paris, Vuibert

VAN HALUWYN, C. et LEROND, M. 1993 Guide des Lichens Paris, Lechevalier.

**Les études phylogénétiques actuelles montrent que les Eucaryotes contiennent 8 lignées indépendantes, et parmi celles-ci les OPISTHOCHONTES dans lesquels sont placés les lichens.*

*** Plectenchyme : désigne chez les champignons les assemblages d'hyphes simulant des tissus végétaux. Ces assemblages sont toutefois des faux tissus, toutes les hyphes étant à croissance apicale. Dans un vrai tissu (trouvé chez les végétaux) la croissance est due au fonctionnement d'une assise génératrice.
(Lexique de J.P. GAVÉRIAUX)*

Remerciements à Jean-Pierre GAVÉRIAUX pour avoir apporté à cet article quelques précisions supplémentaires.

Remerciements à Claude ROUX pour la pertinence de ses corrections et pour sa contribution à la rédaction du chapitre « Reproduction ».