

Lichens forestiers de Wallonie : Introduction et aide à la reconnaissance de dix espèces indicatrices

1 Qu'est-ce qu'un lichen ?

La définition d'un lichen reste un sujet difficile. La définition la plus commode est celle qui consiste à reconnaître un lichen comme une entité morphologique et physiologique autonome, composée d'au moins un champignon (appelé le mycobionte) et d'au moins un partenaire photosynthétique, c'est-à-dire capable de fixer le dioxyde de carbone grâce à la lumière, et dès lors souvent qualifié d'algal (appelé le photobionte). Si la dualité de tout lichen est maintenant bien connue, on ignore souvent que des cas sont connus où un champignon est associé à deux photobiontes, ou encore où un champignon croît sur d'autres lichens dont il détourne le photobionte pour se lichéniser avec lui, aux dépens du «thalle d'origine». Cette situation d'un champignon colonisateur du thalle d'un lichen présente une large variation, allant du cas où l'envahisseur est toléré par le lichen colonisé, sans qu'aucun dommage apparent soit commis, jusqu'au cas où l'envahisseur, après s'être lichénisé au départ du photobionte de son hôte, finit par le détruire entièrement.

La définition d'un lichen est donc d'abord pratique et n'a guère de sens en terme de biologie de l'évolution. Ainsi, un lichen comme *Peltigera leucophlebia*, présent en Wallonie (mais peut-être disparu), n'est pas moins qu'une association stable et facile à reconnaître, impliquant des êtres appartenant à trois règnes du monde vivant, en l'occurrence un champignon ascomycète, une algue verte et une cyanobactérie (bactérie capable de photosynthèse).

De nombreuses situations intermédiaires où une algue et un champignon vivent assurément ensemble ne peuvent être tranchées qu'en décidant que les lichens sont les associations où le champignon est «en dehors» et contient donc morphologiquement son partenaire photosynthétique. La définition classique d'un lichen (au moins un champignon et un partenaire photosynthétique formant une entité autonome) est donc utilement complétée par une norme anatomique, réduisant le champ couvert par le terme «lichen» aux cas où un champignon emballe son partenaire photosynthétique.

Ce qu'il convient en définitive de nommer un «mode» de vie a connu un vif succès à la surface de la terre, puisque pas moins de 13.500 espèces de lichens sont reconnues aujourd'hui.

2 Les champignons et les algues constitutifs des lichens

Le champignon d'un lichen (le mycobionte) constitue, dans pratiquement tous les genres présents dans nos contrées, le partenaire dominant de la symbiose, et c'est donc lui qui organise celle-ci. Il constitue un réseau d'hyphes, filaments généralement blanchâtres, dont l'ensemble forme la médulle et qui contient le partenaire algal (le photobionte). C'est également lui qui organise éventuellement un cortex, tissu généralement plus compact, qui, s'il est présent, forme la limite avec l'environnement extérieur (Fig. 1).

Le champignon est quasi toujours un ascomycète: sa reproduction sexuée, si elle a lieu, se fait dans des asques, sorte d'outres à l'intérieur desquelles les spores sont produites. Par des mécanismes parfois très complexes, la paroi des asques s'ouvre à leur sommet, laissant ainsi s'échapper les spores qu'elles contiennent. Les organes à l'intérieur desquels les asques se développent sont les ascocarpes. Selon leur forme générale et leur mode de développement, différents types sont reconnus: ils sont brièvement évoqués plus loin. Quelques espèces sont des

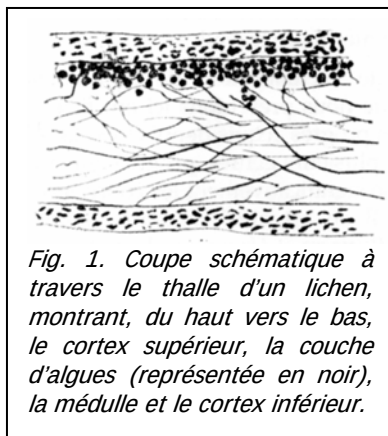


Fig. 1. Coupe schématique à travers le thalle d'un lichen, montrant, du haut vers le bas, le cortex supérieur, la couche d'algues (représentée en noir), la médulle et le cortex inférieur.

basidiomycètes et leur reproduction sexuée se fait donc par des basides; les spores sont ici produites à l'extrémité de petits appendices (les stérigmates) desquels elles se détachent pour être dispersées. Rappelons que tant les ascomycètes et que surtout les basidiomycètes comprennent de nombreux genres et espèces non lichénisés, c'est-à-dire dont le développement et la reproduction ne font pas intervenir un partenaire algal. Pour les premiers, citons simplement comme exemples les pézizes et les morilles, et pour les seconds, tous les champignons «à chapeau» (agarics, russules, lactaires, bolets, etc.) et les polypores.

Le nom que l'on attribue à un lichen est toujours celui du champignon dominant. Un lichen foliacé bien connu, croissant sur les troncs, les branches et les rochers est *Parmelia saxatilis*; ce nom ne concerne en fait que le champignon dominant organisant la morphologie bien caractéristique de cette espèce. Le partenaire algal dispose de son nom propre (il s'agit en l'occurrence d'une algue verte du genre *Trebouxia*), ainsi d'ailleurs que tout autre champignon qui pourrait envahir ou parasiter le thalle de cette espèce.

Le partenaire algal, ou photobionte, (Fig. 2) est donc celui qui dispose de la capacité de photosynthèse, et donc d'utiliser l'énergie solaire pour fabriquer des sucres au départ d'eau et de CO₂.

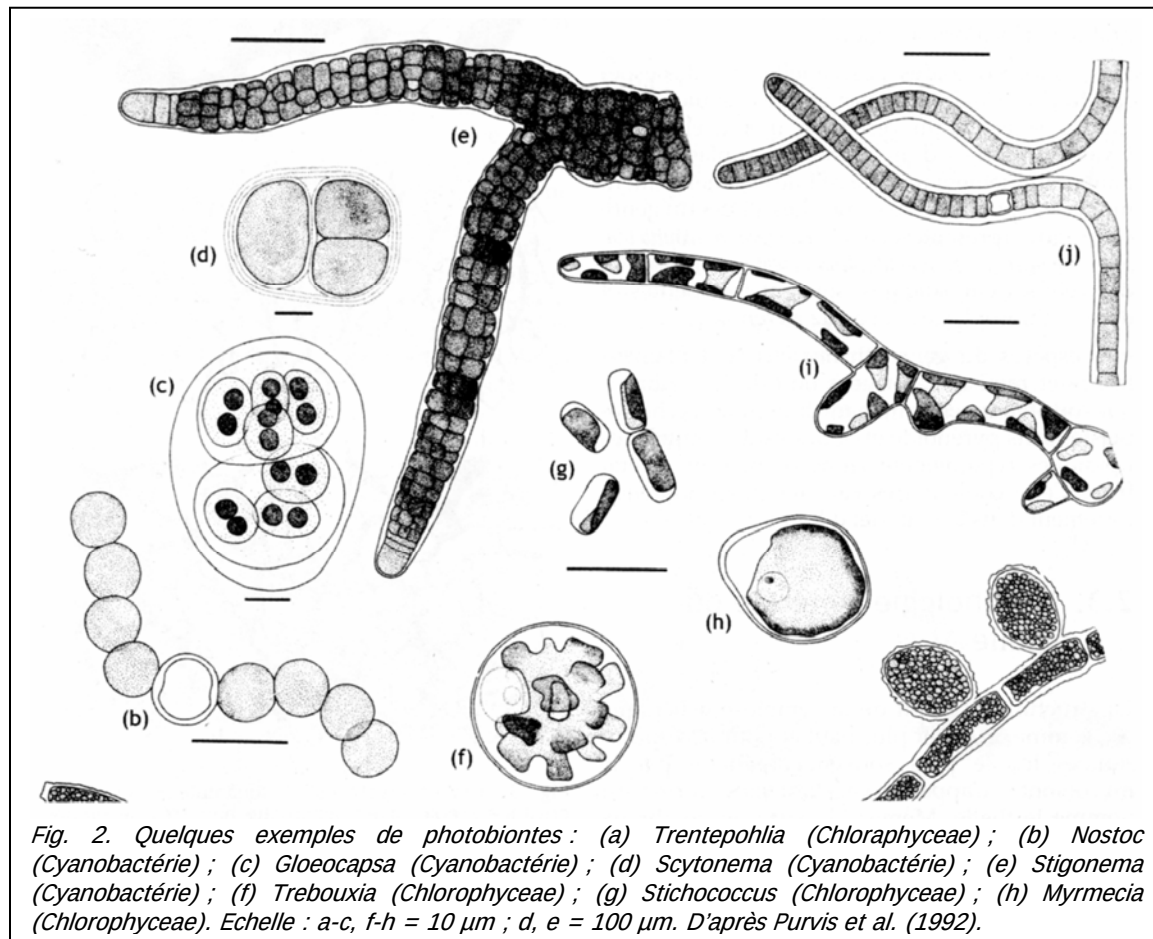


Fig. 2. Quelques exemples de photobiontes : (a) *Trentepohlia* (Chlorophyceae) ; (b) *Nostoc* (Cyanobactérie) ; (c) *Gloeocapsa* (Cyanobactérie) ; (d) *Scytonema* (Cyanobactérie) ; (e) *Stigonema* (Cyanobactérie) ; (f) *Trebouxia* (Chlorophyceae) ; (g) *Stichococcus* (Chlorophyceae) ; (h) *Myrmecia* (Chlorophyceae). Echelle : a-c, f-h = 10 µm ; d, e = 100 µm. D'après Purvis et al. (1992).

Le partenaire photosynthétique peut en fait être une bactérie photosynthétique, à savoir une cyanobactérie (précédemment assimilée à des algues et alors nommée algue bleue; mais on sait aujourd'hui que ces organismes sont bien des procaryotes et appartiennent au groupe très diversifié des bactéries au sens large); plus souvent c'est une algue verte (les Chlorophycées).

Les cyanobactéries et algues qui forment les partenaires photosynthétiques des lichens sont pratiquement toutes connues à l'état libre et peuvent donc croître et se reproduire sans être associées

à un champignon. Leur incorporation dans une symbiose lichénique les modifie généralement de façon assez radicale.

3 Morphologie générale du thalle

L'organisme résultant de la symbiose lichénique est le plus souvent organisée par le mycobionte. L'appareil végétatif ainsi formé est nommé le thalle. Même s'il existe de nombreux cas intermédiaires, il est facile de distinguer quelques grands types morphologiques. Ils sont présentés ci-après.

Le type filamenteux est un cas rare, où le thalle est constitué de filaments, généralement très foncés, non gélatineux et entièrement organisés autour de filaments d'une algue verte, riche en caroténoïdes et dès lors de teinte jaune-orange.

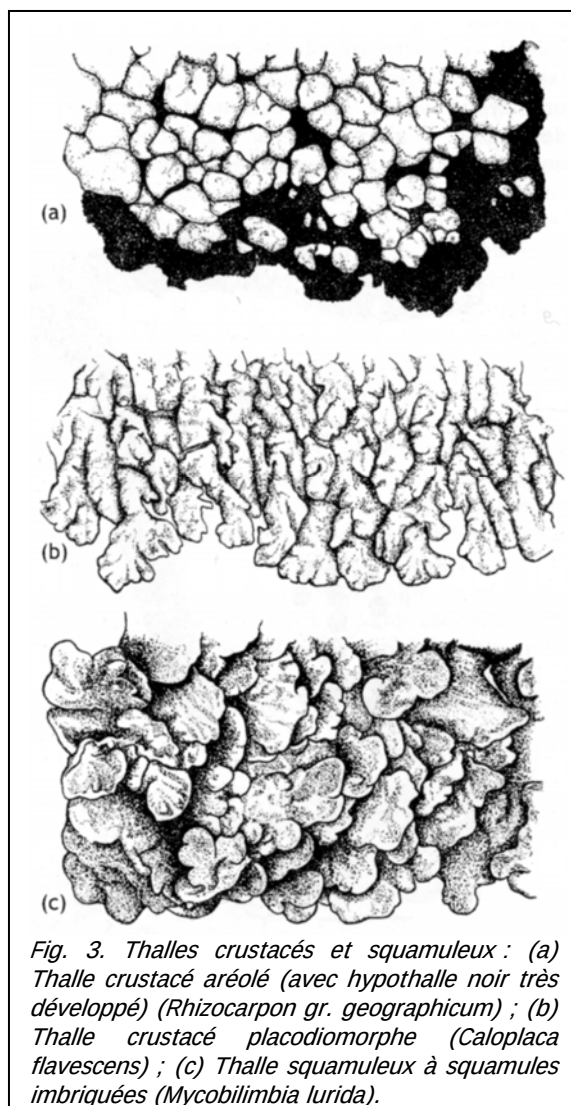


Fig. 3. Thalles crustacés et squamuleux : (a) Thalle crustacé aréolé (avec hypothalle noir très développé) (*Rhizocarpon* gr. *geographicum*) ; (b) Thalle crustacé placodiomorphe (*Caloplaca flavescentis*) ; (c) Thalle squamuleux à squamules imbriquées (*Mycobilimbia lurida*).

Le type crustacé (Fig. 3a) est de loin le plus répandu et correspond à des croûtes que le lichen forme sur son substrat. Ces croûtes peuvent en effet être difficilement séparées de celui-ci sans être endommagées. Elles peuvent être bien délimitées à la périphérie ou non, et être distinctement lobées (thalle placodiomorphe); leur surface peut être continue, fendillée ou nettement fragmentée en petites aréoles. La distinction avec le type squamuleux relève parfois d'une appréciation subjective.

Une variante particulière du type crustacé est le thalle lépreux, où la croûte est entièrement formée de petits granules farineux, sans cortex et sans forte cohérence; le thalle forme ainsi une «lèpre» sur son substrat. Les thalles lépreux sont caractéristiques des habitats abrités des pluies (p. ex. surplombs rocheux et crevasses des écorces); ils peuvent être très colorés.

Le type squamuleux (Fig. 3c) est incontestablement intermédiaire entre le type crustacé et le type foliacé. Les thalles appartenant à ce type morphologique sont composés d'écailles ou de squamules, fréquemment fortement imbriquées, et adhérant fortement au substrat, au moins en partie. Lorsqu'un thalle formé de squamules est fixé à son substrat par une seule zone centrale, le thalle est dit pelté.

Le type placodiomorphe (Fig. 3b), déjà cité, est un autre intermédiaire entre le type crustacé et le type foliacé, en ce sens que le thalle est très fortement adhérent au substrat, mais, à l'inverse du type squamuleux, il n'est pas typiquement formé

d'écailles ou de squamules, mais est distinctement lobé à la périphérie.

Chez le type foliacé, les thalles sont en forme de lame foliacée, à structure typiquement dorsiventrale, plus ou moins lobée ou divisée, et se séparant généralement sans trop de dommages de leur substrat. La fixation au substrat peut ne pas faire appel à des organes particuliers ou se faire par des «fausses racines», filaments lâches ou denses d'adhésion dispersés à la face inférieure du thalle et

appelés rhizines; plus rarement, elle se fait par un seul point central, auquel cas le thalle est dit ombiliqué. Les thalles foliacés lichénisés avec des cyanobactéries, en particulier avec des *Nostoc*, deviennent souvent gélatineux à l'état humide (p. ex. chez les *Collema* et les *Leptogium*), mais ce n'est pas toujours le cas (p. ex. les *Peltigera*).

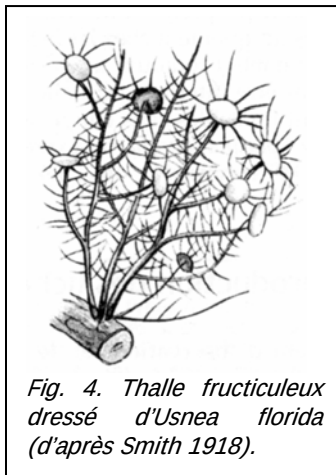


Fig. 4. Thalle fruticuleux dressé d'*Usnea florida* (d'après Smith 1918).

Le type fruticuleux (Fig. 4) concerne les thalles formés de petites branches ou cylindres, éventuellement aplatis mais généralement de symétrie typiquement radiaire. Ces thalles peuvent former de petits buissons, dressés ou pendants: c'est le cas chez les genres *Bryoria*, *Ramalina* et *Usnea*, représentatifs des thalles du type fruticuleux.

Deux cas particuliers doivent être évoqués:

- ❖ le thalle des *Cladonia* (Fig. 5) combine le type foliacé ou squamuleux, au moins transitoirement, sous la forme de petites squamules, et le type fruticuleux, sous la forme de petites branches dressées, creuses, ramifiées ou non, et parfois de forme très caractéristique. En fait, le thalle est constitué de petites squamules formant le thalle dit primaire, tandis que les petites branches dressées, appelées podétions,

sont en fait une partie des ascocarpes (le stipe), lesquelles n'apparaîtront d'ailleurs que rarement chez certaines espèces. De tels thalles sont également qualifiés de stratifiés-radiés. Ils présentent une très grande variation, qui sert de base à la systématique du genre; l'une mérite d'être mentionnée ici, en l'occurrence la forme évasée ou en trompette que développe l'extrémité de certains podétions, alors appelés podétions scyphifères ou scyphes.

- ❖ le thalle des *Stereocaulon* est également formé de squamules (de symétrie dorsiventrale ou radiaire) réparties sur des petites branches dressées, pleines et souvent ramifiées. A l'inverse des *Cladonia*, ces dernières ne constituent pas une partie des ascocarpes. Les branches dressées sont nommées pseudopodétions, tandis que les squamules sont des phylloclades.

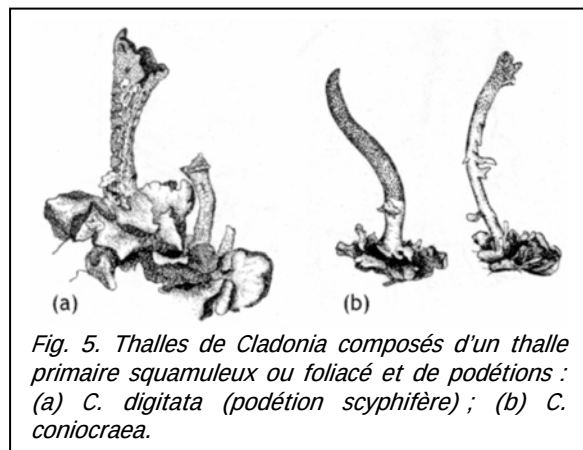


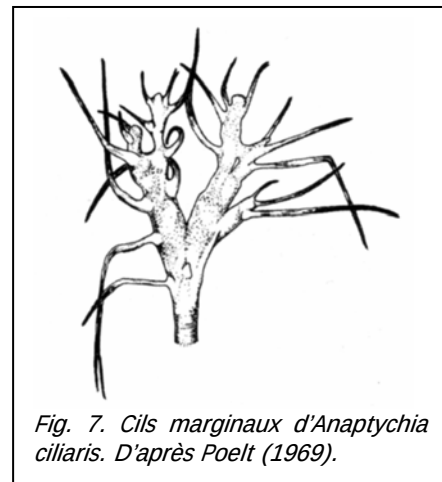
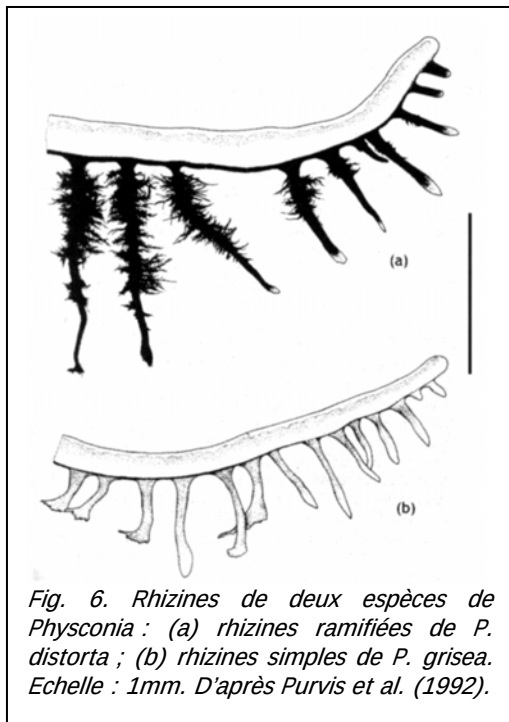
Fig. 5. Thalles de *Cladonia* composés d'un thalle primaire squamuleux ou foliacé et de podétions : (a) *C. digitata* (podétion scyphifère); (b) *C. coniocraea*.

4 Organes particuliers

4.1 Rhizines et cils

Les rhizines (Fig. 6) sont des manchons ou des faisceaux plus ou moins compacts d'hyphes qui assurent l'adhésion du thalle à son substrat, cela quasi exclusivement chez les thalles foliacés. Par définition donc, les rhizines sont localisées à la face inférieure du thalle. Elles peuvent être simples ou ramifiées, de différentes couleurs et leur localisation n'empêche pas nécessairement, lorsqu'elles sont longues et abondantes, qu'elles puissent déborder latéralement du thalle.

Les cils (Fig. 7) ont à peu près la même structure que les rhizines, mais ne servent pas à l'adhésion du thalle au substrat. Ils peuvent être présents à la marge du thalle ou des ascocarpes.



4.2 Poils et pruine

Des hyphes $\pm$ libres et fines, parfois incurvées, peuvent se développer à la surface d'un thalle; elles sont habituellement qualifiées de poils et leur ensemble forme un tomentum. La surface du thalle peut être parsemée, parfois localement, de petits amas de cristaux blanchâtres et luisants (oxalate de calcium); on parle dans ce cas de pruine.

4.3 Cyphelle et pseudocyphelles

Les cyphelles sont des dépressions de contour généralement arrondi, assez profondes et à cavité de couleur claire, que l'on observe à la face inférieure des thalles du genre *Sticta*; elles ne sont pas sans évoquer de petits cratères et sont diagnostiques de ce genre. Les cyphelles sont typiquement cortiquées.

Les pseudocyphelles, par contre, sont des interruptions du cortex qui laissent entrevoir la médulle sous-jacente. Elles peuvent être ténues ou bien distinctes, et peuvent adopter des formes diverses: punctiformes, allongées ou linéaires, ou en réseau.

4.4 Céphalodies

Les céphalodies sont des formations organisées par le mycobionte du lichen, mais qui contiennent un photobionte différent de celui qui domine le thalle proprement dit. Les céphalodies sont connues uniquement chez les lichens à algue verte et contiennent toujours une cyanobactérie. Elles peuvent être internes au thalle (et dès lors pratiquement invisibles sans coupe anatomique) comme chez *Solorina saccata*, ou externes comme chez *Peltigera leucophlebia* ou chez les *Stereocaulon*.

5 Reproduction des lichens

Sujet fascinant d'observations et de recherches, la reproduction des lichens met en jeu parfois des mécanismes très particuliers. En effet, si les deux partenaires de la symbiose ne se dispersent pas ensemble, ils doivent obligatoirement se « retrouver » pour reconstituer le lichen. Or, s'il est à peu près certain que toutes les algues et cyanobactéries que l'on rencontre dans les lichens se développent

bien à l'état libre, il n'en est pas de même pour le mycobionte. Celui-ci, pour se développer et *a fortiori* pour se reproduire et se disperser, doit obligatoirement s'associer avec un photobionte.

En tout cas, pour toutes les espèces de notre territoire, il est certain qu'aucun mécanisme de reproduction et de dispersion du partenaire algal à l'intérieur du thalle n'existe. Par contre, soit les deux partenaires peuvent être dispersés ensemble au travers de mécanismes végétatifs, soit le mycobionte peut se reproduire et se disperser seul, ce qui implique ou non un mécanisme sexuel.

5.1 Reproduction végétative

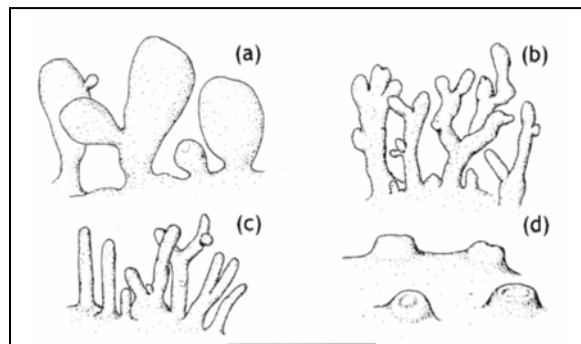


Fig. 8. (a-c) Différents types d'isidies chez les espèces de *Melanelia* : (a) isidies spatulées à claviformes de *M. exasperatula* ; (b) isidies cylindriques à coralloïdes de *M. elegantula* ; (c) isidies cylindriques, simples ou ramifiées de *M. fuliginosa* subsp. *glabratula* ; (d) papilles verruqueuses de *M. exasperata*. Echelle : 0.5 mm. D'après Wirth (1995).

La reproduction végétative du lichen peut se faire par simple fragmentation du thalle, à la suite notamment de contraintes mécaniques (arrachement par le vent, piétinement par des animaux, etc.). De nombreuses espèces terricoles se dispersent incontestablement de la sorte.

Chez beaucoup d'espèces — et c'est, pour certaines d'entre elles, le seul mécanisme de reproduction connu —, les deux partenaires organisent à cette fin des organes végétatifs. Ce sont les isidies ou les soralies (celles-ci produisant des sorédies).

Les isidies (Fig. 8) sont, par définition, de petites protubérances cortiquées formées à la surface du thalle et qui peuvent s'en détacher. Les deux partenaires sont présents à l'intérieur de telles protubérances. La forme adoptée est très variée et constitue un critère précieux en taxonomie: on reconnaît les isidies cylindriques, claviformes à spatulées, squamiformes, pastilliformes, coralloïdes, etc.

Il n'est pas toujours aisé de distinguer les isidies des petits tubercules ou papilles qui peuvent être présents. La distinction n'est en fait que fonctionnelle, puisque par définition, les isidies sont des organes de reproduction végétative qui se détachent, tandis que les tubercules et papilles ne le sont pas.

Les soralies (Fig. 9) sont des petites masses farineuses ou granuleuses, elles-mêmes constituées de petits amas comprenant quelques cellules algales entourées d'hyphes. Ces petits amas sont souvent facilement individualisés sous la loupe. Les soralies se forment à la suite d'interruptions du cortex, permettant ainsi à la médulle d'organiser ces organes constitués des deux partenaires de la symbiose et qui peuvent ainsi se disperser. Le terme de soralie désigne l'ensemble de la structure, tandis que celui de sorédie correspond aux petits amas qui sont autant de diaspores.

Les soralies peuvent être diffuses, c'est-à-dire qu'elles peuvent apparaître un peu partout sur le thalle, ou bien délimitées. Elles sont dites laminales lorsqu'elles se développent sur le thalle, marginales lorsqu'elles sont formées à sa marge et terminales lorsqu'elles se localisent à l'extrémité des lobes, des

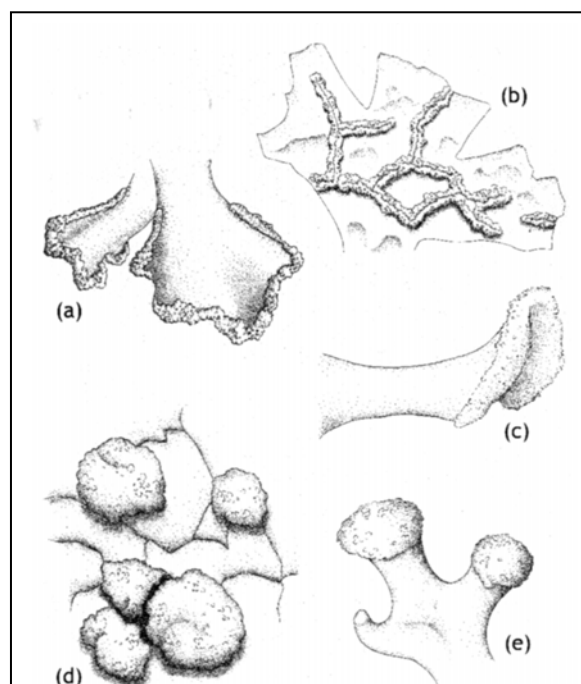
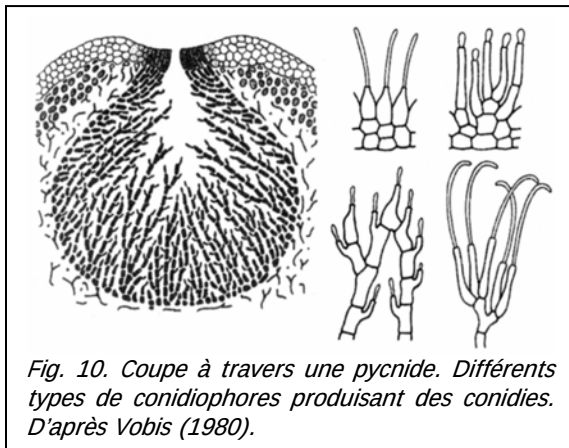


Fig. 9. Différents types de soralies (semi-schématique) : (a) soralies marginales ; (b) soralies laminales linéaires ; (c) soralies labriformes ; (d) soralies laminales capitiformes ; (e) soralies terminales capitiformes. D'après Wirth (1995).

branches ou des podétions. Si elles adoptent la forme d'une petite tête arrondie, elles sont appelées capitiformes, et si la forme est celle d'une lèvre recourbée vers le haut, elles sont nommées labriformes.

Notons enfin que des isidies peuvent se fragmenter et se résoudre en sorédies; on parle alors d'isidies soralifères. Quand les masses soréiales au sein d'une soralie acquièrent un cortex plus ou moins net, on parle de soralies isidifères.

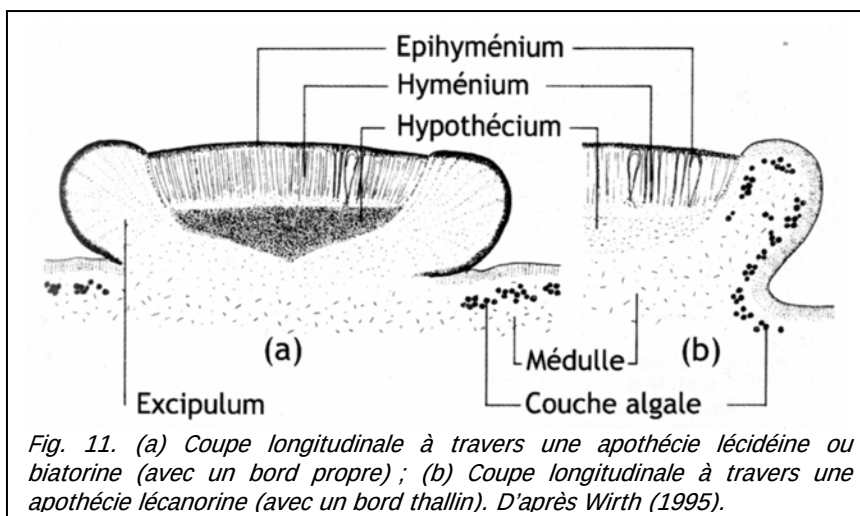
5.2 Reproduction asexuée



Le mycobionte produit, chez de nombreuses espèces, des «spores» sans faire intervenir de processus sexuel évident. Ces spores sont appelées des conidies (ou pycnospores); elles sont produites à l'extrémité d'hyphes de forme et de dimensions variables, appelées les conidiophores; les organes qui les contiennent, généralement de petites outres, enfoncées dans le thalle ou parfois sessiles sur celui-ci, sont appelés des pycnides (Fig. 10). Bien qu'il soit parfois soupçonné que ces conidies interviennent dans les remaniements sexuels des chromosomes, cette théorie n'a jamais été démontrée, et il est dès lors plus raisonnable de considérer qu'il s'agit là d'un mode de reproduction asexué du mycobionte. Pour les espèces traitées

dans ce travail, les conidies sont toujours dispersées seules (c'est-à-dire sans le photo-bionte) et dès lors, pour reconstituer un thalle lichénisé, elles doivent obligatoirement retrouver leur partenaire algal.

5.3 Reproduction sexuée



Comme déjà indiqué, la quasi totalité des lichens présents en Wallonie font partie des ascomycètes. L'organe contenant les asques est nommé l'ascocarpe; sa forme et le mode de contact entre le tissu contenant les asques (l'hyménium), celles-ci souvent accompagnées de filaments stériles à extrémité fréquemment épaissie (les paraphyses), et le milieu extérieur permettent la distinction

de deux grands types d'ascocarpes: les apothécies et les périthèces.

Les apothécies (Fig. 11) se présentent comme de petites cupules dont le disque est en fait la partie supérieure de l'hyménium; la surface de l'apothécie est donc constituée principalement par les sommets des asques, lesquels sont donc tous en contact quasi direct avec l'extérieur. La cupule peut être concave, plane ou convexe, parfois très fortement, et ces différentes formes peuvent être dépendantes de l'âge de l'apothécie. Le bord de la cupule peut être ou non bien distinct. Lorsqu'il contient une couche de cellules du photobionte, l'apothécie est dite lécanorine; à l'inverse, lorsqu'il n'en contient pas, l'apothécie est qualifiée de lécidéine si ce bord est noir et biatorine s'il est d'une autre couleur, plus claire. On notera enfin que les apothécies peuvent, par rapport au thalle qui les porte, adopter différentes postures, y compris et à titre d'exemples singuliers celles d'être «en creux»

à la face supérieure du thalle (*Solorina*) ou de se former à la face inférieure de l'extrémité des lobes, lesquels se redressent ensuite légèrement (*Nephroma*).

Lorsque les apothécies sont $\pm$ longuement étirées, devenant ainsi linéaires et parfois ramifiées et organisées en étoiles, elles sont appelées lirelles.

Chez plusieurs genres, dès que les ascospores sont matures, les asques se détruisent, de même que les autres tissus de l'apothécie, de telle sorte que celle-ci se réduit à une masse pulvérulente d'ascospores, à paroi d'ailleurs souvent brune ou noire. Cette masse s'appelle un mazaedium. Deux genres de macrolichens présents en Wallonie (*Bunodophoron* et *Sphaerophorus*) produisent des apothécies à mazaedium, mais leurs populations actuelles restent stériles.

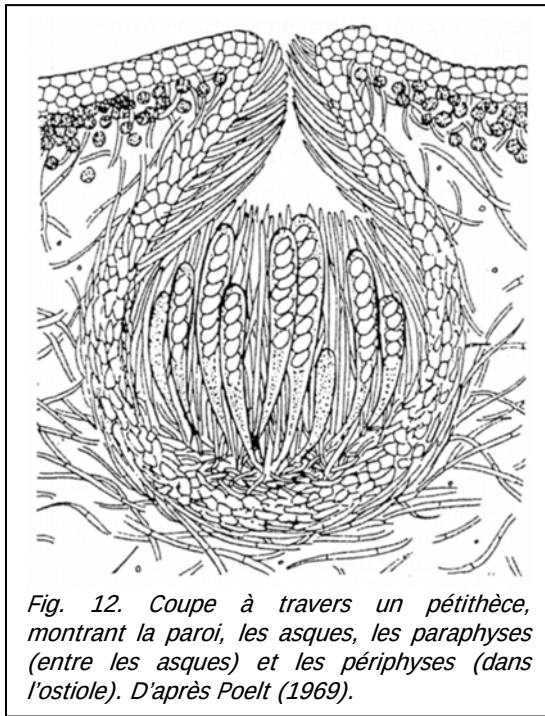


Fig. 12. Coupe à travers un périthèce, montrant la paroi, les asques, les paraphyses (entre les asques) et les périphyses (dans l'ostiole). D'après Poelt (1969).

Les périthèces (Fig. 12) sont toujours de petites outres, enfoncées dans le thalle ou plus rarement superficielles, contenant l'hyménium et dont le contact avec le milieu extérieur se fait au travers d'une petite ouverture, punctiforme et située au sommet du périthèce, appelée ostiole. L'hyménium tapisse le fond de la cavité et la dispersion des ascospores se fait uniquement par l'ostiole, qui est fréquemment en partie obstrué par des filaments stériles, les périphyses.

La forme, la taille, la septation (c'est-à-dire le cloisonnement) et la couleur de la paroi des ascospores sont très variables et forment un ensemble de caractères très utilisés en taxonomie. Le vocabulaire employé ressortit souvent de l'usage courant en mycologie (spores fusiformes à une cloison transversale, p. ex.). Deux termes méritent cependant d'être explicités: la spore polariloculaire est une spore elliptique, à paroi colorée ou non, mais présentant un épaississement équatorial considérable, repoussant le cytoplasme dans deux loges polaires, reliées entre elles par un canal étroit, généralement

bien visible; la spore murale est une spore cloisonnée à la fois transversalement et longitudinalement.

Enfin, et pour ce qui concerne le présent travail, le seul genre dont le mycobionte est un basidiomycète est maintenant connu sous le nom de *Lichenomphalia*. Il s'agit d'un genre produisant des basidiocarpes à pied et chapeau, de type «agaric» et dont les lamelles portent les basides.

6 Champignons lichénicoles

A la symbiose formée par un champignon et au moins un photobionte s'ajoutent fréquemment d'autres champignons, appelés champignons lichénicoles dont la présence est facultative. Selon l'agressivité de ces champignons, on parle de parasites, s'ils nuisent au lichen, ou d'espèces commensales, si elles ne nuisent pas à celui-ci. Certaines espèces induisent la formation d'excroissances du thalle lichénique, parfois appelées galls ou mycocécidies. D'autres finalement sont lichénisées et vivent, soit dans leur jeunesse, soit en permanence, sur d'autres lichens. Les champignons lichénicoles appartiennent à trois groupes: (1) la majorité des espèces sont des ascomycètes et les ascospores se développent dans des apothécies ou des périthèces; (2) un plus petit nombre d'espèces appartiennent aux basidiomycètes (principalement aux hétérobasidiomycètes); (3) d'autres finalement se reproduisent exclusivement de façon asexuée et produisent des conidies dans des pycnides (dans ce cas on parle de coelomycètes) ou non (on parle alors d'hyphomycètes); ils représentent des anamorphes appartenant presque exclusivement aux ascomycètes. Une partie des champignons lichénicoles sont apparentés à des taxons non lichénisés, tandis que d'autres sont apparentés à des espèces lichénisées.

On connaît actuellement environ 1500 espèces de champignons lichénicoles sur notre planète, mais on estime qu'il y en a plus de 3000. La plupart des espèces sont confinées à une espèce ou un genre de lichens, ce qui rend leur détermination plus aisée. Les champignons lichénicoles sont récoltés et conservés comme les lichens. Malgré leur faible grandeur (leurs fructifications mesurent souvent moins de 0,3 mm de diamètre), ils sont fréquemment reconnus sur le terrain du fait que le lichen hôte est nécrosé. Dans d'autres cas, ils sont récoltés par hasard avec les lichens et découverts plus tard sous la loupe binoculaire.

7 Substances lichéniques

Comme beaucoup d'autres organismes fixés, les champignons lichénisés produisent des métabolites (substances organiques) secondaires très particuliers. Bien que ne participant pas aux processus fondamentaux de la vie, communs à tous les êtres vivants, les métabolites secondaires n'en sont pas moins produits par des mécanismes biochimiques quasi universels (comme le cycle de Krebs) et en quantité souvent appréciable. Si leurs rôles physiologiques et écologiques restent souvent mal appréhendés, ils sont clairement à rechercher dans la fabrication de mécanismes d'adaptation aux conditions environnementales; ce sont en particulier des facteurs de défense contre les animaux phytophages et prédateurs, dont doivent obligatoirement disposer les organismes fixés (à l'inverse des organismes mobiles qui peuvent fuir ou combattre un adversaire), ou encore contre des champignons parasites.

Pas moins de 630 métabolites secondaires sont connus chez les champignons lichénisés, dont seulement 60 environ ne leur sont pas spécifiques. Trois classes de telles «substances lichéniques» peuvent être distinguées, selon leur voie biochimique de synthèse.

L'identification des substances lichéniques est souvent d'une aide précieuse pour la détermination des lichens, y compris et surtout les macrolichens. Dans certains cas, connaître avec précision ce bagage chimique est d'ailleurs indispensable (p. ex. les *Cladonia* ne produisant pas de podétions). Le recours à la chromatographie est aujourd'hui une technique de routine de laboratoire pour l'identification des lichens. Elle est cependant peu accessible à l'amateur et ne sera pas davantage détaillée ici. Par contre, lorsqu'il est pratiqué avec soin, le test dit de réaction thalline (cortex et/ou médulle) est souvent suffisant.

Trois solutions sont utilisées pour réaliser ce test-:

- ❖ K : solution concentrée de potasse (KOH), à concurrence de 5-10 g pour 100 ml d'eau distillée;
- ❖ C : solution saturée d'hypochlorite de calcium $[Ca(ClO)_2]$ dans l'eau distillée; comme cette solution s'oxyde rapidement au contact de l'air, on la remplacera avantageusement par de l'eau de Javel, que l'on doit renouveler aussitôt que des réactions positives connues deviennent faibles; le test KC est la succession des deux tests K puis C;
- ❖ P : solution de paraphénylènediamine dans l'éthanol, à concurrence de 0,1 mg dans 5 ml d'éthanol presque pur.

Si les deux premiers tests ne nécessitent que des précautions élémentaires (éviter de toucher la peau et surtout les yeux), la dernière solution doit être manipulée avec beaucoup de soin car la paraphénylènediamine s'est avérée cancérigène. De plus, cette solution n'est pas stable et doit être préparée lors de chaque utilisation. Il existe des solutions plus stables, comme p. ex. le réactif de Steiner, mais les réactions ainsi obtenues sont plus faibles.

Le test s'effectue idéalement en déposant une guttule du réactif sur le tissu à tester. S'il s'agit de la médulle, il faut bien entendu veiller à dégager celle-ci (p. ex. en effectuant une entaille dans le cortex à l'aide d'une lame de rasoir ou d'une pointe de scalpel). La réaction peut être immédiate et éphémère (p. ex. la réaction de la médulle à C) ou plus lente, évolutive et persistante (p. ex. la réaction de la médulle à P). Ces tests se font de préférence sous une loupe binoculaire, en veillant à ne toucher qu'une partie minime du thalle du lichen. Les parties contaminées par la

paraphénylènediamine, qui provoque des taches indélébiles, doivent être enlevées si le spécimen est destiné à être conservé dans un herbier.

Deux autres réactifs sont utiles à la distinction de certains groupes bien précis:

- ❖ I : solution iodée, commercialisée sous le nom de Lugol ;
- ❖ N : solution à 50% d'acide nitrique.

8 Ecologie et distribution

L'imaginaire collectif véhicule l'étonnante capacité des champignons lichénisés à coloniser des habitats inhospitaliers, tels que les déserts et les régions les plus froides du globe (toundras et hautes montagnes), au point d'ailleurs de quasiment sanctifier le succès de l'union d'un champignon et d'une algue. De plus, les lichens sont capables de colorer les toits et les murs de nos maisons. Le succès de la symbiose lichénique est effectivement impressionnant tant la diversité des habitats colonisés est grande. On trouve en effet des lichens à peu près partout, à l'exception notable des écosystèmes marins, où quelques genres et espèces seulement exploitent les zones rocheuses intertidales.

8.1 Ecologie

Le succès avec lequel des lichens colonisent des habitats difficiles (déserts et hautes latitudes et altitudes) ne doit pas masquer que la plupart des espèces ont en fait des exigences écologiques très précises, parfois très étroites.

La disponibilité en eau paraît bien être le premier facteur à considérer. Si les espèces lichénisées avec des cyanobactéries semblent exiger de l'eau sous forme liquide, celles lichénisées avec des algues vertes dépendent de la disponibilité en eau pulvérisée sous forme d'aérosol (brouillards). C'est ce qui explique que les déserts chauds, très secs et où l'eau n'apparaît que sous forme de pluies sporadiques n'abritent pratiquement pas de lichens, alors que les déserts pratiquement sans pluie mais à brouillards très fréquents sont colonisés par des populations exubérantes de lichens. On peut facilement ranger dans cette catégorie les côtes de Baja California (Mexique), de l'Ataquama (Pérou et Chili) et de Namibie. L'éclairement est bien entendu un deuxième facteur essentiel, beaucoup d'espèces nécessitant un éclairement important.

Mis à part les feuilles vivantes des plantes vasculaires, un habitat très apprécié des lichens en régions tropicales et tempérées-atlantiques (espèces dites foliicoles), mais quasiment jamais utilisé en Wallonie (à l'une ou l'autre exception près, pour les feuilles de buis et les aiguilles de conifères dans des stations très abritées), les lichens de Wallonie se rencontrent dans quasi tous les habitats disponibles: le sol, les écorces et le bois, les rochers et les mousses.

Les espèces croissant sur le sol sont dites terricoles; le pH de ce substrat, sa granulométrie, sa richesse en matières humiques ou en débris végétaux, son empoisonnement en métaux lourds et surtout son degré de rudéralisation sont des facteurs discriminants importants.

Les espèces croissant sur les écorces des arbres et arbustes sont dites corticoles. Elles ne tirent aucun élément nutritif de ce support (dont l'espèce à laquelle il appartient est appelée le phorophyte), mais sont très sensibles aux caractéristiques mécaniques et chimiques de celui-ci: acidité, capacité de rétention en eau, spongiosité, etc. La distinction peut être faite entre un substrat vivant, auquel cas le lichen est dit épiphyte, et un substrat mort (arbres morts, dressés ou couchés, écorcés ou non), auquel cas le lichen est dit lignicole. Cette distinction ne permet qu'imparfaitement de distinguer les espèces qui apprécient les bois écorcés, secs et très durs des troncs couchés (ou des souches), pourrissants et humifères.

Les espèces croissant sur les rochers sont qualifiées de saxicoles ou de rupicoles. Ici aussi, elles sont très sensibles aux caractéristiques mécaniques et chimiques de ce support: acidité, composition chimique, capacité de rétention en eau, tendance au délitage ou à la fragmentation, etc. La distinction peut être faite entre les espèces qui croissent sur des rochers naturels ou des murs qui

en sont faits, et les espèces qui croissent sur des matériaux de substitution (béton, tuile, asbeste, etc.).

Les espèces qui obligatoirement croissent sur des bryophytes (mousses et hépatiques essentiellement), eux-mêmes corticoles ou saxicoles, généralement mais pas toujours des mousses pleurocarpes, sont dites muscicoles. Pour préciser l'écologie des bryophytes concernés, on parlera de lichens muscicoles-épiphytes ou de lichens muscicoles-saxicoles.

Deux autres facteurs écologiques déterminent la présence des espèces de lichens, en l'occurrence la teneur en azote des substrats et la pollution de l'air. L'enrichissement éventuel d'un substrat en nitrates détermine fortement les peuplements lichéniques, au point que les crêtes rocheuses fréquentées par les oiseaux, même au simple titre de reposoir, sont aisément repérables à leur flore lichénique très caractéristique; l'eau de pluie qui en provient et s'écoule sous forme d'un mince film sur des parois rocheuses verticales peut véhiculer de telles substances azotées.

Enfin, on n'insistera jamais assez sur l'importance de la qualité de l'air pour les champignons lichénisés. Les dégâts que peut occasionner à la flore lichénique une altération, même très faible, de la qualité des brouillards ou des eaux de pluie et du pouvoir oxydant de l'air sont importants, sans commune mesure avec les impacts exercés sur les plantes supérieures.

8.2 Distribution

En termes d'aires de répartition et donc de territoires où ils croissent spontanément (étude de la chorologie), les lichens occupent généralement de vastes portions du globe. Plusieurs genres peuvent d'ailleurs être qualifiés de subcosmopolites: p. ex. *Cladonia* et de nombreux genres de Parmeliaceae (*Flavoparmelia*, *Hypotrachyna*, *Melanelia*, *Neofuscelia*, *Parmelia*, *Parmotrema*, *Xanthoparmelia*).

Les genres et les espèces endémiques, c'est-à-dire limités à des portions étroites du globe, sont peu nombreux, surtout lorsqu'on compare cette situation à celles des plantes à fleurs (angiospermes). Il en existe cependant dans des régions généralement bien connues par ailleurs pour leur extraordinaire biodiversité. On citera notamment la côte Pacifique du continent Nord-Américain, la partie méridionale de l'Afrique (et notamment le désert de Namibie), la Nouvelle-Guinée, l'Australie (en particulier la Tasmanie) et la partie méridionale de l'Amérique du Sud.

Pour ce qui concerne la Wallonie, on retrouve facilement la plupart des grands éléments biogéographiques connus pour les plantes à fleurs:

- ❖ l'élément subcosmopolite, avec des espèces telles que *Xanthoria elegans*;
- ❖ l'élément holarctique, comprenant des espèces largement répandues dans les zones tempérées et froides de l'hémisphère nord, telles que *Baeomyces rufus*, *Dermatocarpon miniatum* et *Sphaerophorus globosus*;
- ❖ l'élément boréo-méridional occupe l'aire couverte par le précédent mais en la prolongeant largement vers le sud jusqu'aux rives de la Méditerranée; de nombreuses espèces fréquentes en Wallonie appartiennent à cet élément, telles que *Peltigera horizontalis*, *Evernia prunastri*, *Physcia adscendens*, *Usnea subfloridana*;
- ❖ les éléments boréaux et boréo-montagnards regroupent les espèces dont l'optimum est atteint dans les régions boréales ou dans ces mêmes régions et simultanément dans les chaînes montagneuses d'Europe; dans le premier groupe, on peut citer *Arctoparmelia incurva*, et dans le second, *Cetraria islandica*, *Vulpicida pinastri* et plusieurs espèces d'*Umbilicaria* et de *Stereocaulon*;
- ❖ l'élément subatlantique réunit les espèces dont l'optimum tend vers les régions occidentales d'Europe; on peut citer *Ramalina lacera*, *Peltigera membranacea* et *Usnea ceratina*;
- ❖ l'élément subméditerranéen enfin regroupe les espèces dont l'optimum se situe davantage vers le sud et en particulier autour du bassin méditerranéen; on peut y citer *Cladonia convoluta* et *Fulgensia fulgens*.

9 Flore et végétation lichénique en Belgique, au Luxembourg et dans le nord de la France

Ce territoire correspond au territoire classiquement étudié par les botanistes belges, luxembourgeois et du Nord de la France ; les lichénologues n'ont pas échappé à cette règle. Il peut être divisé en plusieurs districts phytogéographiques, caractérisés par le climat, leur substrat géologique, leur flore et leur végétation, l'impact de l'homme, etc. La Fig. 13 délimite ces entités, dont deux (les districts boulonnais et picard) se situent uniquement en territoire français.

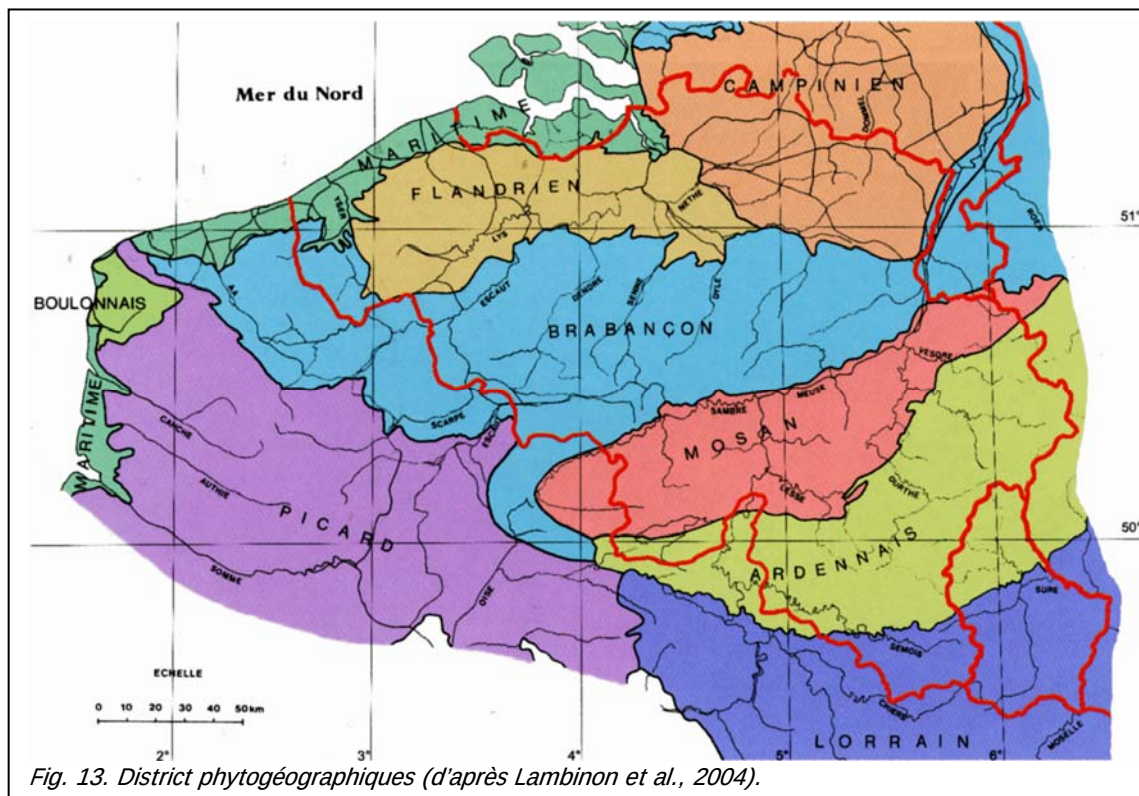


Fig. 13. District phytogéographiques (d'après Lambinon et al., 2004).

La flore et la végétation lichéniques dans ce territoire restent imparfaitement connues, malgré les importants progrès récents, dus à une prospection plus intense. On soulignera cependant la régression rapide de très nombreuses espèces, tant épiphytiques que saxicoles. La pression des activités humaines est en effet énorme et affecte gravement les populations relictuelles des espèces sensibles. Cette pression s'exerce à la fois globalement (au travers notamment d'une dégradation de la qualité de l'air et d'une urbanisation croissante des espaces) et localement, au travers d'une disparition ou d'une altération marquée des habitats.

Parmi les facteurs de régression, on citera en particulier:

- ❖ la disparition des vieux arbres isolés ou en alignement, que ce soit le long des axes routiers, dans les parcs et jardins et aux lisières des massifs forestiers. La maladie de l'orme (*Ulmus*) a pratiquement éliminé tous les individus de cet arbre, dont l'écorce, rugueuse et très basicline, offrait un substrat très apprécié par de nombreuses espèces.
- ❖ la pratique de l'escalade et les aménagements qui en résultent dégradent beaucoup de parois et d'affleurements rocheux naturels, au point que plusieurs sites sont aujourd'hui tellement fréquentés qu'ils en ont perdu toute flore intéressante.
- ❖ la disparition des pratiques agro-pastorales extensives a, sauf aménagement et gestion conservatoires beaucoup trop rares, anéanti des milieux parmi les plus riches en lichens, comme les landes à *Ericaceae* (sur sol siliceux) ou les pelouses du *Mesobromion* (sur sol calcaire). L'abandon de ces pratiques a entraîné soit le reboisement (spontané ou volontaire, et dans ce cas, avec des espèces résineuses exotiques) des espaces concernés, soit leur

affectation à des cultures ou des prairies intensives, dépourvues de toute valeur biologique. Seules les carrières abandonnées et non réaménagées peuvent procurer quelques habitats de substitution.

- ❖ la gestion forestière continue d'affecter gravement les peuplements âgés, de telle sorte que les vieux arbres deviennent partout très rares. De nombreuses espèces de lichens épiphytiques exigent des écorces rugueuses et crevassées pour se développer et ne colonisent les arbres que dans des formations forestières stables dans le temps et non sujettes à des ruptures de microclimat trop radicales. Ces espèces dites de «vieilles forêts» sont très lentes à coloniser des substrats éventuellement adéquats du fait de la très faible disponibilité de leurs diaspores dans tout le NW de l'Europe.
- ❖ si l'acidité des pluies a régressé du fait de la production désormais en grande partie thermonucléaire de l'électricité, la qualité de l'air ne s'est pas pour autant améliorée. Elle est aujourd'hui affectée par des hautes teneurs locales en ammonium (NH_4^+) et surtout par de fortes poussées en oxydes d'azote (NO_2) et en ozone (O_3), ce dernier polluant se manifestant surtout en été.

10 Récolte, identification et conservation du matériel

La récolte des lichens ne présente guère de difficultés particulières. Les espèces terricoles et muscicoles, les lichens fruticuleux et certains foliacés seront aisément enlevés de leur substrat, éventuellement à l'aide d'un bon canif. Toutes les espèces crustacées et bon nombre de foliacées adhèrent fortement à l'écorce ou à la pierre à laquelle elles sont fixées; il convient alors de détacher des fragments du substrat avec un instrument adéquat (solide couteau, marteau et burin). Pour des raisons évidentes, on évitera d'abîmer l'écorce des arbres, et en particulier d'atteindre les tissus vivants du liber. Lorsque le lichen forme une rosette qu'il n'est pas possible de récolter en entier, il importe de prélever des fragments périphériques et centraux du thalle, en notant éventuellement la taille de la rosette.

De solides enveloppes en papier assureront le transport du matériel et leur conservation jusqu'à leur classement définitif, après détermination. Les lichens secs étant souvent très fragiles, il est intéressant, en particulier pour les espèces fruticuleuses formant des touffes (p. ex. beaucoup d'espèces de *Cladonia*), de les sécher en les aplatissant légèrement, ce qui facilitera leur classement. Le séchage du matériel se fait simplement par évaporation, le cas échéant avec une source d'air chaud.

Chaque enveloppe portera un numéro de récolte, le pays, la commune, le lieu-dit, les coordonnées géographiques, l'habitat précis, la date de récolte et le nom du ou des récolteur(s). L'utilisation d'un GPS (Global Positioning System) permet de situer très précisément le lieu de récolte et donc de retrouver exactement celui-ci lors de prospections ultérieures. L'habitat sera décrit avec suffisamment de détail, en particulier la nature géologique de la roche, l'identité et l'âge approximatif de l'arbre ou de l'arbuste, l'exposition et l'inclinaison du substrat, et toute autre information qui permette de bien appréhender la niche écologique de l'espèce récoltée. Il est conseillé d'imprimer les étiquettes (meilleure lisibilité) et surtout d'utiliser une «encre» permanente (p. ex. imprimante laser ou photocopieur).

La conservation définitive peut se faire de multiples façons, la plus simple étant de ranger les enveloppes contenant le matériel dans des boîtes cartonnées. Il faut bien entendu veiller, comme dans tout herbier scientifique, à ce que les annotations de lieu et de date de récolte soient attachées au spécimen de façon univoque. Le classement se fera selon les choix personnels (par ordre alphabétique des genres, par région biogéographique, etc.) et sera utilement complété par une base de données informatisée.

Les collections de lichens bien séchés sont rarement attaquées par les insectes, mais seront néanmoins régulièrement vérifiées. En cas d'attaque ou de doute, les collections seront mises au congélateur pendant deux jours au moins.

Ce texte est directement inspiré de l'ouvrage « Les macrolichens de Belgique, du Luxembourg et du nord de la France » par Emmanuël Sérusiaux, Paul Diederich et Jacques Lambinon. Ferrantia 40, 192 p., 2004.

Il est édité par le Musée national d'histoire naturelle du Luxembourg et peut être acquis pour le prix très avantageux de 10 Euros.

Voir : http://www.naturmusee.lu/recherche/ferrantia/liste_detail.asp?ID=41

Commande via l'adresse : ferrantia@mnhn.lu

Un site électronique, spécialement consacré aux lichens et aux champignons lichénicoles de Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg et du Nord de la France, peut être consulté à l'adresse : <http://www.lichenology.info>. Il est édité et maintenu par Paul Diederich et Emmanuël Sérusiaux ; il comprend notamment la check-list complète et mise à jour des espèces présentes dans ce territoire, en ce compris toutes les espèces crustacées, de nombreux clichés et des cartes de répartition.