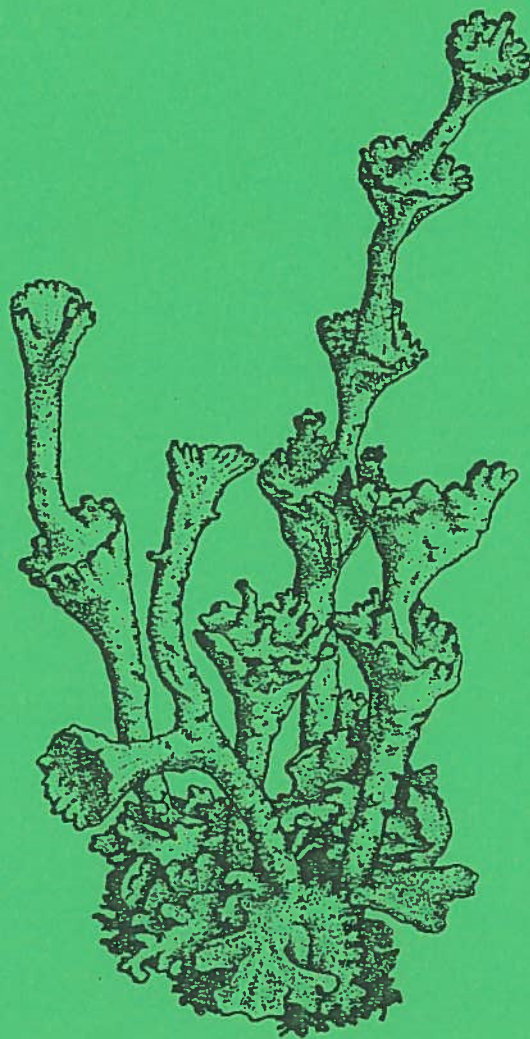


bulletin d'informations
de
l'association française de lichénologie



association française de lichénologie

Président d'honneur: Georges CLAUZADE

Présidente:

Chantal VAN HALUWYN
Université de Lille II
Laboratoire de Phytosociologie
3, rue du professeur Laguesse
59045 LILLE CEDEX
20 95 30 07

Vice-Président:

Jean WAGNER
Laboratoire de Cryptogamie
Université de Paris VI
9, quai St Bernard
75230 PARIS CEDEX 05
(1) 43 36 25 25 p. 59-68

Secrétaire:

Richard LALLEMANT
Université de Nantes
Laboratoire de Biologie et
Cytophysologie Végétales
2, rue de la Houssinière
44072 NANTES CEDEX
40 37 30 37 p. 31-74

Trésorier:

Serge DERUELLE
Laboratoire de Cryptogamie
Université de Paris VI
9, quai St Bernard
75230 PARIS CEDEX 05
(1) 43 36 25 25 p. 59-70

Secrétaire Adjointe:

Monique AVNAIM
Laboratoire de Cryptogamie
Université de Paris VI
9, quai St Bernard
75230 PARIS CEDEX 05
(1) 43 36 25 25 p. 59-70

Rédacteur du Bulletin: Jean WAGNER

Membres du Conseil d'Administration: Monique AVNAIM, Serge DERUELLE, Richard LALLEMANT, Michel LEROND, Marie-Agnès LETROUT, Chantal VAN HALUWYN, Jean WAGNER.

La cotisation pour l'année 1988 (60 F.) est à régler au trésorier.

SOMMAIRE

- Essai de clé de détermination des lichens épiphytes crustacés
stériles du Nord-Ouest de la France (II) - par Chantal VAN HALUWYN p. 5
- Conceptions actuelles de la structure et de la morphogénèse du thalle
des lichens (1e partie) - par Jean WAGNER p. 15
- Hystérésis de réponse de la végétation lichénique à l'évolution
de la pollution: analyse en terme de dynamique des populations
par Jean BEGUINOT p. 30
- Vie de l'association p. 44

LES K.I.P.⁺

Le Journal des Reactions aux Spores

Janvier 88

1^{ère} année de parution

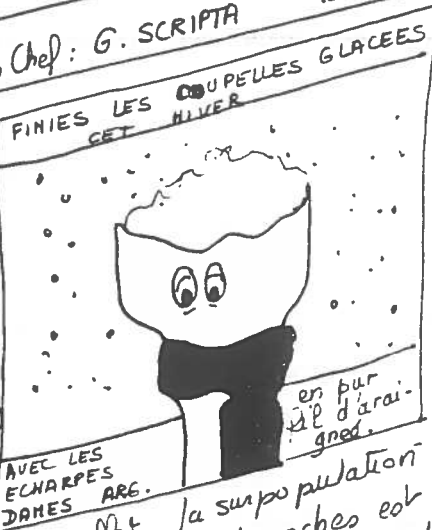
Redactrice en Chef: G. SCRIPTA

Tirage 100 exemplaires

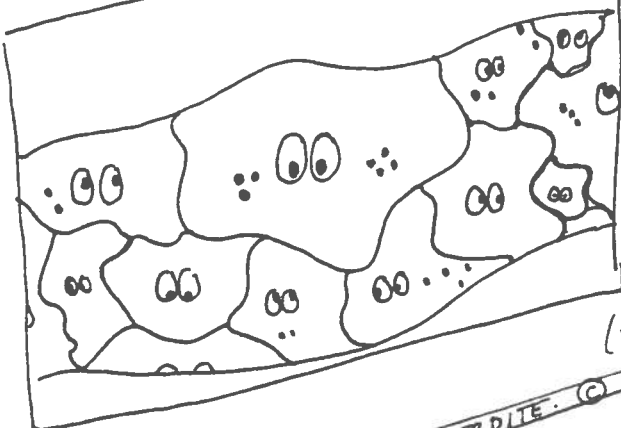
NOUVELLES REVENdicATIONS DANS LES H.L.M. de PARMELIA-LES-BOIS

De notre envoyé special A. SCOMICETE

A Parmelia-les-bois, les H.L.M.
Chabitations à Lichens Melanges
ont été à nouveau le siege de
revendications auprès du Media-
teur ce dernier dimanche.



En effet, la surpopulation
des branches est
superieure à celle
autorisee par les
reglements interieurs.
A savoir, les conflits
de gain de place
prennent une tournure
de plus en plus
plus inquiétante
et, il apparait
(suite en page 5)



REPRODUCTION VEGETATIVE INTERDITE. ©

ESSAI DE CLE DE DETERMINATION DES LICHENS EPIPHYTES
CRUSTACES STERILES DU NORD-OUEST DE LA FRANCE (II)

Chantal VAN HALBEKEN
Laboratoire de Botanique
et de Cryptogamie
Faculte de Pharmacie - Lille

Quatre ans après la publication de la clé de détermination des lichens épiphytes crustacés stériles du nord ouest de la France, il nous a semblé utile de reprendre ce travail et ce, pour plusieurs raisons:

- mise à jour nomenclaturale à partir des travaux publiés depuis cette date (notamment les différents articles de Lichenologist, Mycotaxon et la flore de CLAUZADE et ROUX-1985)
- prise en compte d'espèces nouvellement observées dans cette région par nous mêmes et différents auteurs (BOISSIERE, ROSE, SERUSIAUX..) ainsi que des remarques faites par les utilisateurs de cette clé.

Compte-tenu de toutes ces informations supplémentaires, cette clé de détermination comporte un plus grand nombre d'espèces, ce qui permet de couvrir un territoire plus large et ce d'autant plus que nous avons inclus des espèces citées pour la Belgique, le Grand Duché du Luxembourg et la Grande Bretagne mais non encore trouvées dans notre région (nous supposons qu'elles y existent, cette clé devrait inciter à les rechercher).

- 1 a. Thalle sorédié (soralies bien délimitées ou confluentes) ou thalle entièrement sorédié ou pulvérulent..... 2
- b. Thalle jamais sorédié ni entièrement pulvérulent..... 54

- 2(1a) a soralies bien délimitées (jamais confluentes; thalle jamais entièrement pulvérulent)..... 3
- b soralies confluentes sur un thalle plus ou moins bien visible (loupe!) ou thalle entièrement sorédié ou pulvérulent.....29

- 3 (2a) a. Algues vertes..... 4
 b. Algues *Trentepohlia* 23
- 4 (3a) a. Soralies de goût amer, KC violet (assez fugace chez certains exemplaires, faire réaction sous la loupe), s'écrasant facilement sous les doigts *Pertusaria amara* (Ach.) Nyl.
 b. Pas ces caractères 5
- 5 (4b) a. Soralies soit portées par des verrues fructifères, soit se développant sur des apothécies plus ou moins enfoncées dans le thalle et plus ou moins visibles (visibles par grattage)..... 6 (1)
 b. Véritables soralies 9
- 6 (5a) a. Thalle K+ jaune puis devenant rouge; soralies couvrant des apothécies noires plus ou moins enfoncées dans le thalle et plus ou moins visibles (spores murales incolores)
Phlyctis agelea (Ach.) Flotow
 b. Thalle K+jaune ne devenant pas rouge mais parfois au bout de 1 à 2 minutes brun rouge à rouille 7
- 7 (6b) a. Thalle P- à P+ jaune, K- à K+ jaune (parfois brun rougeâtre après 1 à 2 minutes); soralies portées par des verrues fructifères, K+ jaune puis rouille; thalle gris clair, plus ou moins crevassé mais jamais franchement verruqueux
Pertusaria multipuncta (Turner) Nyl.
 b. Thalle P+ jaune orangé, K+ franchement jaune puis devenant brunâtre..... 8
- 8 (7b) a. Thalle gris blanchâtre, K+ jaune (2 spores par asque)
Pertusaria laevigata (Nyl.) Arn.
 b. Thalle gris blanchâtre, épais, K+ jaune puis brun rouge (1 spore par asque) ... *Pertusaria leptospora* Nitschke
- 9 (5b) a. Thalle et/ou soralies C+(orange ou rouge)..... 10
 b. Thalle et/ou soralies C- 15
- 10 (9a) a. Thalle et/ou soralies C+ orange 11
 b. Thalle et/ou soralies C+ rouge orangé à rouge carmin 12
- 11(10a) a. Thalle K+ jaune ou jaunâtre, gris, souvent limité par une ligne hypothalline noire, lisse, granuleux ou très finement verruqueux. Soralies légèrement jaunâtres, convexes.
Lecidella elaeochroma var. *soralifera* (Erichs.) n.c.
 b. Thalle K-, non nettement délimité, gris jaunâtre, verruqueux. Soralies granuleuses, jaunes, mal délimitées.
Ochrolechia inversa (Nyl.) Laund.
- 12(10b) a. Thalle présentant des taches rouge orangé K+pourpre, C+ et KC+ rouge carmin. Soralies limitées sur jeunes thalles, blanc verdâtre, à vert pâle, parfois pigmentées de taches rouge orangé K+ pourpre. sur vieux troncs.
Trapeliopsis pseudogramulosa
 Coppins et P. James

(1) Bien que ce soient des espèces fertiles, nous avons cru bon de les inclure dans cette clé car le caractère de fertilité n'est pas toujours évident au premier coup d'oeil pour des débutants.

- b. Thalle ne présentant pas de taches pigmentées K+pourpre..... 13
- 13(12b) a. Thalle délimité par une ligne blanche; thalle et soralies concolores, blanc laiteux. Soralies bien convexes.
Pertusaria hemisphaerica (Flörke) Erichsen
- b. Thalle non délimité par une ligne blanche. Thalle et soralies non concolores..... 14
- 14(13b) a. Thalle K+jaune, gris, épais, "cérébelleux" (grossièrement verruqueux). Soralies bien développées, convexes, blanc jaunâtre avec parfois un reflet rosé ou verdâtre, C+rouge orangé.
Ochrolechia androgyna (Hoffm.) Arnold.
- b. Thalle K-, C+rouge carmin, plus ou moins aréolé. Soralies punctiformes, convexes, brun clair, brun verdâtre ou brunâtres.
Trapelia corticola Coppins et P. James.
- 15(9b) a. Thalle et/ou soralies K+jaune (devenant parfois brunâtre après quelques minutes)16
- b. Thalle et/ou soralies K-19
- 16(15a) a. Soralies nettement convexes, blanches, parfois un peu verdâtres. Thalle blanc grisâtre à gris bleuté, mat, rimeux, + épais, K+ jaune vif, P+ vermillon.
Haematomma elatinum (Ach.) Massal.
- b. Soralies planes à excavées, blanc verdâtre, blanc jaunâtre ou bleuâtres..... 17
- 17(16b) a. Thalle P+jaune, K+ jaune puis brun, très mince, gris bleuté. Soralies grisâtres à bleutées, le plus souvent excavées
Buellia griseovirens (Turner et Borrer ex Sm.) Almb.
- b. Thalle P+ rouge à brun rouge 18
- 18(17b) a. Thalle circulaire, bien délimité par une ligne hypothalline noire, aréolé, gris foncé à gris verdâtre, K+jaune. Soralies un peu plus pâles, apparaissant bien délimitées à l'oeil nu mais beaucoup moins sous la loupe.
Mycoblastus sterilis Coppins et P. James
- b. Thalle mal délimité, mince, + crevassé, verdâtre, K+ jaune. Soralies blanc verdâtre à grisâtres, excavées, granuleuses. Surtout sur écorces lisses.
Pertusaria pupillaris (Nyl.) Th. Fr.
Selon ROSE: P+rouge brunâtre ou rouille)
- 19(15b) a. Soralies P+rouge, blanchâtres à jaunâtres. Thalle gris brunâtre, granuleux sur hypothalle foncé
Rinodina efflorescens Malme
- b. Thalle et/ou soralies P- 20
- 20(19b) a. Thalle bleu noirâtre ("encre"). Soralies gris pâle à jaunâtres, contrastant fortement avec la couleur du thalle. Surtout sur hêtres.
Haematomma caesium Coppins et P. James
- b. Thalle de couleur différente 21

- 21(20b) a. Soralies de teinte verdâtre, de petite taille. Thalle mince, lisse ou légèrement rimeux, circulaire. Sur la face supérieure de petites branches de saules dans les lieux humides (saulaies-aulnaies)
Lecanora jamesii Laundon
- b. Soralies de teinte blanche 22
- 22(21b) a. Thalle délimité par des lignes concentriques alternativement claires et foncées. Soralies blanches bien délimitées, + concaves et dans ce cas apparaissant délimitées comme par un rebord thallin (à la loupe)
Pertusaria albescens (Huds) Choisy et Werner
- b. Thalle non délimité de cette manière. Soralies de petite taille, bien délimitées (mais sans rebord thallin), gris jaunâtre ou verdâtre
Fuscidea lightfootii (Sm.) Coppins et P. James
- 23(3b) a. Pas de véritables soralies mais des pycnides à pruine blanche ou au sommet érodé donnant l'impression d'un thalle sorédié 24
- b. Véritables soralies 26
- 24(23a) a. Sommet des pycnides C+ rouge (à la loupe), K-. Thalle blanc à gris clair, presque lisse à légèrement pulvérulent. Paroi des pycnides vert noirâtre dans K (microscope)
Lecanactis abietina (Ach.) Körber
- b. Sommet des pycnides C- 25
- 25(24b) a. Pruine des pycnides K+jaune. Thalle blanc. Paroi des pycnides vert noirâtre dans K.
Lecanactis subabietina Coppins et P. James
- b. Pruine K-. Paroi des pycnides brune dans K. Thalle très mince, gris plus ou moins foncé.
Opegrapha vermicellifera (Kunze) Laundon
- 26(23b) a. Soralies jaune pâle, de petite taille, C+rouge. Thalle brun à olivâtre
Opegrapha soreidifera P. James
- b. Soralies C- 27
- 27(26b) a. Soralies blanches avec parfois une légère nuance rosâtre, P+rouge brun à rouge orangé. Sur écorces rugueuses (*Quercus*)
Schismatomma quercicolum Coppins
- b. Soralies non blanches 28
- 28(27b) a. Soralies ocracées à saumon
Opegrapha corticola Coppins et P. James
- b. Soralies orange vif, punctiformes. Thalle gris brun, mince. Espèce hygrophile (saulaies aulnaies sur branches et brindilles)
Opegrapha multipuncta Coppins et P. James

- 29(2b) a. Algues vertes 30
 b. Algues *Trentepohlia* 52
- 30(29a) a. Thalle et/ou soralies C+ 31
 b. Thalle et/ou soralies C- 38
- 31(30a) a. C+jaune citron fugace. Thalle blanc, + lisse. Soralies blanches, parfois légèrement jaunâtres, finement verruqueuses, souvent localisées au centre du thalle.
Ochrolechia turneri(Sm.)Hasselrot
 b. C+ orangé à rouge 32
- 32(31b) a. Thalle couvert de fines isidies pouvant se transformer en isidies sorédiées..... 33
 b. Véritables soralies 34
- 33(32a) a. Thalle gris blanchâtre, mince, parfois zoné à la périphérie ou limité par une ligne blanche, couvert de fines isidies sorédiées blanchâtres, C+ rouge orangé à rouge.
Ochrolechia subviridis(Hoeg)Erichsen
 b. Thalle couvert de fines isidies jaune verdâtre à jaune soufre, C+ orangé clair.
Pertusaria flavida (DC)Laundon
- 34(32b) a. Thalle présentant des taches rouge orangé K+pourpre, C+ et KC+ rouge carmin. Soralies blanc verdâtre à vert pâle, parfois pigmentées de taches rouge orangé K+pourpre. Sur vieux troncs.
Trapeliopsis pseudogramulosa Coppins et P.James
 b. Thalle ne présentant pas de taches pigmentées K+pourpre.....35
- 35(34b) a. Thalle gris, verruqueux, à soralies vert de gris, foncé au centre, C+carmin. Sur bois, sur pin, plus rarement sur feuillus.
Trapeliopsis flexuosa (Fr.)Coppins et P.James
 b. Thalle plus clair..... 36
- 36(35b) a. Soralies blanc jaunâtre. Thalle mince, gris, C+rose, K- ou légèrement jaunâtre, KC rouge orangé, P-(acide gyrophorique)
 Selon méthode de chromatographie IN:CLAUZADE et ROUX(1985:66-69)
 Rf 3,5,3 et après H₂SO₄ A:gris, B et C: jaune.
Lecidea epixanthoidiza Nyl.
 b. Soralies nettement vert jaunâtre à jaune sale, C+orangé 37
- 37(36b) a. Croûte sorédiée jaune terne, mate, épaisse, souvent délimitée par une ligne noire, C+orange, K+ jaune, P+ jaune.
 Présence d'arthothéline. Rf 7,4,4/5 - brun orange après H₂SO₄
Pyrrhospora quernea (Dickson)Körber
 b. Croûte sorédiée vert jaunâtre vif, plane, non limitée par une ligne noire, C+orange, KC rouge. Les soralies marginales parfois bien délimitées.
 Présence d'acide thiophanique, Rf : 5,6,5; gris après H₂SO₄
Lecanora expansa Ach.

- 38(30b) a. Espèce "bicolore" : thalle granuleux gris blanchâtre k- et masses sorédiées granuleuses à pulvérulentes, orangées et K+pourpre.
Chaenotheca ferruginea (Turner ex Sm.) Mig.
- b. Pas ces caractères 39
- 39(38b) a. Thalle et/ou soralies K+ (jaune vif ou jaune devenant rouge)..... 40
- b. Thalle et/ou soralies K- 45
- 40(39a) a. Thalle K+jaune puis rapidement rouge sang, blanc grisâtre, mince, lisse à rimeux, luisant, contrastant avec les "trainées" sorédiées mates. Soralies blanches (impression d'un lichen couvert de traces d'escargot!)
- Phlyctis argena* (Sprengel) Flotow
- b. Thalle K+jaune (ne devenant pas rouge sang)..... 41
- 41(40b) a. P-, thalle épais, pulvérulent-granuleux, érodé par endroits avec un hypothalle lisse, pâle, continu; K+jaune, KC jaune.
Megalospora tuberculosa (Fée) Sipman
- b. P+jaune à rouge 42
- 42(41b) a. P+jaune, thalle limité par un hypothalle blanc, feutré (comme les franges d'un tapis!), croûte sorédiée blanche.
Haematomma ochroleucum (Necker) Laundon
- b. P+ rouge 43
- 43(42b) a. Soralies blanches, d'abord bien convexes et bien délimitées mais pouvant devenir confluentes. Thalle gris à gris bleuté, mat, ± épais, rimeux.
Haematomma elatinum (Ach.) Massal
- b. Soralies blanc jaunâtre à blanc verdâtre 44
- 44(43b) a. Thalle généralement bien visible, gris + foncé, circulaire, limité par une ligne noire. Soralies d'abord limitées puis confluentes, un peu plus pâles que le thalle.
Mycoblastus sterilis Coppins et P. James
- b. Thalle peu visible, non limité par une ligne noire, entièrement sorédié. Sorédies blanc verdâtre; KC jaune foncé.
Catinaria pulverea (Borr.) Vězda et Poelt
- 45(39b) a. Thalle P + 46
- b. Thalle P- 47
- 46(45a) a. Toujours P+rouge orangé, thalle vert grisâtre, épais, granuleux-pulvérulent, ± bien délimité. Espèce particulièrement poléotolérante.
Lecanora conizaeoides Nyl. ex Crombie
- b. P- ou orange, C-, K et KC- ou orange; thalle lépreux, jaune orangé vif (jaune d'oeuf) souvent localisé dans les fissures de l'écorce en association avec *Calicium viride*, *Chaenotheca ferruginea*. Espèce forestière, acidophile.
Chrysothrix candelaris (L.) Laundon

- 47(45b) a. Couleur jaune orangé vif 48
 b. Couleur différente 49
- 48(47a) a. Thalle lépreux, jaune d'oeuf, C-, K et KC - ou orange, P- ou orange.
 Espèce forestière acidophile, des lieux humides
Chrysothrix candelaris (L.) Laundon
- b. Thalle finement aréolé ou squamuleux (squamules à marge crénelée)
 jaune orangé vif, abondamment sorédié, sorédies concolores.
 C-, K-, KC-, P-. cf. dessin p. 10
Candelariella reflexa (Nyl.) Lettau
- 49(47b) a. Thalle limité à la périphérie par des lignes alternativement claires
 et foncées, densément recouvert d'isidies concolores verruqueuses
 devenant sorédiées.
Pertusaria albescens var. *corallina*
 (Zahlbr.) Laundon
- b. Pas ces caractères 50
- 50(49b) a. Thalle + continu, très fin dans les parties non sorédiées avec des
 sorédiées granuleuses confluentes. K-, C-, KC+ jaune, P-.
Bacidia epixanthoides (Nyl.) Lettau
- b. Thalle entièrement finement granuleux ou lépreux 51
- 51(50b) a. Thalle lépreux, blanc, blanc verdâtre, blanc bleuté
Lepraria incana (L.) Ach.
- b. Thalle jaune verdâtre (couleur de la laitue!) entièrement finement
 granuleux.
Calicium viride Pers.
- 52(29b) a. Soralies de couleur gris lilacin à gris brunâtre, pouvant envahir
 tout le thalle, thalle souvent peu visible.
Schismatomma decolorans (Turner et Borier
 ex Sm.) Clauz. et Vežda
- b. Thalle et/ou soralies blanc pur ou blanc légèrement rosé 53
- 53(52b) a. Thalle K-, P+jaune orangé, thalle blanc. Soralies toujours teintées
 de rose à l'état frais, pâlisant en herbier.
Schismatomma niveum D. Hawksw. et P. James
- b. Thalle K+jaune, KCjaune orangé, P-, toujours blanc pur. Soralies
 concolores farineuses.
Schismatomma cretaceum (Hue) Laundon
- 54(1b) a. Thalle isidié (isidies devenant parfois sorédiées) ou thalle
 entièrement verruqueux isidié ("isidioïde") 55
 b. Thalle non isidié ni entièrement "isidioïde" 69
- 55(54a) a. K+ jaune, rouge ou jaune devenant rouge 56
 b. K- 61
- 56(55a) a. Thalle K+jaune puis rouge, gris, couvert de fines isidies plus ou
 moins allongées de couleur gris verdâtre, glauque, reserrées à la
 base. A la loupe aspect d'oeufs de grenouille (selon le Pr. ROSE)
Pertusaria coccodes (Ach.) Nyl.
- b. Thalle K+jaune ou rouge mais non jaune puis rouge 57

- 57(56b) a. Thalle gris + foncé. Isidies concolores. Selon ROSE, lorsque cette espèce est stérile, les thalles exposés au soleil peuvent présenter une coloration K+ pourpre au niveau des isidies.
Caloplaca herbidella (Hue)Magnusson
- b. K+ jaune 58
- 58(57b) a. Thalle entièrement finement granuleux ("isidioïde")..... 59
- b. Thalle visible (loupe) portant de véritables isidies..... 60
- 59(58a) a. Thalle de couleur jaune orangé terne ou jaune brunâtre, K+ jaunâtre
Bacidia rubella (Hoffm.)Massal
- b. Thalle formé de granulations coralloïdes, vert glauque, K+jaune pâle, parfois pubescent (à la loupe X30). Hypothalle plus ou moins continu, blanc, parfois en partie arachnoïde.
Bacidia biatorina (Körber)Vainio
- 60(58b) a. K+jaune puis brun, thalle circulaire, mince, lisse, finement crevassé, gris verdâtre. Présence de petites isidies globuleuses, isolées, non reserrées à la base et qui laissent une cicatrice au niveau du thalle en tombant.
Pertusaria coronata (Ach.)Th.Fr.
- b. K+ jaune, thalle gris clair pourvu d'isidies coralloïdes.
Rinodona isidioides(Borr.)Oliv.
- 61(55b) a. Thalle et/ou isidies C+ orangé ou rouge 62
- b. Thalle et/ou isidies C- 64
- 62(61a) a. Thalle C+ orangé clair, couvert de fines isidies jaune verdâtre à jaune soufre.
Pertusaria flavida(DC)Laundon
- b. Thalle et/ou isidies C+ rose à rouge 63
- 63(62b) a. Thalle C- mais couvert de fines isidies globuleuses à coralloïdes C+ rouge carmin, qui portent des pycnides (h=0,1-0,3, ϕ =0,1mm) pycnoconidies =4-6,5 μ m.
Micarea pycnidiphora Coppins et P.James
- b. Thalle brun foncé entièrement granuleux, coralloïde ou isidioïde. Au microscope entre lame et lamelle : granulations thallines devenant C+rose. (formes d'ombre: thalle gris clair)
Placynthiella icmalea
(Ach.)Coppins et P.James
- 64(61b) a. Algues vertes..... 65
- b. Algues *Trentepohlia* 68
- 65(64a) a. Thalle bien développé porteur de vraies ou de fausses isidies.... 66
- b. Thalle finement squamuleux à coralloïde..... 67
- 66(65a) a. Thalle gris, souvent zoné à la périphérie de lignes alternativement claires et foncées, densément recouvert d'isidies concolores ver-ruqueuses devenant sorédiées.
Pertusaria albescens var. *corallina*
(Zahlbr.)Laundon

- b. Thalle épais, verdâtre, ponctué de fausses isidies en forme de cornes concolores au thalle, avec une pointe blanche, C-, K-, P-.
Gyalideopsis anastomosans P. James et Vězda
- 67(65b) a. Thalle brun sombre, parfois luisant, entièrement verruqueux isidié, le plus souvent sur souches ou bois pourrissant
Placynthiella uliginosa (Schrad.) Coppins et P. James
- b. Thalle formé de squamules minuscules, simples ou coralloïdes, gris clair (ressemblant un peu aux isidies de *Parmelia saxatilis*) C-, K-, P-.
Agonimia octospora Coppins et P. James
- 68(64b) a. Thalle gris cendré assez foncé, finement mais densément isidié.
Porina coralloïdea P. James
- b. Thalle brun clair sous forme de croûte entièrement isidiée (plus clair que *Placynthiella uliginosa*)
Porina hibernica P. James et Swinscow
- 69(54b) a. Thalle pourvu de pycnides 70
b. Thalle dépourvu de pycnides 73
- 70(69a) a. Pycnides noires non pruineuses + sessiles ou légèrement enfoncées dans le thalle, parfois entourées comme d'un rebord thallin (un peu à la manière d'une apothécie lécanorine).
Cliostomum griffithii (Sm.) Coppins
- b. Pycnides à sommet érodé, pruineux. Pruine toujours blanche, donnant l'impression d'un thalle sorédié..... 71
- 71(70b) a. Sommet des pycnides C+rouge (à la loupe) K-
Paroi des pycnides noir verdâtre dans K.
Lecanactis abietina (Ach.) Körber
- b. Sommet des pycnides C- 72
- 72(71b) a. Pruine K+jaune. Paroi des pycnides noir verdâtre dans K.
Lecanactis subabietina Coppins et P. James
- b. Pruine K-. Paroi des pycnides brune dans K.
Opegrapha vermicellifera (Kunze) Laundon
- 73(69b) a. Thalle jamais de couleur orangé vif, P+ 74
b. Thalle de teinte orangé vif, P- 75
- 74(73a) a. Thalle entièrement granuleux verruqueux, de couleur vert grisâtre, + épais, mal délimité, P+ rouge orangé. Espèce très poléotolérante.
Lecanora conizaeoides Nyl. ex Crombie
- b. Thalle formé de granules aplaties (+ en forme d'écailles), glauques à vert clair, couvertes d'un fin duvêt blanchâtre (loupe) sur un hypothalle arachnoïde. C-, K-, P+orange-rouge.
Espèce forestière liée au *Lobarion pulmonariae*
Phyllopora rosei Coppins et P. James

- 75(73b) a. Granules du thalle plus ou moins aplatis et lobulés
 cf. dessin p. 10 *Candelariella vitellina* (Hoffm.)
 Müll. Arg.
- b. Granules du thalle arrondis, très petits et jamais lobulés,
 + dispersées.
 cf. dessin p. 10 *Candelariella xanthostigma* (Ach.)
 Lettau

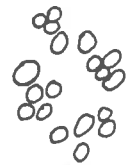
(cf. dessin ci-dessous pour la représentation de *Candelariella vitellina*,
C. reflexa et *C. xanthostigma*).



Candelariella vitellina



C. reflexa



h=ε Oum

C. xanthostigma

BIBLIOGRAPHIE:

- CLAUZADE, G.; ROUX, C., 1985.- Likenoj de okcidenta europa. Illustrita determinlibro. *Bull. Soc. Bot. Centre Ouest. N.S.* Numéro spécial: 7- 1985, 893p.
- CLAUZADE, G.; ROUX, C., 1987.- Likenoj de okcidenta europa. Supplémento 2a. *Bull. Soc. Bot. Centre Ouest. N.S.*, 18: 177-214.
- COPPINS, B.J.; JAMES, P.W., 1979.- New or interesting british lichens IV, *Lichenologist*, 11,2: 139-179.
- JAMES, P.W., 1962.- Angiocarpous lichens in the british Isles I. *Lichenologist* 2: 86-94.
- JAMES, P.W., 1971.- New or interesting british lichens. *Lichenologist*, 5: 114-148.
- JAMES, P.W.; COPPINS, B.J., 1979.- Key to british sterile crustose lichens with *Trentepohlia* as phycobiont. *Lichenologist*, 11,3: 253-262.
- ROSE, F.; VAN HALUWYN, C.; LEROND, M., 1978.- Itinéraire lichénologique en Normandie armoricaine. *Actes Mus. Rouen*. 8: 94-98.
- SERUSIAUX, E.; LAMBINON, J.; MALAISE, Ph., 1983.- Lichens et champignons lichénicoles nouveaux ou intéressants pour la flore de la Belgique et des régions voisines. *Dumortiera*, 27: 5-9.
- SERUSIAUX, E.; ROSE, F., 1984.- Lichens et champignons lichénicoles nouveaux ou intéressants pour la flore de Belgique et des régions voisines II. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, 117: 89-99.
- VAN HALUWYN, C., 1983.- Essai de clé de détermination des lichens épiphytes crustacés stériles du Nord Ouest de la France. *Bull. Ass. Fr. Lichénologie*, 8, 2: 17-22.

REMERCIEMENTS : Nous remercions le Pr. ROSE, Mrs BOISSIERE, ROUX et SERUSIAUX pour les informations et remarques qu'ils nous ont aimablement données et faites.

CONCEPTIONS ACTUELLES DE LA STRUCTURE
ET DE LA MORPHOGENESE DU THALLE DES LICHENS
PREMIERE PARTIE

par Jean WAGNER

INTRODUCTION

Depuis deux décennies environ, la morphogénèse du thalle lichénique occupe une place de plus en plus importante dans le champ de recherche de la Lichénologie contemporaine. Ce mouvement a été amorcé en France et tout particulièrement par des membres de l'A.F.L. Hors de France, c'est en République Fédérale d'Allemagne que les recherches les plus significatives ont été menées. Cette direction de recherche fut l'un des thèmes centraux des congrès de BRISTOL, GRANDE-BRETAGNE (1984) et de MUNSTER, R.F.A. (1986). Le nombre de publications ayant trait à ce sujet va croissant, aussi nous a-t-il paru opportun de faire une rapide mise au point de cette question en insistant davantage sur la production scientifique des Lichénologues français sans bien sûr négliger celle des chercheurs étrangers.

Le présent article sera scindé en deux parties; la première traitera essentiellement de la morphogénèse des différents types de thalles et publiée dans ce numéro, la seconde de la structure des symbiotes isolés et cultivés sera publiée dans le prochain numéro du bulletin.

I STRUCTURE DU THALLE

Le thalle représente l'appareil végétatif des lichens. Il est formé en majorité par les filaments du champignon (= mycosymbiote) et, pour le reste, par les cellules du symbiote photosynthétique (= photosymbiote) qui est une algue verte ou une cyanobactérie. Le thalle est structuré; il ne peut donc être considéré comme un simple enchevêtrement d'hyphes mycéliennes et de cellules photosymbiotiques. Cette structure est révélée par la morphologie souvent spécifique des thalles et par leur anatomie, notamment celle de leur zone de croissance apicale ou marginale, selon le cas. On distingue généralement quatre types de thalles: crustacé, foliacé, fruticuleux et squamuleux.

L'interprétation structurale et anatomique du thalle des lichens est restée longtemps indéfinie. La comparaison avec la structure de certaines algues s'est avérée très féconde. Les travaux de LETROUIT-GALINOU, de LALLEMANT et de WAGNER ont permis de montrer que la structure du thalle de nombreux lichens pouvait être rapprochée de celle de certaines algues, le cladome (CHADEFAUD 1952, 1960). Chez ces dernières, la structure cladomienne est caractérisée par la présence d'un axe à croissance indéfinie portant des filaments latéraux ou pleuridies à croissance, elle, définie. Ce cladome peut être uni-axial (fig. 1) si l'axe est formé d'un seul filament ou multi-axial si celui-ci est formé de plusieurs filaments parallèles (fig. 2); les pleuridies peuvent, chez certaines espèces, se condenser en un cortex (fig. 3). De nombreux lichens, dont le thalle a été étudié sur coupes radiales soigneusement orientées, montrent une organisation qui peut être rapportée au type cladomien multi-axial. Enfin, pour LALLEMANT (1983), la structure de certains lichens, tels que Peltigera rufescens ou Nephroma resupinatum par exemple, est comparable à la structure sympodiale de type pseudocladomien (fig. 4). Celle-ci diffère de la structure cladomienne vraie par le fait que chaque filament axial, ici à croissance limitée, produit latéralement un nouveau filament axial, tandis que sa partie terminale forme une pseudo-pleuridie. Chez les lichens qui ont été étudiés (fig. 5, 6, 7, 8 et 9), des modifications peuvent survenir; ainsi, l'axe peut être couché, les seules pleuridies dorsales sont alors bien développées, les pleuridies ventrales sont souvent atrophiées ou réduites aux filaments constituant le cortex inférieur.

II MORPHOGENESE DU THALLE

Les travaux de MARTON et GALUN (1976), de JAHNS (1979), de AHMADJIAN et al. (1980) de AHMADJIAN et JACOBS (1982), de LALLEMANT (1984 a et b), de LALLEMANT et AVNAIM (1984), de WAGNER (1984) et de WAGNER et LETROUIT-GALINOU (sous presse), effectués sur des thalles très jeunes, ont contribué à préciser le déroulement des premiers stades de formation de thalles lichéniques de types morphologiques variés. Les résultats obtenus par LALLEMANT (1984 a et b), LALLEMANT et AVNAIM (1984), WAGNER et LETROUIT-GALINOU (sous presse) ont montré que la mise en place des couches corticales, photosymbiotique et médullaire est chronologiquement et spatialement déterminée à partir de la zone de croissance apicale ou marginale, selon les espèces.

Il ressort de cet ensemble d'études que la morphogénèse d'un nouveau thalle lichénique doit être comprise de la façon suivante. A partir d'une masse algo-fongique plus ou moins différenciée (enchevêtrement de tubes germinatifs de spores ayant capturé des algues symbiotes, sorédies,...), un réseau mycélien se développe. Celui-ci, au hasard de sa croissance, va entrer en contact avec un grand nombre d'algues dont très peu d'entre elles appartiendront au photosymbiote. Dans le cas le plus favorable, une masse lichénisée va se développer plus ou moins rapidement et affectant une morphologie spécifique dépendant en grande partie des potentialités morphogénétiques du mycosymbiote. La croissance du thalle est donc fonction de la capacité d'extension du réseau mycélien, seulement aux premiers stades de développement des grands thalles foliacés et fruticuleux, mais durant toute leur vie pour les thalles squamuleux, par exemple.

L'influence morphogénétique du photosymbiote est connue depuis longtemps; elle a fait l'objet de recherches qui ont permis de montrer que deux photosymbiotes différents pouvaient déterminer l'acquisition par un même mycosymbiote de deux structures, elles aussi, différentes (JAMES et HENSSEN 1976). La formation du thalle suppose donc des interactions morphogénétiques entre les symbiotes: les stades initiaux sont évidemment les plus riches en enseignements, mais leur observation est rendue très difficile faute de systèmes biologiques expérimentaux. Il faut donc les rechercher dans la nature. Les symbiotes subissent au sein du thalle des modifications cytologiques et structurales que, seules, des cultures de ces organismes isolés permettent d'évaluer. Nous envisagerons ce dernier problème dans la deuxième partie (voir le prochain numéro du bulletin de l' A.F.L.).

La morphogénèse du thalle a été étudiée sur trois types de thalles, foliacé, fruticuleux et squamuleux: les résultats seront exposés successivement.

A. Thalle foliacé

LALLEMANT (1984 a) a montré que le thalle foliacé de Xanthoria parietina se développe, après le contact entre les deux symbiotes, en donnant d'abord un massif cellulaire possédant tous les caractères d'une sorédie (fig. 10); le développement est rapide, apparemment inorganisé et caractérisé par de nombreuses divisions algales. Les cellules du phycosymbiote ont un diamètre inférieur à celui qu'elles auront dans le thalle achevé. Les

hyphes basales s'allongent, d'abord verticalement, puis horizontalement, entraînant des algues et constituant une première couche photosynthétisante (fig. 11), c'est le thalle primaire. Le thalle adulte définitif (fig. 12) sera une formation secondaire - ou thalle secondaire - produite par le thalle primaire selon le mécanisme suivant: un faisceau d'hyphes s'allonge au sein du thalle primaire, d'abord verticalement puis horizontalement; entre elles se trouvent des algues. La structure de l'organisme est déjà celle du thalle adulte. Il y a donc une succession de deux phases morphogénétiques distinctes des points de vue morphologique, cytologique et structural.

B. Thalle fruticuleux

Le thalle fruticuleux de l'Usnea soreidiifera se forme selon un mode plus complexe (LALLEMANT 1984 b). Son développement a été étudié à partir des sorédiées que forme cette espèce. Au début, celles-ci semblent se creuser, l'extrémité des hyphes périphériques s'épaissit et devient coalescente puis forme un cortex: le thalle primaire est ainsi constitué (fig. 13). Puis un faisceau d'hyphes s'allonge, se ramifie, conférant au jeune lichen une forme de languette (fig. 14) comparable et de même valeur que le thalle secondaire du X. parietina qui, lui, avait vu son évolution s'arrêter à ce point. Chez l'U. soreidiifera, au contraire, elle se poursuit car un nouvel axe de croissance vertical se manifeste, donnant un ensemble constitué d'un cortex, d'une couche photosymbiotique au réseau d'hyphes très lâche, et d'une médulle centrale, le tout présentant une symétrie radiale (fig. 15). Cet axe va se ramifier et composer l'appareil fruticuleux caractéristique du genre: la partie la plus développée du thalle est donc une formation tertiaire - ou thalle tertiaire. Chez ces deux espèces, le thalle n'est pas acquis d'emblée, mais il est le résultat d'un processus complexe dont le déterminisme reste à élucider.

C. Thalle squamuleux

L'Endocarpon pusillum est un Pyrénolichen terricole à thalle squamuleux. Il est constitué de squamules reliées les unes aux autres par un réseau de rhizomorphes souterrains purement mycéliens (fig. 16). Une squamule semblable à celle qui est représentée à la figure 17 peut se former, selon

STAHL (1877), à partir d'une masse algo-fongique issue du développement de spores qui sont accompagnées, chez cette espèce, d'algues hyméniales (au cours de l'ontogénèse, les périthèces de cette espèce sont envahis par des algues provenant de la squamule, ce qui est très rare, et de diamètre environ deux fois moindre). Ainsi se forment, vers le bas, des rhizomorphes qui ont pénétré dans le sol et, vers le haut, une squamule aérienne portée par ceux-ci. Des études récentes (WAGNER 1984; WAGNER et LETROUIT-GALINOU à paraître) ont montré que certains rhizomorphes en voie d'allongement peuvent porter, à leur extrémité, des squamules (fig. 18) de dimensions souvent très faibles par rapport aux précédentes (fig. 17). L'extrémité des rhizomorphes est donc sensible à la présence d'algues symbiotes rencontrées dans le sol. A leur contact, les nouvelles hyphes rhizomorphiques produites se modifient (fig. 19 et 20) et le diamètre des algues augmente dès qu'elles sont engagées dans la symbiose: il passe de 2,1 μm (diamètre moyen des algues symbiotes dans le sol) à 5,8 μm (diamètre moyen des algues dans la squamule). Dans un premier temps, la croissance intéresse l'ensemble de la squamule (fig. 20), dans un deuxième temps, elle se localisera au niveau de la zone marginale qui acquiert alors sa structure caractéristique, conférant à la squamule la polarité dorsi-ventrale qu'elle gardera désormais (fig. 21 et 9). Ces squamules néo-formées sont elles-mêmes capables de produire des rhizomorphes dont les extrémités peuvent, à leur tour, porter de nouvelles squamules. Ce type de thalle diffère des deux précédents, non seulement par la simple présence de rhizomorphes, mais aussi par le mode de croissance très particulier du thalle. Nous verrons dans la deuxième partie de cet article la signification de ces phénomènes morphogénétiques.

BIBLIOGRAPHIE

- AHMADJIAN V. et JACOBS J.B., 1982. - Artificial reestablishment of lichens. III. Synthetic development of Usnea strigosa. Journ. Hattori Bot. Lab. 52, 393-399.
- AHMADJIAN V., RUSSEL L.A. and HILDRETH K.C., 1980 - Artificial reestablishment of lichens. I. Morphological interactions between the phycobionts different lichens and the mycobionts Cladonia cristatella and Lecanora chrysoleuca. Mycologia, 72, 73-79.
- CHADEFAUD M., 1952. - La leçon des algues. Ann. Biol. 28, 9-25.

- CHADEFAUD M., 1960. - Les végétaux non vasculaires (Cryptogamie). Dans Traité Botanique systématique. Vol. I. Editeurs: L. EMBERGER et M. CHADEFAUD. Editions Masson et Cie, Paris.
- JAHNS H.M., 1979. - Die Neubesiedlung von Baumrinde durch Flechten I. Nat. und Mus. 109, 88-94.
- JAMES P.V. et HENSSEN A., 1976. - The morphological and taxonomical significance of cephalodia. Dans Lichenology, progress and problems. Academic Press. pp. 22-77.
- LALLEMANT R., 1983. - Quelques problèmes de morphogénèse dans la symbiose lichénique: étude descriptive et expérimentale. Thèse. Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- LALLEMANT R., 1984 a.-Etude de la formation du thalle de quelques lichens. I. L'ontogénèse du thalle du Discolichen Xanthoria parietina (L.) Beltr. Beitr. Biol. Pflanzen. 59, 95-103.
- LALLEMANT R., 1984 b. - Etude de la formation du thalle de quelques lichens. III. L'ontogénèse du thalle du Discolichen Usnea sorediifera (Arn.) Mot. Beitr. Biol. Pflanzen. 59, 113-119.
- LALLEMANT R. et AVNAIM M., 1984. - Etude de la formation du thalle de quelques lichens. II. L'ontogénèse du thalle du Discolichen Pseudevernia furfuracea (L.) Zopf. Beitr. Biol. Pflanzen. 59, 105-111.
- LALLEMANT R., BOISSIERE J.C., BOISSIERE M.C., LECLERC J.C., VELY P. et WAGNER J., 1986. - La symbiose lichénique: approches nouvelles. Bull. Soc. Bot. fr. 133. Actual. Bot. 1986 (2) 41-79.
- LETROUIT-GALINOU M.A., 1969. - Remarques sur le thalle, les isidies et rhizines du Parmelia conspersa Ach. (Discolichen, Parméliacée). Bull. Soc. Bot. Fr. 116, 1-14.
- LETROUIT-GALINOU M.A., 1971. - Etudes sur le Lobaria laetevirens (Light.) Zahlb. (discolichen, Stictacée). I. Le thalle, les apothécies, les asques. Le Botaniste, série LIV, fascicules I-VI, 189-234.
- LETROUIT-GALINOU M.A. et LALLEMANT R., 1971. - Le thalle, les apothécies et les asques du Peltigera rufescens (Weis) Humb. (Discolichen, Peltigéracée). Lichénologist, 5, 59-88.
- MARTON K. et GALUN M., 1976. - In vitro dissociation and reassociation of the symbionts of the lichen Heppia echinulata. Protoplasma, 87, 135-143.
- STAHL E., 1877. - Beitrage zur Entwicklungsgeschichte der Flechten. Leipzig.

WAGNER J., 1981. - Isolement et culture d'algues de quelques lichens. Rapport de D.E.A. Université Pierre et Marie Curie, Paris.

WAGNER J., 1984. - Etude du thalle et des périthèces du Pyrénolichen Endocarpon pusillum Hedw. Thèse de Doctorat de 3ème Cycle. Université Pierre et Marie Curie. Paris pp. 14-16.

WAGNER J. et LETROUIT-GALINOU M.A., (à paraître). Structure et ontogénèse du thalle squamuleux du lichen Endocarpon pusillum Hedw. (Pyrénolichen, Verrucariacées). Can. J. Bot.

F I G U R E S

FIGURES

PLANCHE I

FIGURE n°1 : Antithamnion sarnience. Algue à structure cladomienne uni-axiale (d'après CHADEF AUD 1960).

a: axe; co: cellule coxale; p: pleuridie.

FIGURE n°2 : Nemalion multifidum. Algue à structure cladomienne multi-axiale (d'après CHADEF AUD 1960).

aa: filaments axiaux; p: pleuridie.

FIGURE n°3 : Scinaia furcellata. Algue à structure cladomienne multi-axiale avec cortex pleuridien (d'après CHADEF AUD 1960).

aa: filaments axiaux; p: pleuridie; zc: cortex pleuridien.

FIGURE n°4 : Interprétation schématique de la structure pseudo-cladomienne (d'après WAGNER 1984).

al: axe à allongement limité; fl: filament né latéralement ayant la même valeur que celui qui lui a donné naissance; pp: pseudo-pleuridie

FIGURE n°5 : Thalle du Parmelia conspersa. Extrémité d'un lobe en coupe longitudinale axiale; noter les bases décurrentes des pleuridies dorsales et ventrales (d'après LETROUIT-GALINOU 1969).

pd: pleuridie dorsale; pv: pleuridie ventrale.

FIGURE n°6 : Thalle du Parmelia conspersa. Extrémité d'un lobe en coupe longitudinale axiale; noter les pleuridies terminales en bouquet (d'après LETROUIT-GALINOU 1969).

fa: filaments axiaux; pd: pleuridie dorsale; pv: pleuridie ventrale.

FIGURE n°7 : Thalle du Lobaria laetevirens. Coupe longitudinale axiale de la marge d'un lobe thallin (d'après LETROUIT-GALINOU 1971).

ci: cortex inférieur; cx: cortex supérieur; fa: filaments axiaux; g: algue et couche algale; m: médulle; p d: pleuridie dorsale.

FIGURE n°8 : Thalle du Peltigera rufescens. Structure de la marge du thalle (d'après LETROUIT-GALINOU et LALLEMANT 1971).

cx: cortex thallin; fa: filaments axiaux; g: couche algale; m: médulle; re: pleuridies dorsales; rv: pleuridies ventrales.

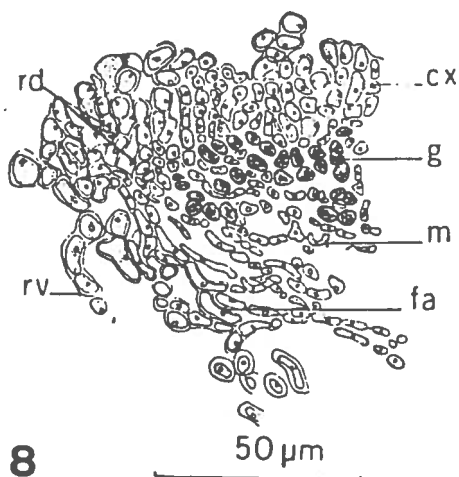
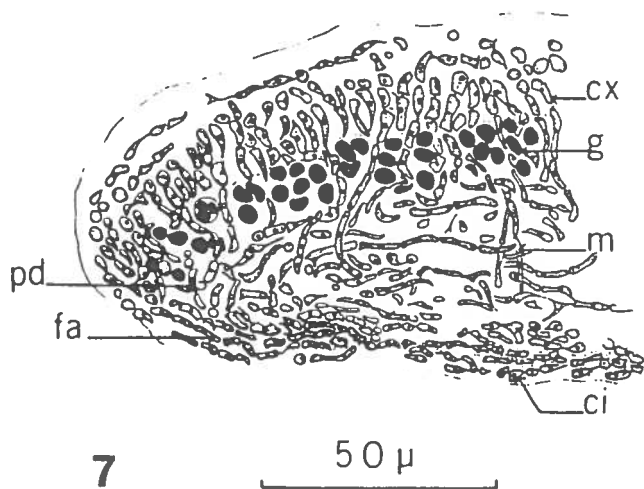
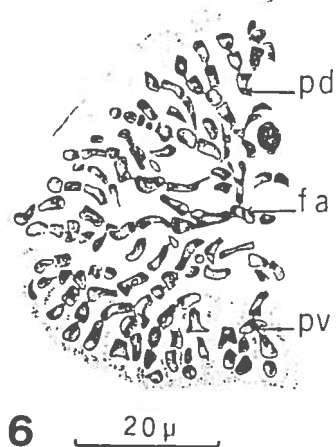
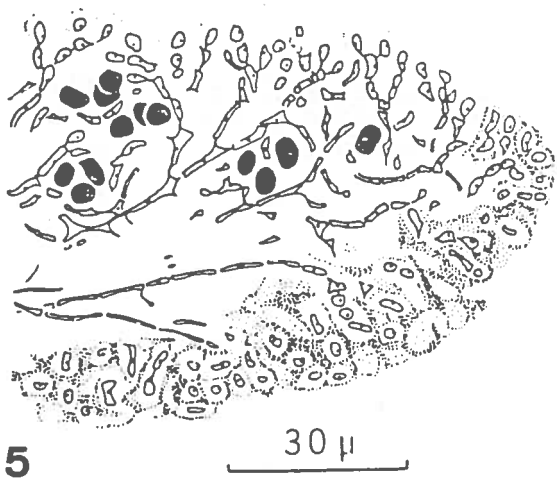
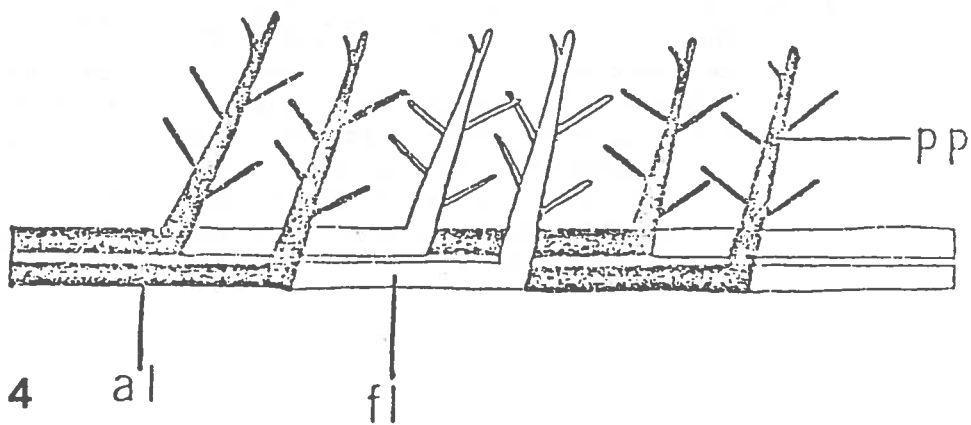
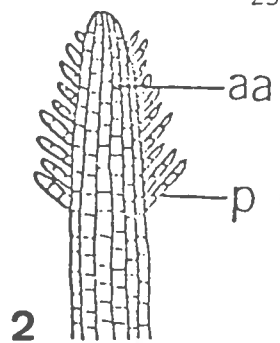
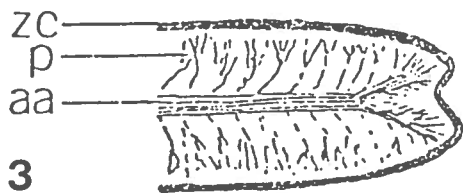
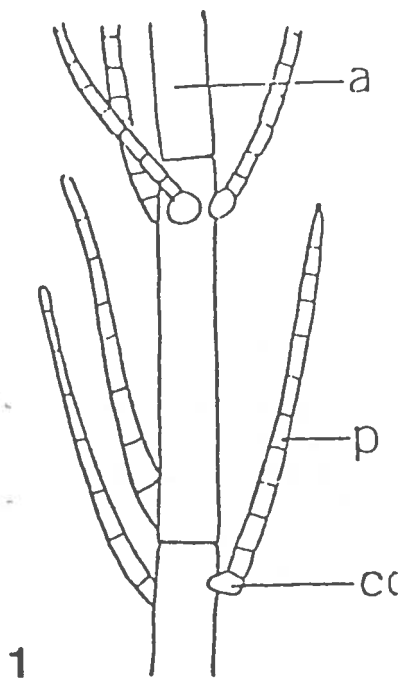


PLANCHE II

FIGURE n°9 : Thalle de l'Endocarpon pusillum. Structure de la marge du thalle (d'après WAGNER et LETROUIT-GALINOU, à paraître).

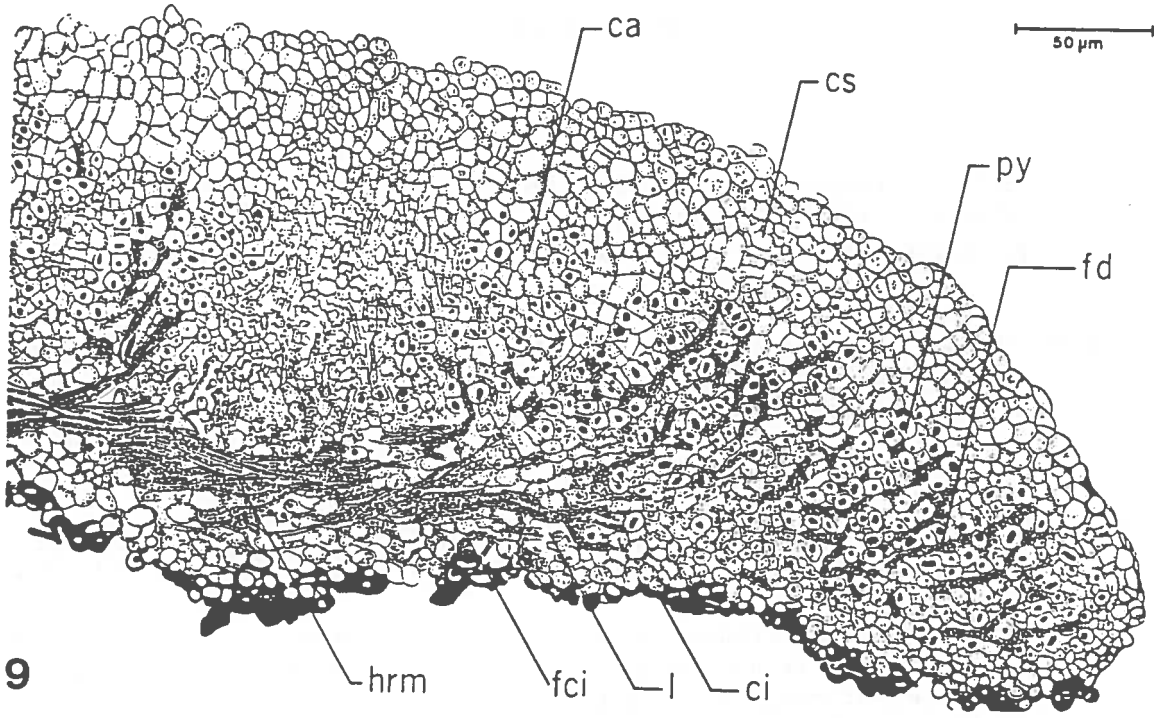
ca: couche algale; ci: cortex inférieur; cs: cortex supérieur; fci: filament du cortex inférieur; fd: filament de la couche algale; hrm: hyphe de type rhizomorphique; l: lacune; py: algue symbiote. Les filaments fd ont la valeur de pleuridies ou de pseudo-pleuridies; dans les deux cas, elles seraient issues du fonctionnement des hyphes de types rhizomorphiques qui, chez l'E. pusillum, occupe la place de la médulle en arrière de la marge.

FIGURE n°10 : Ontogénèse du thalle du Xanthoria parietina. Stade sorédial (d'après LALLEMANT 1984 a).

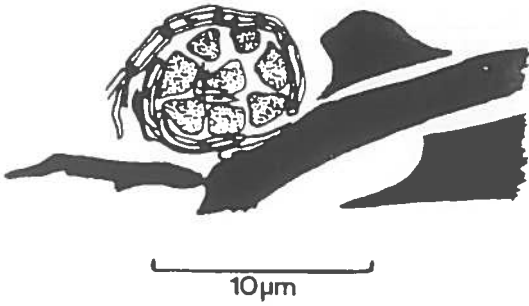
FIGURE n°11 : Ontogénèse du thalle du Xanthoria parietina. Cortication du disque primaire ou thalle primaire (d'après LALLEMANT 1984 a).
c: cortex; g: couche algale; h: hyphe mycélienne.

FIGURE n°12 : Ontogénèse du thalle du Xanthoria parietina. Développement du thalle secondaire (d'après LALLEMANT 1984 a).

ci: cortex inférieur; cs: cortex supérieur; dp: disque primaire; f: faisceau initial du thalle secondaire; g: algue; m: médulle; za: zone d'accroissement du thalle.



9



10



11



PLANCHE III

FIGURE n°13 : Ontogénèse du thalle de l'Usnea soreidiifera. Disque primordial (d'après LALLEMANT 1984 b).

g: algue symbiote; h: hyphe mycélienne.

FIGURE n°14 : Ontogénèse du thalle de l'Usnea soreidiifera. Formation du thalle secondaire (d'après LALLEMANT 1984 b)

d: disque primaire; l: languette.

FIGURE n°15 : Ontogénèse du thalle de l'Usnea soreidiifera. Formation du thalle tertiaire, ici le thalle définitif (d'après LALLEMANT 1984 b).

cd: cortex du disque primordial; cf: cortex du filament tertiaire; cl: cortex de la languette secondaire; d: disque primordial; g: algue symbiote; m: médulle = faisceau pseudo-cladomien; pf: pseudo-pleuridie du faisceau tertiaire; pl: pseudo-pleuridie de la languette secondaire assurant par leurs ramifications la formation du cortex de celle-ci.

FIGURE n°16 : Thalle de l'Endocarpon pusillum dégagé du sol. Groupe de squamules portées par un réseau de rhizomorphes (d'après WAGNER in LALLEMANT et al. 1986).

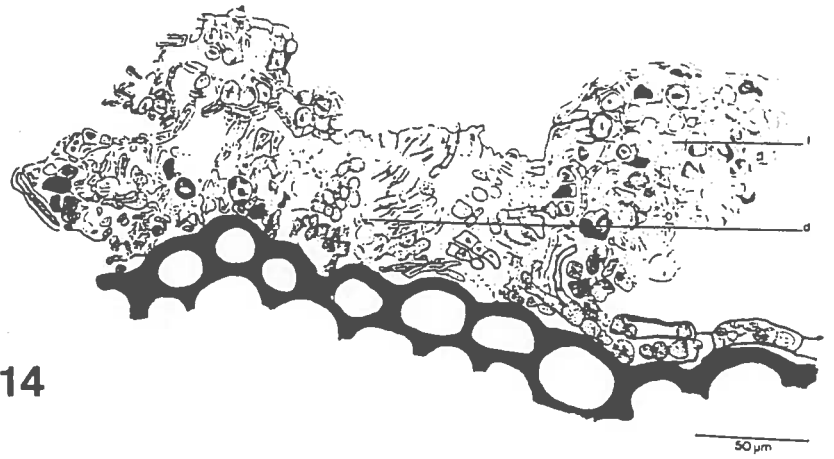
rh: rhizomorphe; sp: squamule.

FIGURE n°17 : Thalle de l'Endocarpon pusillum. Dessin d'une squamule dégagée du sol portée par des rhizomorphes (d'après WAGNER in LALLEMANT et al. 1986).

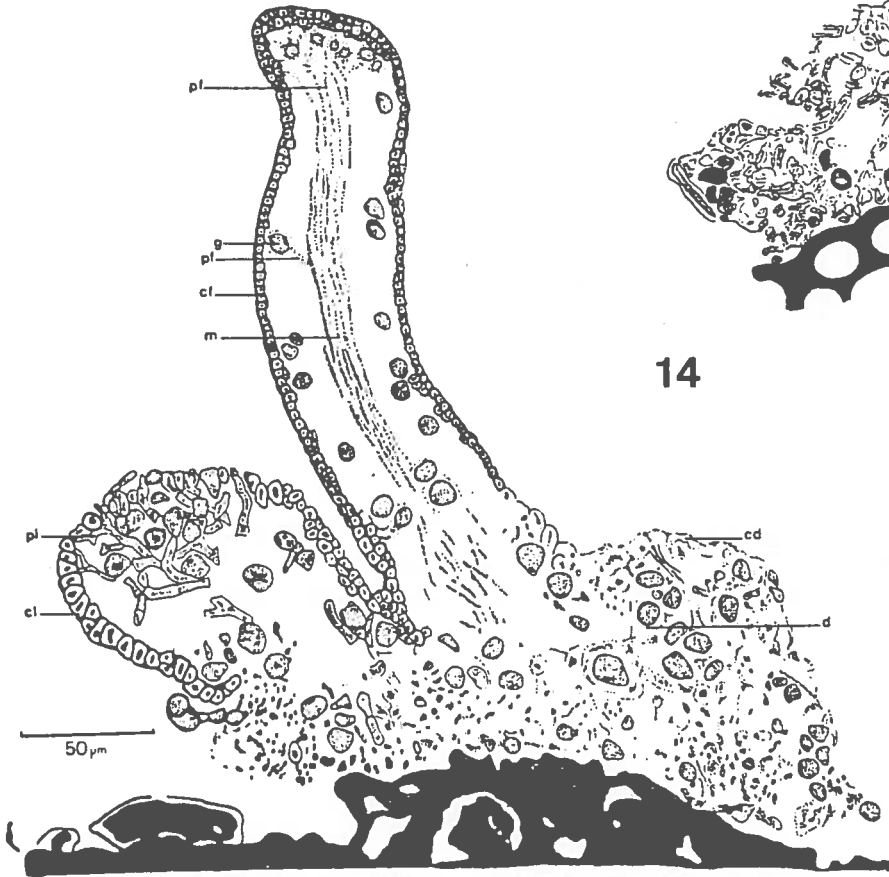
ns: niveau de la surface supérieure du sol; os: ostiole; sq: squamule; rh: rhizomorphe.

FIGURE n°18 : Thalle de l'Endocarpon pusillum. Extrémité d'un rhizomorphe portant une petite squamule (d'après WAGNER in LALLEMANT et al. 1986).

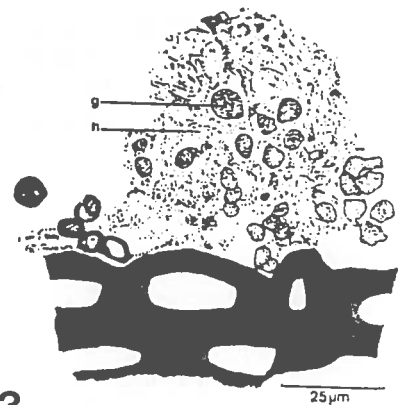
rh: rhizomorphe; sq: squamule.



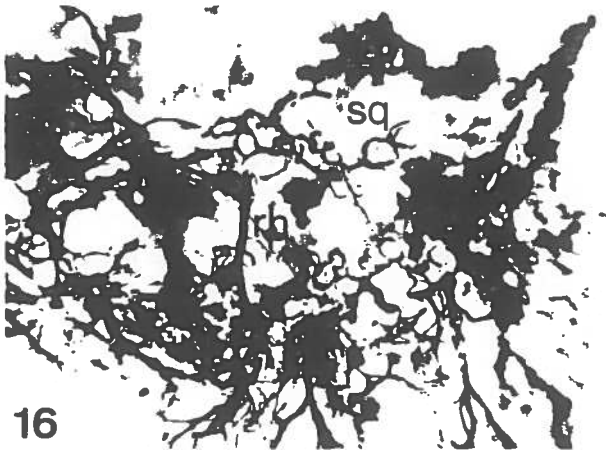
14



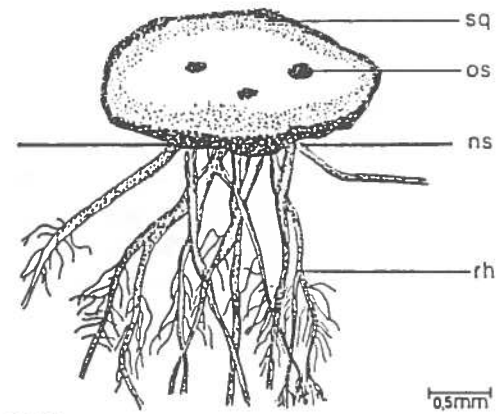
15



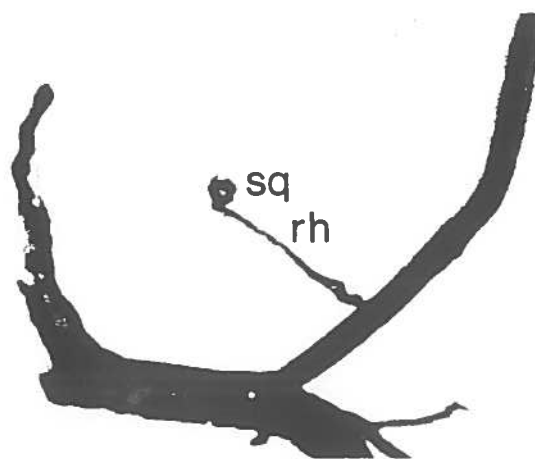
13



16



17



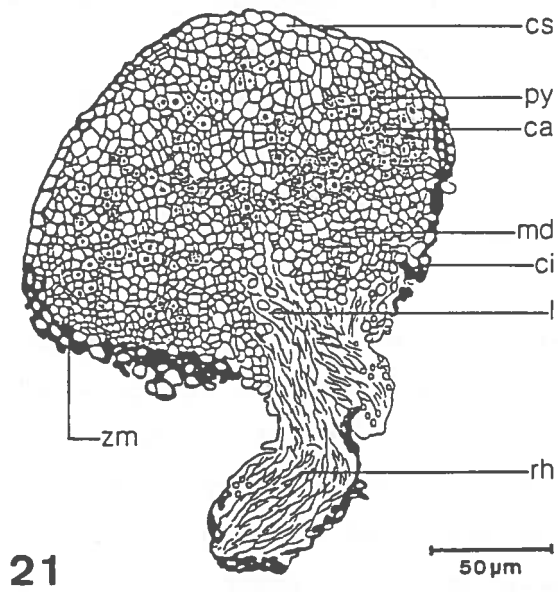
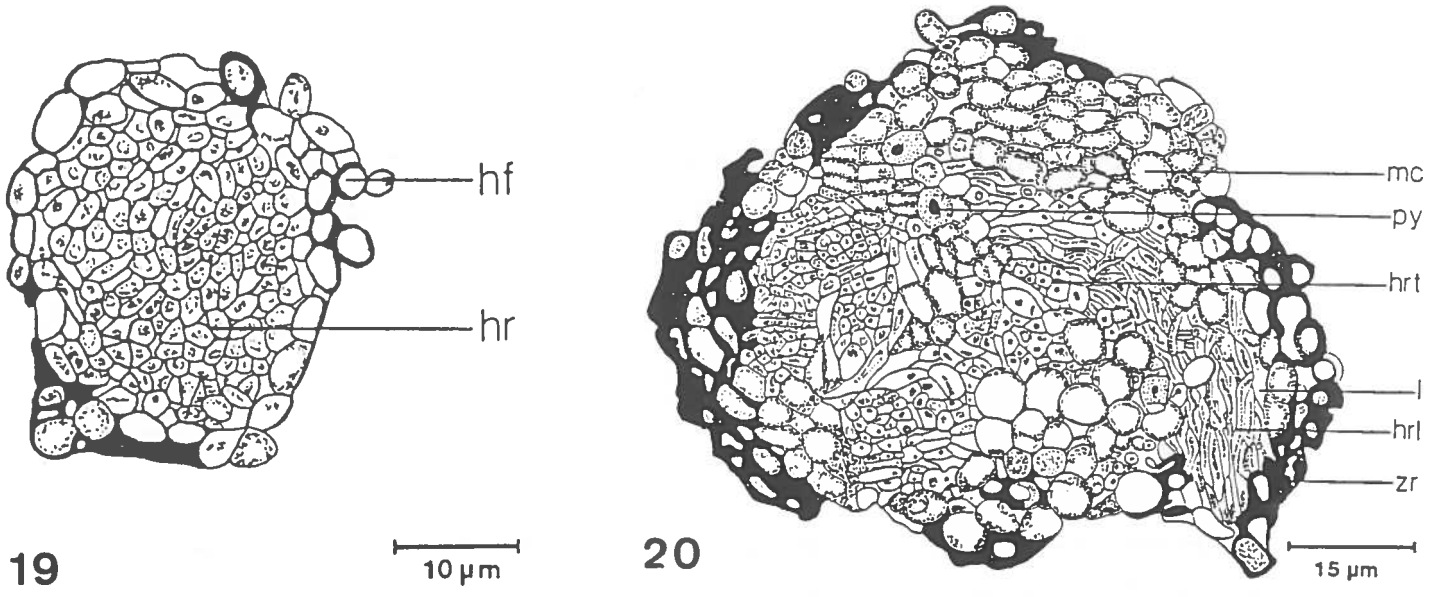
18

PLANCHE IV

FIGURE n°19 : Thalle de l'Endocarpon pusillum. Coupe transversale d'un rhizomorphe (d'après WAGNER in LALLEMANT et al. 1986).
hf: hyphe périphérique plus volumineuse que les plus internes; hr: hyphe rhizomorphe.

FIGURE n°20 : Thalle de l'Endocarpon pusillum. Coupe transversale d'un rhizomorphe dans lequel des algues ont été incluses au cours de sa croissance (d'après WAGNER in LALLEMANT et al. 1986).
hrl: hyphe rhizomorphe coupée longitudinalement; hrt: hyphe rhizomorphe coupée transversalement; l: lacune; mc: hyphe non rhizomorphe
py: algue symbiote; zr: cortex du rhizomorphe.

FIGURE n°21 : Thalle de l'Endocarpon pusillum. Coupe radiale d'une jeune squamule dont la zone marginale vient de se former (d'après WAGNER 1984).
ca: couche algale; ci: cortex inférieur; cs: cortex supérieur; l: lacune; md: médulle; py: algue symbiote; rh: rhizomorphe.



HYSTERESIS DE REPONSE DE LA VEGETATION LICHENIQUE
A L'EVOLUTION DE LA POLLUTION : ANALYSE EN TERME
DE DYNAMIQUE DES POPULATIONS

Jean BEGUINOT (*)

INERTIAL EFFECTS IN POPULATION DYNAMIC AS A CONTRIBUTIVE
EXPLANATION TO THE DELAYED ANSWER OF LICHENS VEGETATION
TO THE EVOLUTION OF AIR POLLUTION

SUMMARY

Several recent reports stress on significant delays observed in the answer of lichen vegetation to the stabilisation or regression of air pollution, thus leading to appreciable discrepancy with the lichen-pollution correlation indexes previously derived during the increasing pollution stages. The classical inertial phenomena involved in the dynamic of populations exposed to evolutive environmental conditions may be a major cause of this unexpected delayed answer of lichen cover reaction to the improvement of air purity. The purpose of this preliminary work is to obtain, through simplified theoretical modelisation, some insights in the relevance, importance and mechanisms of this contribution of populations dynamic and to bring some enlightenment in the role of relevant parameters considering typically high degrees of lichens depletion at the end of increasing pollution stage (lichen cover ratios reduced to a few per-cent of suitable substrate area), delays as long as five to ten times the reproductive lag of species are predicted, assuming no external supply of diaspores from unpolluted adjacent areas. Should even weak external supplies exist, a substantial reduction of these answer delays is expected, but delays remain yet notable even for relatively high external supply ratio of diaspores.

(*) Association Française de Lichénologie. Laboratoire de cryptogamie.
Université PARIS VI 75230 PARIS

INTRODUCTION

La corrélation entre emprise urbaine ou industrielle (en particulier son influence sur le niveau de pollution atmosphérique acide) et degré de raréfaction / disparition locale des espèces lichéniques corticoles ou saxicoles est aujourd'hui bien établie et largement reconnue, suite à de très nombreuses observations et études convergentes menées en de nombreux points du globe. Les efforts menés depuis quelques années en vue de stabiliser voire réduire le degré de pollution atmosphérique commencent à porter leurs fruits et incitent à suivre leurs conséquences attendues sur le couvert lichénique. Or, les observations effectuées très récemment dans ce sens (en particulier BELANDRIA et ASTA 1986; VAN HALUWYN et LEROND 1986) semblent indiquer que la restauration du couvert lichénique corticole s'avère être sensiblement plus lente que ne le laisseraient prévoir les échelles de corrélation lichens - pollution établies pendant la phase antérieure de pollution croissante, tout au moins pour les grandes agglomérations ou conurbations (à la différence cependant de ce qui est observé pour les sources de pollution industrielles isolées, insérées dans un environnement campagnard: cf, par exemple SKYE and HALLBERG 1969, PYATT 1970).

Cette réponse différée de la végétation lichénique à l'amélioration de la pureté atmosphérique est généralement attribuée à différentes causes impliquant l'environnement local, telles que manque de phorophytes convenables ou acidification rémanente des écorces dans le cas des espèces corticoles. Bien que ce type de causalité puisse en effet contribuer à expliquer dans une certaine mesure et tout au moins au début, les retards observés à la restauration du couvert lichénique, il semble cependant intéressant d'examiner une autre explication complémentaire, d'ailleurs susceptible d'agir à plus long terme: la classique hystérésis de réponse des populations placées dans des conditions environnementales variables dans le temps. Cet effet d'hystérésis résulte, comme on le verra, de la non simultanété évidente entre germination et âge reproducteur. Cette non simultanété conduit alors, en conditions environnementales évolutives, à des écarts croissants dans le temps entre le recouvrement effectif et ce qu'il serait en situation théorique d'équilibre instantané avec les conditions environnementales au même moment. De ce fait, un désaccord croissant s'établit entre l'évolution

environnementale et la réponse - toujours différée - du couvert lichénique et ce, aussi bien en phases de pollution croissante que décroissante. Cet effet d'hystérésis, conséquence de l'inertie dynamique des populations, est, selon nous, de nature à constituer une des causes majeures du désaccord qui commence à apparaître entre cinétique observée de restauration du couvert lichénique en phase de dépollution et ce que laisserait prévoir les échelles de corrélation lichens-pollution établies antérieurement pendant les phases de pollution croissante.

En vue de donner un premier aperçu théorique de l'ampleur qu'est susceptible de prendre ce phénomène d'hystérésis, une modélisation très schématique de la dynamique de populations lichéniques en environnement évolutif a été utilisée, selon une approche plus analytique et pédagogique que précisément prédictive. Les résultats en sont discutés tout d'abord sous l'angle des mécanismes impliqués puis en termes d'importances relatives des rôles des principaux paramètres influants, en insistant en particulier sur la contribution majeure des efforts de diaspores extérieurs à la zone polluée.

2. La modélisation schématique

En vue, à la fois, de simplifier les calculs et rendre plus accessible l'analyse des mécanismes impliqués, les hypothèses simplificatrices suivantes ont été adoptées:

- étendue de la zone polluée grande vis à vis de la distance moyenne de dispersion des diaspores,
- conditions écologiques uniformes sur les substrats convenables dans toute l'étendue de la zone polluée,
- populations équiennes (tous les individus de même âge au même moment),
- période fertile des thalles supposée concentrée à l'issue de la vie des individus (c'est à dire âge reproductif identifié à la durée de vie; cette durée sera désignée dans la suite par "génération"),
- Développement des thalles essentiellement parallèlement au substrat (espèces foliacées ou crustacées).

Dans ces conditions et considérant, pour le moment, la zone polluée isolée de tout apport extérieur de diaspores, le taux de recouvrement S' d'une portion de substrat convenable à l'issue d'une génération donnée i est reliée au taux de recouvrement S à l'issue de la génération précédente $i-1$ par l'équation :

$$S' = 1 - \exp - (rS) \quad (1)$$

où r représente le taux de reproduction intrinsèque modifié (produit du taux de fertilité [nombre moyen de diaspores émises par un thalle adulte entier à l'issue de la génération $i-1$] par la proportion aréale de substrats convenables dans la zone polluée [par exemple phorophytes dans le cas des espèces corticoles] par la probabilité de germination des diaspores sur substrats convenables, à l'origine de la génération i).

L'équation (1) exprime classiquement la restriction imposée à l'accroissement potentiel exponentiel des populations, du fait de la compétition inter-individuelle (chevauchements ou blocages entre thalles adjacents venant au contact): cf annexe. Le taux de recouvrement Se , à l'équilibre avec des conditions environnementales fixées (correspondant à une valeur donnée r du taux de reproduction intrinsèque), se déduit immédiatement de (1) par l'expression implicite :

$$Se = 1 - \exp(-r Se) \quad (2)$$

Dans la suite et toujours dans un souci de simplification on considèrera que la pollution atmosphérique n'affecte que les taux de fertilité et probabilité de germination des diaspores. il est bien entendu qu'en réalité, serait à ajouter l'effet défavorable sur la cinétique de croissance des thalles et donc en particulier sur leur taille "adulte".

3. Hystérésis de réponse du recouvrement à l'évolution des conditions environnementales: son importance, ses causes, les paramètres influants,

3. 1 Le phénomène d'hystérésis modélisé sur un exemple typique.

On s'intéressera pour le moment au cas d'une population monospécifique. Soit donc à titre d'exemple une espèce lichénique dont le taux de recouvrement à l'équilibre, sur substrat convenable et en atmosphère non polluée, s'élève à 95% par exemple (ce qui correspond à un taux r de 3.13: équation (2)). A partir de ces conditions initiales s'instaure une pollution allant croissante sur une durée égale à 10 générations (10 G). on supposera par exemple que cette pollution, régulièrement croissante, détermine une décroissance linéaire du taux de reproduction r , de 0.3 par génération, ramenant ainsi r à une valeur de 0.14 au bout des 10 générations de phase polluante (figure 1 b). L'évolution correspondante du recouvrement à l'issue de chaque génération, calculée par itérations de l'équation (1) et présentée sur la figure

1a, conduit à un taux de recouvrement égal à 1.7% en fin de phase de pollution croissante. On supposera ensuite le démarrage immédiat d'une phase de dépollution progressive se réalisant avec la même cinétique - au signe près - que lors de la phase d'instauration de la pollution (fig. 1b). On envisage en premier lieu ce cas d'école afin de pouvoir comparer commodément les évolutions du couvert lichénique en phase de détérioration puis d'amélioration de la pureté de l'air. Dans ce même souci, il sera commode d'adopter une convention de représentation graphique usuelle dans les études d'hystérésis, consistant, à partir de la figure 1, à replier la courbe "aller" sur la courbe "retour" pour générer la figure 2. Cette nouvelle représentation offre l'avantage de situer sur une même verticale les niveaux de recouvrement correspondant aux passages "aller et retour" par une même valeur instantanée de r , c'est à dire par un même niveau instantané du degré de pollution. On visualise ainsi directement l'écart de réponse (hystérésis) du recouvrement dans les mêmes conditions instantanées, selon qu'il s'agit de la phase de progression ou de régression de la pollution.

On observe, dans le cas a priori typique envisagé ici (réduction du couvert de 95% à environ 2% en 10 générations de phase polluante croissante) un effet d'hystérésis (écart à l'équilibre) important conduisant à mêmes niveaux de pollution instantanés à des écarts considérables entre recouvrements en phases de pollution croissante et décroissante. Ainsi par exemple, à niveaux de pollution instantané respectivement égaux aux 3/4, moitié et 1/4 du niveau de pollution maximum, les recouvrements en phases croissante et décroissante de pollution et le recouvrement tel qu'il serait à l'équilibre avec la pollution instantanée (équation (2)) sont rappelés ci-dessous :

d° pollution instantanée	3/4 maxi	1/2 maxi	1/4 maxi
S, en phase poll. croiss.	41%	74%	89%
S, en phase poll. décroiss.	0.56%	1.2%	9%
Se à l'équilibre	0%	67%	88%

En outre, on notera (fig. 2) que non seulement la cinétique de restauration en phase de dépollution est lente mais que son démarrage lui même est

nettement différé: le recouvrement en début de phase dépolluante continue en effet à décroître légèrement et ce tant que le recouvrement à l'équilibre au même moment lui est inférieur. La phase de restauration proprement dite ne s'amorce qu'ensuite.

3.2 Les mécanismes en cause

Le phénomène d'hystérésis résulte de ce qu'une population placée dans un contexte environnemental variable dans le temps n'est jamais en équilibre avec les conditions environnementales du moment, situation tout à fait générale, en rien spécifique du problème envisagé ici. Cet écart à l'équilibre résulte lui même d'un phénomène de retard de l'effet par rapport à la cause (hystérésis au sens littéral): le fait que le recouvrement à l'issue d'une génération donnée est directement lié non pas aux conditions actuelles mais à celles qui prévalaient une génération plus tôt au moment de l'émission puis de la germination des diaspores qui ont donné lieu à la génération actuelle (laissant de côté ici, comme convenu, les effets de l'environnement sur la cinétique de croissance). Dès lors, selon que les conditions environnementales sont en cours de dégradation (resp. d'amélioration), le recouvrement observé sera plus élevé (resp. plus faible) que celui qui serait obtenu en situation théorique d'équilibre avec l'environnement du moment. De plus, l'écart observé à l'issue d'une génération donnée retentit dans le même sens sur la génération suivante de sorte qu'au fil des générations l'écart à l'équilibre tend à s'amplifier en raison géométrique du nombre de générations.

On s'explique ainsi les retards importants à la détérioration puis à la restauration du couvert lichénique et, par conséquent, les écarts considérables observés, à même degré de pollution instantanée, entre couverts en cours de dégradation puis de restauration.

On notera d'autre part que le diagramme d'hystérésis est nettement dissymétrique par rapport à la courbe d'équilibre en dépit de l'évolution symétrique de la pollution: le retard en phase de restauration est comparativement bien plus accusé (figure 2). Deux causes sont conjointement responsables de cette dissymétrie:

- d'une part, tandis que la phase de pollution croissante s'instaure à partir d'un couvert initial en équilibre hors pollution, la situation du couvert au départ de la phase de dépollution progressive est - elle - hors d'équilibre par excès, en raison de l'hystérésis de réponse pendant

la phase décroissante. De ce fait, dans un premier temps, le recouvrement continue à décroître lentement, malgré l'amélioration progressive de la pureté atmosphérique et ce jusqu'à ce que les niveaux de recouvrement à l'équilibre et effectif se rejoignent. Ensuite seulement s'amorce la restauration progressive du couvert lichénique, qui se trouve donc sensiblement différée (Ainsi dans l'exemple numérique traité ici (figure 2) le recouvrement commence d'abord par décroître légèrement, de 1.7% à 0.55%, pendant deux générations car le niveau d'équilibre se maintient alors nul, et ne commence à croître très progressivement qu'à partir de la troisième génération).

- d'autre part, la remontée du taux de couverture lichénique démarre alors elle même très lentement pour ne s'accélérer fortement qu'ensuite. Ce réamorçage très lent s'explique par le faible niveau auquel a chuté le recouvrement; phénomène bien classique en croissance exponentielle. Cette seconde contribution serait, de fait, moins marquée pour une espèce plus résistante ayant moins décliné à l'issue de la phase de pollution croissante (figure 3). Cependant le caractère plus prononcé de l'hystérésis en retour reste de règle tout à fait générale.

3.3. Les paramètres influants

3.3.1. Le facteur temps (cinétique)

L'écart à l'équilibre, responsable du phénomène d'hystérésis, étant directement lié à l'amplitude de variation des conditions environnementales pendant la durée d'une génération (plus exactement durant le "time lag" reproductif selon la terminologie de la dynamique des populations) on doit donc s'attendre à ce que l'hystérésis soit fonction croissante de cette amplitude. L'effet d'hystérésis doit ainsi être d'autant plus marqué que la cinétique de détérioration / restauration des conditions environnementales est rapide. A titre d'illustration de cette dépendance, sont présentées sur la figure 4 les réponses du couvert lichénique à un même cycle de pollution-dépollution (r décroissant puis croissant de 3.14 à 0.14) selon la cinétique de ce cycle, exprimée par la durée T de chaque phase de pollution. Sont ainsi comparées les réponses pour $T = 10$ G (cas évoqué précédemment), $T = 5$ G et $T = 20$ G (Afin de faciliter cette comparaison, ces trois durées T distinctes sont artificiellement représentées avec une même amplitude: le temps a été ainsi graphiquement contracté (resp. dilaté) d'un facteur 2 pour $T = 20$ G et $T = 5$ G).

Dans la phase de pollution croissante on observe bien le renforcement attendu du retard à la dégradation du couvert avec l'accélération de la cinétique de pollution. Pour n'apparaître pas franchement spectaculaire,

l'effet reste cependant très significatif: recouvrements à l'issue de la phase de pollution croissante de 5.3%, 1.7%, 0.19% pour T = 5 G, 10 G, 20 G respectivement soit un écart d'un facteur 28 sur les recouvrements pour un facteur 4 sur la cinétique de pollution.

Les réponses du recouvrement pendant la phase de dépollution progressive sont sensiblement altérées dans le détail mais peu affectées globalement par la cinétique de dépollution. Ceci résulte d'un effet de compensation entre, d'une part, l'effet direct de la cinétique (qui tend à renforcer l'hystérésis) et d'autre part un effet induit, de sens opposé, résultant du niveau de recouvrement atteint au moment de la pollution maximum: ce dernier, on l'a vu est d'autant plus élevé que la cinétique de pollution croissante est rapide, facteur évidemment favorable à une restauration accélérée du couvert en phase ultérieure de dépollution (§ 3.2). De fait, si l'on partait d'un même niveau de recouvrement à l'origine de la phase dépolluante (disons 1.7% cas correspondant à T = 10 G), on observerait bien alors l'accroissement attendu de l'hystérésis de restauration du couvert avec la cinétique de dépollution : figure 5.

3.3.2. Le facteur apport extérieur de diaspores

On a traité jusqu'ici le cas d'un système soumis à pollution idéalement isolé, privé de tout apport extérieur de diaspores et ne se survivant par conséquent, d'une génération à la suivante, que par sa propre production de diaspores. Cette situation n'est bien entendu jamais réalisée strictement encore que le cas des grandes conurbations s'en approche du fait que, parallèlement à la pollution croissante, se développe à leur périphérie une glacis fortement appauvri en substrats appropriés en particulier pour les espèces corticoles. En revanche ce n'est évidemment nullement le cas pour les implantations industrielles incluses dans un environnement campagnard.

Comme prévisible et déjà plusieurs fois observé, les apports extérieurs de diaspores issues de zones périphériques peu ou pas polluées sont susceptibles d'affecter fortement l'évolution du couvert lichénique en ralentissant la détérioration et surtout en accélérant la restauration lors des phases successives de pollution - dépollution (on a en effet déjà souligné plus haut (§ 3.2) combien cette restauration était ralentie après que le recouvrement ait décliné à des valeurs faibles de l'ordre du pour cent et, par conséquent, le rôle important qui peut être attendu de la part des apports extérieurs de diaspores).

Le nombre de diaspores reçues par unité de surface de substrat étant peu parlant, on se propose d'exprimer le taux d'apport extérieur en diaspores comme la quantité équivalente qui serait fournie de façon interne par un couvert de x%. On a ainsi représenté sur la figure 6 les cas $x = 0\%$ (système totalement isolé), 2% et 10%, les conditions d'instauration - régression de la pollution restant celles de la figure 2. Si l'effet des apports extérieurs de diaspores reste relativement modéré sur le ralentissement de la dégradation du couvert, leur action accélération sur la restauration du couvert en phase de dépollution est en revanche très marquée même pour des apports relativement minimes. Toutefois le phénomène d'hystérésis - bien qu'ainsi réduit - subsiste significativement même avec des apports extérieurs relativement importants.

3.3.3. Le facteur taux de dégradation ultime du couvert

Le retard à la restauration du couvert lichénique est d'autant plus accusé que sa dégradation antérieure à l'issue de la phase de pollution croissante était plus sévère. Ce point a déjà été souligné et développé plus haut (fin § 3.2 et figure 3).

4. Bref examen de quelques autres cas simples

Après avoir analysé en détail la cinétique de restauration du couvert lichénique lors d'une décroissance progressive de la pollution, on se propose d'examiner brièvement quelques autres cas typiques: figure 7 :

- ① : Stabilisation du taux de pollution au niveau maximal atteint,
- ② , ③ , ④ : réduction brutale de la pollution dans des proportions respectives de 25%, 50%, et 100%.

En considérant dans chaque cas, soit l'absence d'apport extérieur de diaspores, soit un apport modéré, équivalent (cf 332) à $x = 2\%$, par exemple.

Les valeurs du taux de reproduction intrinsèque r correspondant aux cas 1, 2, 3, 4 sont respectivement égales à 0.14, 0.89, 1.64, 3.14 (fig. 7 b); conduisant à des recouvrements à l'équilibre de 0%, 0%, 66%, 95% respectivement (équation (2)).

Considérons d'abord le cas d'absence d'apport extérieur de diaspores. L'évolution du recouvrement s'effectue dans le sens d'un rapprochement progressif vers les valeurs d'équilibre correspondantes (fig. 7 a, courbes 1, 2, 3, 4). En particulier, dans les conditions numériques adoptées ici, la stabilisation et la régression de 25% de la pollution n'empêche nullement la décroissance continue du couvert jusqu'à atteindre la valeur d'équilibre nulle.

Les chutes de pollution de 50% et 100% s'accompagnent de restaurations progressives vers les niveaux d'équilibre correspondants, sur des périodes cependant longues: une quinzaine et une demi-douzaine de générations respectivement. Dans l'hypothèse d'un apport extérieur de diaspores équivalent à $x = 2\%$ (figure 7 a, courbes 1', 2', 3', 4') les valeurs d'équilibre vers lesquelles tendent le recouvrement sont plus ou moins nettement modifiées: assez fortement pour le cas 2 (qui passe de 0% à 11%), faiblement pour les cas 1 et 3 (qui passent de 0% à 0.33% et de 66% à 68%), à peine sensible pour le cas 4. Ces effets très différenciés selon les cas, en réponse à une même cause (tout à fait imprévisibles a priori bien qu'explicables a posteriori) montrent, incidemment, tout l'intérêt qu'offre le recours à la modélisation. D'autre part, on observe bien l'effet, attendu cette fois, d'accélération de la restauration du couvert dans les cas 3 et 4 grâce à la contribution des apports extérieurs de diaspores.

5. Cas de peuplements bi- (ou pluri-) spécifiques

Ce sujet sera développé dans un article ultérieur. on se bornera, ici, à préciser que la cinétique de restauration du couvert global subit, en gros, des retards analogues à ceux calculés pour une population monospécifique placée dans des conditions environnementales semblables. En revanche, le retour à l'équilibre des proportions respectives des espèces s'effectue, lui, de manière encore plus lente et d'autant plus que l'écart entre les agressivités relatives des espèces est plus réduit (par agressivité relative on entend la capacité relative d'une espèce à surclasser l'autre lors de rencontres entre thalles). On retrouve ici une règle très générale pour les systèmes interactifs, à savoir que l'approche à l'équilibre du système global est plus rapide que celle de chacune des parties constituantes.

6. Conclusions

Ainsi que déjà suggéré en introduction, le travail présenté ici est une approche de dégrossissage visant à circonscrire l'enveloppe du problème et à servir d'aide à l'interprétation des phénomènes d'hystérésis observés dans la réponse du couvert lichénique à la stabilisation / régression de la pollution atmosphérique. Il ne s'agit donc nullement de proposer un

outil de prévision relativement précis qui requerrait préalablement, à la fois, des modélisations plus affinées et l'accès à des données expérimentales biologiques et environnementales encore bien mal cernées aujourd'hui.

L'analyse théorique de cas simples typiques montre que les phénomènes inertiels inhérent à la dynamique des populations placées dans des environnements instables est bien de nature à déterminer une hystérésis importante et prolongée de l'effet (réponse du couvert lichénique) par rapport à la cause (évolution du degré de pollution atmosphérique) en particulier lors de la phase de stabilisation ou régression de celle-ci. Cet effet retard est d'autant plus sensible que le niveau de dégradation du couvert lichénique à l'issue de la phase de pollution croissante est sévère. En l'absence d'apport extérieur de diaspores et pour des couverts résiduels typiquement de l'ordre du pour-cent, les retards estimés à la restauration apparaissent tout à fait considérables, de l'ordre de grandeur de la dizaine de générations. Des apports extérieurs de diaspores, mêmes faibles, réduisant sensiblement ces retards. Ceux-ci persistent cependant de manière significative même avec des apports extérieurs conséquents. D'autre part, toutes choses égales par ailleurs, l'accroissement de la cinétique d'évolution de la pollution accentue les retards pris vis à vis d'elle par le couvert lichénique.

Ces phénomènes inertiels, inhérents à la dynamique des populations en environnements évolutifs, sont d'une portée très générale et serait donc toujours à envisager parmi les diverses causes susceptibles de contribuer aux écarts observés entre évolution du couvert lichénique en phase de stabilisation / régression de la pollution et échelles de corrélations lichens-pollution établies antérieurement, en phase de pollution croissante. La modulation de l'importance de ces phénomènes - retard en fonction des paramètres influants (tels que niveau de dégradation du couvert atteint en fin de phase de pollution croissante, cinétique de régression de la pollution, taux estimé d'apport extérieur de diaspores) devra également être intégrée - au moins en tant que sens de variation - dans l'interprétation des évolutions observées du couvert lichénique.

Annexe

Si l'on néglige les interactions entre thalles (cas limite de populations à très faibles densités), le taux de recouvrement S' à l'issue de la génération i est relié au taux de recouvrement S à l'issue de la génération précédente $i-1$ par l'équation

$$S' = rS$$

où r représente le taux de reproduction intrinsèque modifié défini au §2.

Cette équation conduit à la classique loi de croissance exponentielle avec la succession des générations, caractéristique de l'hypothèse limite d'absence d'interactions inter-individuelles. Dans le cas général où cette hypothèse est non valide, S' est relié à S par l'équation différentielle:

$$dS' = r (1-S') dS ,$$

équation qui exprime qu'en raison des interactions inter-individuelles, un accroissement élémentaire rdS de la proportion de diaspores aptes à germer pour former la i ème génération ne contribue en fait à l'accroissement dS' de S' qu'au prorata de la proportion $(1-S')$ de surface libre de substrat au stade adulte de la i ème génération (résultat classique pour une distribution au hasard des sites de germination sur substrat approprié).

Par intégration de cette équation différentielle, on obtient immédiatement l'équation (1) mentionnée au §2.

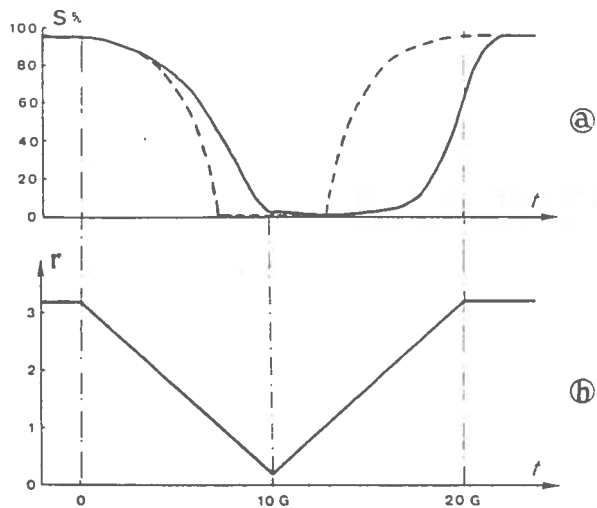
J'adresse mes remerciements à Serge DERUELLE qui a bien voulu s'intéresser à ce travail et me faire profiter de ses commentaires.

BIBLIOGRAPHIE

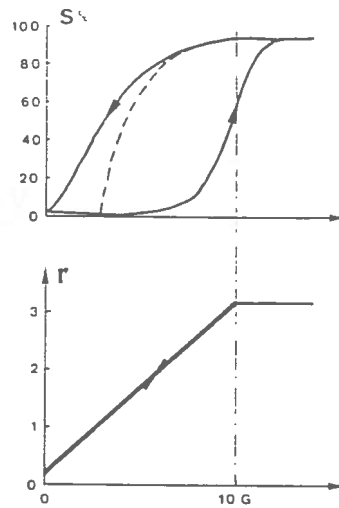
- BELANDRIA G. et ASTA J., 1986. - Les lichens bioindicateurs. La pollution acide dans la région lyonnaise. Pollut. Atm. p. 10-23.
- PYATT F.B., 1970. - Lichens as indicators of air pollution in a steel producing town in South Wales. Environ. Pollut. 1, p. 45-46.
- SKYE E. et HALLBERG I., 1969. - Changes in the lichen flora following air pollution Oikos, 20, p. 547-552.
- VAN HALUWYN Ch. et LEROND M., 1986. - Les lichens et la qualité de l'air. Evolution méthodologique et limites. SCRETIE Ministère de l'Environnement.

LEGENDES DES FIGURES

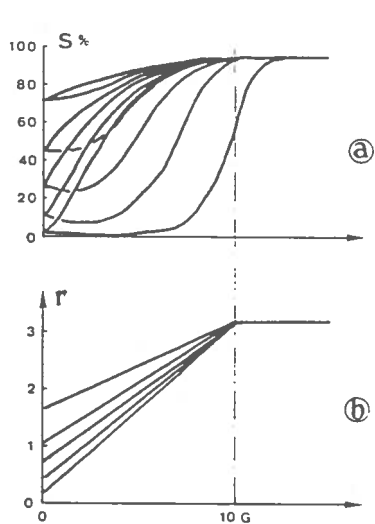
- FIGURE 1 : Evolution du recouvrement S (a) en réponse à une évolution régulièrement croissante puis décroissante de la pollution (évolution en sens opposé de r) (b). En trait interrompu: évolution théorique du recouvrement supposé être constamment en équilibre avec le niveau pollution instantané.
- FIGURE 2 : Même diagramme que figure 1, dans la convention de représentation mettant directement en évidence les écarts de recouvrements à même niveau de pollution (cycle d'hystérésis du recouvrement).
- FIGURE 3 : Influence de la sensibilité de la végétation à la pollution (b) (et, par conséquent, du degré de détérioration maxi-atteint) sur le cycle d'hystérésis du recouvrement S (a).
- FIGURE 4 : Influence de la cinétique d'évolution de la pollution sur l'importance de l'hystérésis de réponse du recouvrement S: phases de pollution et dépollution durant chacune 10 G (traits pleins), 5 G (traits interrompus), 20 G (traits mixtes).
- FIGURE 5 : Retards comparés de la restauration du recouvrement à partir d'une même valeur (1.7%) du recouvrement en fin de phase polluante pour différentes cinétiques de dépollution.
- FIGURE 6 : Influence du taux d'apport extérieur de diaspores sur les courbes d'hystérésis du recouvrement S. Apports extérieurs équivalents $x=0\%$ (traits pleins), 2% (traits interrompus), 10% (traits mixtes).
- FIGURE 7 : Evolutions du recouvrement S (a) en réponse à différentes actions correctives sur la pollution (b): stabilisation, régressions de 25% 50% et 100% . Commentaires dans le texte.



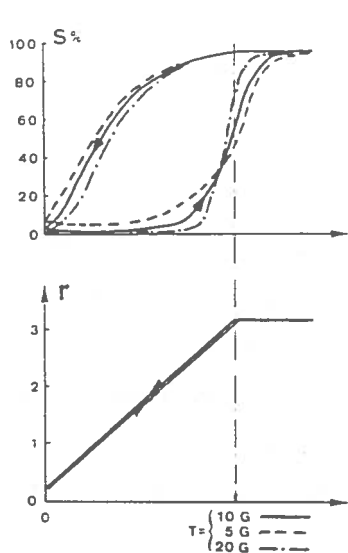
1



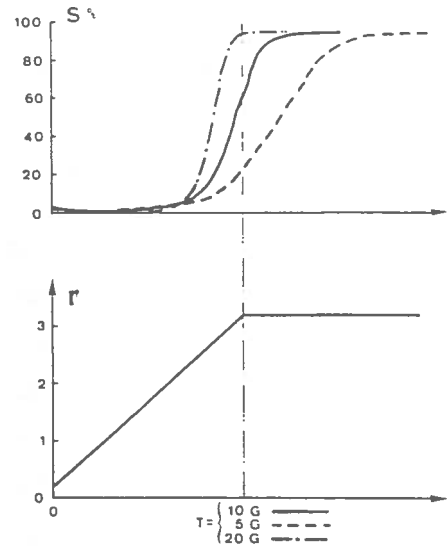
2



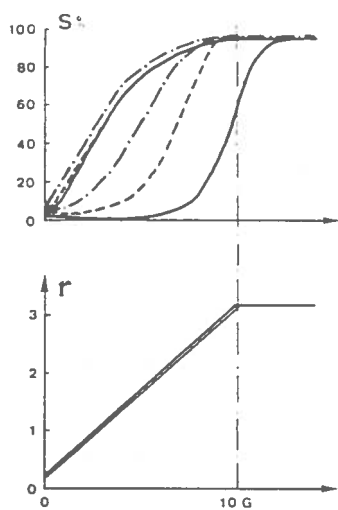
3



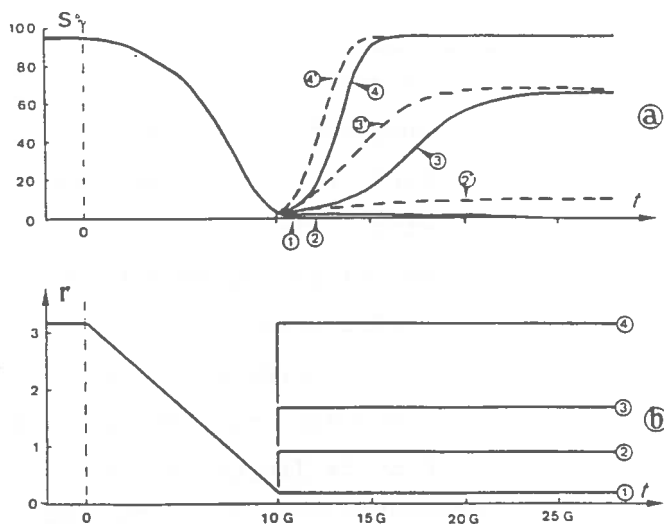
4



5



6



7

vie de l'association

* ASSEMBLEE GENERALE ANNUELLE *

L'assemblée générale de l'A.F.L. est fixée le 29 août 1988, à 21 heures, aux Praz de Chamonix, dans la salle de réunion du F.C.V. "Les Cîmes".

L'ordre du jour est le suivant :

- Rapport moral de la Présidente
- Rapport financier et quitus au Trésorier
- Elections au Conseil d'Administration (remplacement de Chantal VAN HALUWYN et de Serge DERUELLE dont le mandat n'est pas renouvelable).
- Informations diverses / futures excursions, projets divers, etc...).

RAPPORT FINANCIER

<u>Solde au 31.12.86</u>	3401,32
<u>Recettes 1987.</u>	
- Cotisations 1987	3117,00
- Récupération de frais d'impression sur documents divers (thèses, cartes, CR d'excursions, etc...)	1305,00
- Dons et rappel de cotisations des années antérieures	3234,10
- Virement expertise CERIB	6000,00
- Avance sur frais de participation à l'excursion de Troyes (mai 87)	2700,00
Remboursement Maif (trop versé)	163,24
	19920,66