

Lobaria pulmonaria (L.) Hoffm. UN LICHEN FORESTIER

par Laurence et Jean-Bernard Quiot
2, avenue A. Briand - 35400 Saint-Malo
jblfr@aol.com

Résumé

Lobaria pulmonaria (L.) Hoffm est un grand et beau lichen foliacé de couleurs vertes à grises. On le trouve principalement sur l'écorce des vieux arbres feuillus (chênes) sous climats tempérés. Il est constitué par la symbiose d'un champignon ascomycète et d'une algue chlorococcale.

Le champignon peut se disséminer seul par ascospores après reproduction sexuée. Des données récentes suggèrent qu'il est hétérothallique et que la présence de deux lignées dans la même lame de thalle est nécessaire pour entraîner la production d'apothécies et d'ascospores.

Le lichen dispose d'organes de multiplication végétative, soralies évoluant en isidies, qui permettent une dissémination à courte distance.

À la fin du XX^e siècle, ROSE observe que ce lichen est principalement présent sur les troncs d'arbres âgés croissant dans des vieilles forêts ou dans des bosquets reliques de vieilles forêts exploitées. Il propose d'utiliser sa présence comme un marqueur d'une ancienne continuité forestière ayant existé dans un territoire donné.

Des expérimentations récentes utilisant des techniques de marquages par micro-satellites, montrent d'une part, que la dissémination par soralies/isidies se fait principalement à courte distance et d'autre part, qu'il existe une bonne homogénéité génétique chez les *L. pulmonaria* présents en Europe. L'ensemble suggère fortement que la dissémination de ce lichen s'est réalisée essentiellement par voie végétative à une époque où l'Europe était couverte de forêts.

D'autre part, GRUBE et al. ont appliqué des techniques de métagénomique et de protéomique à ce lichen et ont identifié, avec surprise, plus de 800 types bactériens qui pouvaient lui être associés en conditions naturelles. L'étude montre que certaines de ces bactéries pourraient par leur action, contribuer à la compétitivité et à l'adaptabilité du lichen.

Summary

Lobaria pulmonaria (L.) Hoffm. is a large greenish to greyish foliose lichen. It is mainly encountered on the bark of old forest trees under temperate climates.

The symbiotic organism is constituted of an ascomycete fungus and a chlorococcal alga. The fungus can be disseminated alone by ascospores, after sexual reproduction inducing some genetic diversity. Recent molecular data suggest that the fungus is heterothallic and that two different strains must be present in the same thallus blade to induce apothecia and ascospores formation.

The whole lichen is also disseminated at short distances using vegetative organs called soralia which can become isidiates.

Observations by ROSE, at the end of the XX^e century showed that this lichen is mainly found on the trunks of old trees in aged forests or on old isolated trees which are the remains of logged forests. He proposed that the occurrence of *L. pulmonaria* could be considered as a marker of an old forest continuity across a territory.

Recent observations using molecular biology methods confirm the short range of vegetative disseminations and the fairly genetic stability of the lichen across Europe, suggesting that the dissemination occurred when the area was covered by large forest.

Using metagenomic and proteomic methods, GRUBE & al. found that more than 800 different bacteria types can be isolated from *L. pulmonaria*. Some of them could have an active role in maintaining the fitness and the adaptability of the lichen.



Traditionnellement, les lichens sont considérés comme des associations stables et à bénéfices réciproques (**symbioses**) entre un champignon et une algue. Il en existe plus de 18 000 espèces qui recouvrent à peu près 8 % des terres émergées. Ils peuvent s'installer sur toutes sortes de supports (arbres, feuilles, rochers, sols, voire macadam, tôles d'acier ou plaques de plastique). Depuis quelques années, les progrès des techniques d'analyses moléculaires conduisent à identifier beaucoup plus de partenaires dans ces symbioses et à considérer les lichens comme de véritables petits écosystèmes dont le fonctionnement reste à comprendre.

Lobaria pulmonaria (L.) Hoffm. est un magnifique lichen appartenant au groupe des lichens foliacés qui se présente sous la forme d'associations de grandes lames brillantes, vertes en périodes humides, plutôt brunes en périodes sèches, à bords fortement dentelés, chaque lame atteignant couramment 10 x 5 cm. L'ensemble fait penser à une feuille de chêne mais il n'y a pas de nervure. Ce qui tient lieu de limbe est fortement réticulé donnant un aspect de gaufrage en creux.

L'ensemble fait penser à un poumon, d'où le nom du lichen. D'autre part, d'après la « doctrine de la signature édictant qu'une plante peut soigner les maladies auxquelles elle ressemble le plus » (THÉOPHRASTE, PARACELSE...), *L. pulmonaria* était utilisé autrefois en médecine traditionnelle comme médicament pour traiter les affections du poumon. On y a reconnu la présence d'acides stictique, constictique et norstictique qui auraient une certaine activité antibactérienne (MALHOTRA et al, 2008). D'après VAN HALUWYN et ASTA (2009), il est connu en homéopathie sous le nom de *Sticta pulmonaria*. Il serait utilisé en Bretagne sous le nom de « crapaudine », et dans les Vosges sous celui de thé des Vosges. D'après DOBSON (2005), ce lichen aurait aussi servi de succédané au houblon pour brasser de la bière.

Habitats

L. pulmonaria est un lichen qui se rencontre essentiellement sur les vieux troncs des arbres forestiers, généralement entre 0 et 4 m de hauteur dans des zones plutôt fraîches, humides et assez éclairées.

On l'observe surtout sur des feuillus (surtout chênes, hêtres, frênes, également sur érable, tulipier ou peuplier), plus rarement sur des résineux.

On le rencontre parfois sur des rochers moussus.

C'est un lichen autrefois très abondant qui est en régression dans la plus grande partie de son aire de répartition. Il est toutefois encore présent dans les forêts anciennes de toute l'Europe, de la Suède au Portugal et de l'Écosse aux confins Est de la Russie. Il existe aussi aux États-Unis et au Canada, en Chine, au Japon, en Afrique du Sud ou dans les forêts d'altitude du Maghreb. Des espèces voisines ont été décrites en Nouvelle-Zélande.

En France, on le rencontre encore de nos jours sur feuillus dans les vieilles forêts sous régime océanique et en moyenne montagne autour de 800 m (ROSE, 1988). En Bretagne, des ABBAYES (1934) a laissé dans son ouvrage une photographie d'un peuplement dense sur chênes en forêt de Cranou (Finistère).



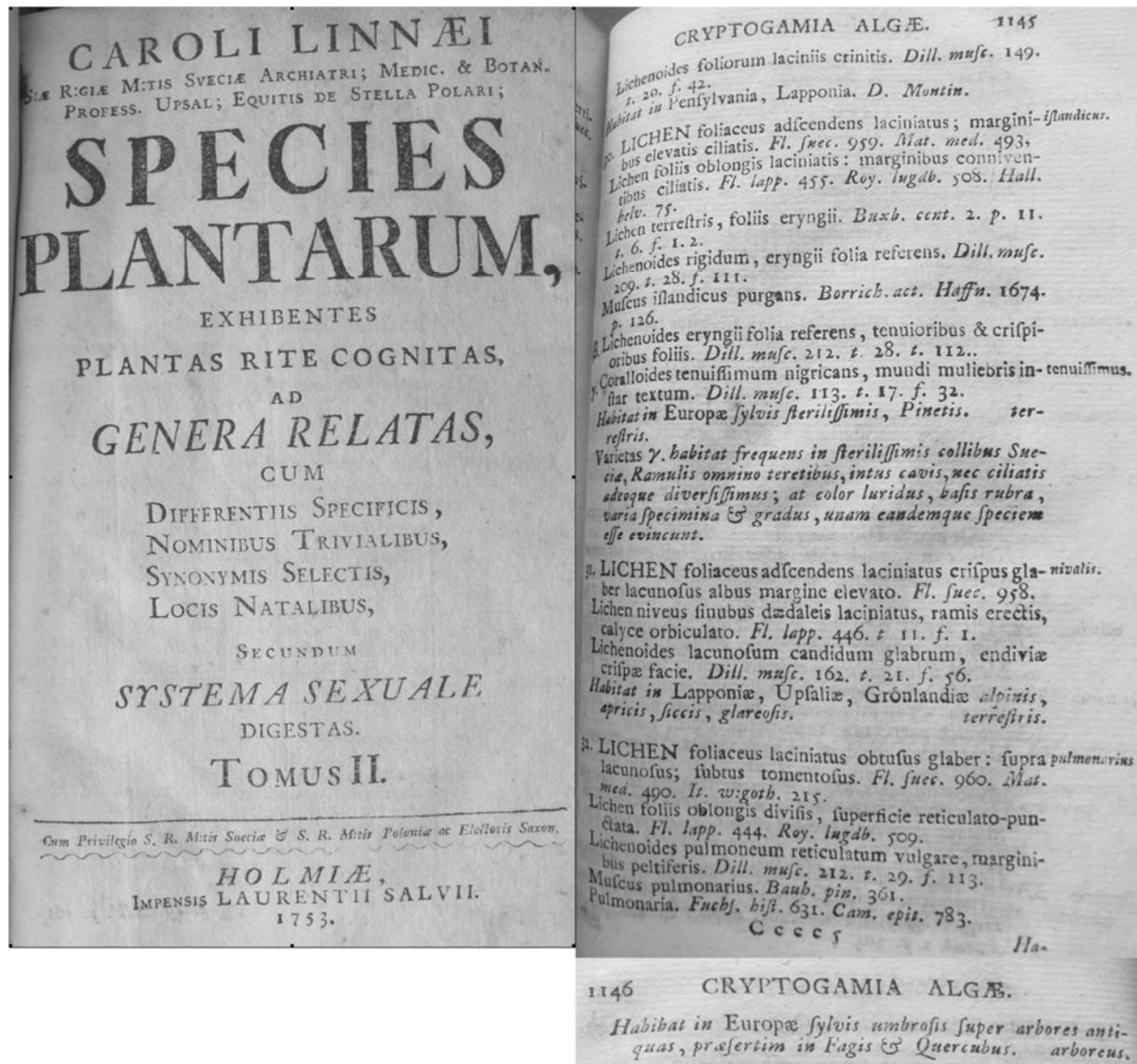
Lobaria pulmonaria vert brillant à l'état humide



Lobaria pulmonaria plutôt brun en période de sécheresse

Un fossile vivant

Ce lichen paraît être associé aux plantes vasculaires depuis très longtemps. Un fossile est conservé sous le N° 1014 au musée de l'Université de Californie à Berkeley. Il présente l'aspect d'une lame de *L. pulmonaria* avec une bordure dentelée caractéristique et aurait été trouvé en 1937 à proximité de résineux fossiles et d'autres lichens. Il est daté de 12 à 24 millions d'années (PETERSON, 1999).



D'un point de vue systématique, ce lichen a été décrit pour la première fois sous le nom de *Lichen pulmonarius* par C. LINNÉ dans son « Species Plantarum » imprimé en 1753 (Édition célèbre pour contenir deux pages 89, LINNÉ ayant absolument tenu à apporter une correction à une description et l'imprimeur s'étant refusé à recomposer l'essentiel de l'ouvrage). Il faut noter que LINNÉ classait alors les lichens parmi les algues mais il avait déjà observé que ce lichen se trouvait sur les troncs de hêtres et de chênes âgés !

Dans leur flore européenne très complète, CLAUZADE et ROUX (1985) distinguent 7 espèces et une variété de *Lobaria* formant avec le genre *Sticta* la famille des stictacées.

Dans leur flore de Nouvelle Zélande (1997), MACOLM et GALLOWAY identifient cinq espèces de *Lobaria* dont seule *Lobaria scrobiculata* est aussi présente dans la flore de CLAUZADE et ROUX.

En 2001, dans leur flore des lichens américains, BRODO et al. décrivent 7 espèces de *Lobaria* dont quatre, incluant *L. pulmonaria*, sont également présentes dans la flore de CLAUZADE et ROUX.

DOBSON en 2005 présente quatre espèces de *Lobaria* dans sa flore de Grande Bretagne et d'Irlande soit *L. pulmonaria*, *L. scrobiculata*, *L. amplissima* et *L. virens*.

VAN HALUWYN et ASTA (2009) décrivent aussi ces quatre *Lobaria* dans leur très pratique flore de terrain sur les lichens des arbres en France.

Anatomie et biologie

Les *Lobaria* sont constitués par l'association symbiotique de trois organismes : un champignon ascomycète, *Lobaria pulmonaria* qui forme l'essentiel de la lame, une algue unicellulaire (*chlorococcale*) formant une couche plus ou moins épaisse proche de la face supérieure de la lame et, assez souvent, une cyanobactérie de type *Nostoc* formant des petits amas internes ou externes appelés **céphalodies**. Dans cette symbiose, le champignon assure, entre autres, la structure de l'organisme et protège l'algue de la dessiccation ; l'algue réalise la photosynthèse à l'aide de son chloroplaste et alimente le champignon en énergie et vitamine B tandis que la cyanobactérie, capable de métaboliser l'azote atmosphérique, diffuse des composés azotés utilisés pour fabriquer des protéines.

La lame est libre, seulement retenue sur son support par quelques petits filaments appelés **rhizines**. Contrairement à d'autres espèces de lichens fortement accrochés à leur support qui ne peuvent croître que de 1 ou 2 mm par an, la lame du *L. pulmonaria* placée dans de bonnes conditions peut croître de 30 à 50 % en une seule année à partir de ses marges et de son apex, produisant un lichen dont le diamètre total peut atteindre 50 cm.

À la surface de la lame on peut observer quelques disques marron de 2 à 5 mm de diamètre. Ce sont des **apothécies**, organes de reproduction sexuée du champignon, qui abritent les **asques**, sacs oblongs contenant les **ascospores** haploïdes.

La reproduction sexuée peut induire une certaine variabilité génétique si les ascospores, éjectées en conditions favorables et transportées par le vent parviennent, à leur atterrissage, à s'insérer dans un autre *Lobaria* ou alors à rencontrer une algue convenable permettant de générer un nouveau lichen.

Sur la marge et sur les crêtes des lames, on observe de petites excroissances vertes qui sont des organes de dissémination du lichen par voie végétative, véritables petits lichens frères, renfermant à la fois le champignon et l'algue. Dans ce cas, la dissémination se fera par le vent et la pluie mais aussi parfois par des insectes ou des acariens et le nouveau lichen sera génétiquement identique au lichen source. La structure cytologique de ces excroissances, particulières par rapport aux autres lichens, avait intéressé M. et Mme MOREAU, les chercheurs brestois, dès les années 1927. Compte tenu de leur évolution particulière, d'abord fermées puis ouvertes, ces excroissances sont appelées **sorédies granuleuses ou isidioïdes** par les lichénologues.

Ces différentes formes de dissémination sont souvent appelées **propagules** par les épidémiologistes.



Les disques marron sont des apothécies, organes de reproduction sexuée du champignon qui produisent des spores haploïdes. Les petites boules vert clair alignées le long des crêtes du gaufrage et sur les bordures sont des organes de dissémination par voie végétative renfermant à la fois l'algue et le champignon.

***L. pulmonaria* présente quelques propriétés physiologiques particulières**

- Très sensible au SO₂ (dioxyde de soufre) mais aussi à l'ozone (SIGAL et al. 1986), ce lichen a probablement souffert dans le nord de l'Europe pendant la seconde moitié du XX^e siècle, époque où les fumées non traitées des nombreuses centrales thermiques au charbon généraient des pluies acides destructrices.

- En cas de fort ensoleillement, le *L. pulmonaria* est théoriquement capable de protéger son algue symbiotique en activant un gène codant pour une mélanine qui forme un écran sombre à la surface de la lame (GAUSLA et al, 2000). Il faut noter que, contrairement aux végétaux supérieurs, les lichens ne disposent ni de sève ni de vaisseaux conducteurs pour faire circuler des substances dissoutes. On parle de chimie lente (*slow chemistry*, LIM 2015) où les substances se déplacent très lentement par diffusion de cellule à cellule. En pratique, les expériences de GAUSLA montrent que le développement efficace de la coloration demande de six mois à un an en conditions de température et d'hygrométrie favorables !

- Comme de nombreux lichens, les *Lobaria* présentent une capacité de **reviviscence** qui consiste à bloquer leur métabolisme en conditions défavorables (sècheresse, mise en herbier) et à régénérer leur activité en quelques secondes lorsque les conditions redeviennent favorables. Nous avons pu vérifier que ce lichen peut rester plus d'une année en herbier et retrouver une vie active lorsqu'il est réhydraté.

La phytosociologie définit des *Lobarions* comme des marqueurs de la continuité forestière

Biologiste et lichénologue anglais, F. ROSE a observé dès le milieu des années 50 la flore lichénique des arbres dans les forêts, les parcs et les anciennes réserves de chasse à courre anglaises (ROSE, 1984). Utilisant les techniques de la phytosociologie (GUINOCHET, 1973), il définit autour du *Lobaria pulmonaria* une association fréquemment rencontrée d'une trentaine de lichens qu'il baptise « *Lobarion* ». Il constate que cette association est présente sur les arbres âgés, qu'ils soient en forêts, isolés ou en petit bosquets et qu'elle est beaucoup plus rare ou absente sur les arbres plus jeunes. Il en conclut que la capacité de recolonisation de ce groupe de lichen est très limitée. Il propose que ce *Lobarion* soit utilisé comme un marqueur de la présence ancienne d'une forêt réduite aujourd'hui à quelques bosquets et arbres reliques (HARDING et ROSE, 1986). Il appelle cela un **marqueur de continuité forestière**. Par la suite, il a vérifié le bien-fondé de son hypothèse en la confirmant lors de nombreuses visites de forêts d'Europe, de la Norvège aux Pyrénées (ROSE, 1988).

Cette faible capacité du *Lobaria pulmonaria* à coloniser de nouvelles plantations à partir d'arbres âgés a été confirmée depuis par plusieurs études réalisées aussi bien en Europe du nord qu'en Italie ou en Espagne.

L'utilisation de marqueurs moléculaires a permis d'expliquer le mode de dissémination particulier du lichen

Depuis une vingtaine d'années, le progrès des connaissances en biologie moléculaire et la baisse extrêmement rapide du coût des techniques courantes a fourni de nouveaux outils de terrain pour affiner la compréhension des phénomènes observés (QUIOT, 2014).

L'utilisation de ces techniques a fourni trois types d'informations :

- sur l'hétérothallie et la variabilité génétique du *L. pulmonaria*,
- sur la distance de dissémination par multiplication végétative,
- sur la variabilité des populations européennes de ce lichen.

Une étude génétique du champignon *L. pulmonaria* menée par des chercheurs suisses et américains (ZOLLER et al 1999) a été basée sur 143 échantillons collectés dans 6 stations suisses présentant des degrés différents d'implantation du lichen. Des microséquençages ont permis de détecter une variabilité des séquences de nucléotides dans deux zones de l'ADN, permettant de distinguer 6 génotypes. En analysant la répartition de ces génotypes dans les lichens collectés, les auteurs constatent que la plus grande variabilité génétique est rencontrée dans les échantillons de lichens où le champignon produit des apothécies, alors que les lichens sans apothécie ne contiennent qu'un seul génotype et ne peuvent se disséminer que par voie végétative. Ils en concluent que, compte tenu de la particularité de la reproduction sexuée chez les ascomycètes, ces génotypes ne sont pas autofertiles. Il est donc nécessaire que deux génotypes différents et compatibles soient présents dans la même lame de *Lobaria* pour qu'une reproduction sexuée puisse se réaliser au sein de cette lame lichénique et se manifester par la présence des apothécies et la production d'ascospores.

Sachant qu'un passage par la voie sexuée permet une plus grande variabilité de la descendance et donc de plus grandes possibilités d'adaptation, les auteurs conseillent de

prélever des explantats sur les lichens fertiles pour accroître les chances de réussite des implants utilisés dans les essais de recolonisation.

La sensibilité et le pouvoir discriminant des techniques moléculaires ont aussi été mis à profit pour évaluer, en conditions naturelles, les rayons de dissémination des *L. pulmonaria* issus de reproductions sexuées et ceux issus de la multiplication végétative. Plusieurs chercheurs ont utilisé des techniques de marquage par microsatellites.

Les progrès dans le séquençage de l'ADN ont permis de découvrir l'existence de microsatellites chez la quasi-totalité des êtres vivants. Un microsatellite est une courte séquence constituée de deux à dix nucléotides, qui est répétée un nombre fixe de fois sur l'ADN d'un individu donné, par exemple -CGGCGGCGGCGGCGGCGG-. Ce type de microsatellite est un marqueur génétique fiable qui se retrouve dans toutes les cellules d'un individu donné et aussi dans sa descendance en suivant les lois de Mendel. Si l'on a identifié plusieurs microsatellites différents dans un génome donné, on dispose d'une véritable carte d'identité, très fiable, qui va permettre de repérer dans la nature ce génome et donc l'individu qui le possède. Des techniques courantes de biologie moléculaire telles que l'amplification génique (PCR) ou le séquençage, appliqués à des échantillons de terrain vont permettre de connaître la répartition spatiale d'un génome donné, qu'il soit disséminé par voie végétative ou par voie sexuée.

En 2004, WALSER a étudié la répartition spatiale de lichens produits par multiplication végétative et disséminés autour d'arbres portant le lichen source. Pour cela, il a caractérisé à l'aide de 6 microsatellites le génome du champignon présent sur l'arbre origine dans trois lieux de collecte en Suisse. Il a ensuite recherché les mêmes microsatellites dans les *L. pulmonaria* installés au voisinage. Il en conclut que la dissémination du lichen par voie végétative est assez fréquente et que les distances maximales de dissémination dans les trois lieux de collecte sont limitées et varient entre 100 et 230 m.

Toujours en Suisse, WERTH et al., en 2006, ont présenté une étude de la dissémination de propagules du *L. pulmonaria* basée sur la forte sensibilité de détection d'une technique d'amplification génique (PCR) et sur la spécificité de caractérisations complémentaires à l'aide de 5 microsatellites de l'ADN du champignon. Une technique originale a été utilisée pour disposer de propagules de lichens transportées naturellement par le vent. Ces propagules ont été obtenues en hiver en collectant l'eau de fonte de la neige qui s'était accumulée dans 240 seaux placés dans l'environnement d'arbres porteurs de *L. pulmonaria* et en la filtrant pour récupérer les propagules. L'analyse des microsatellites dans les 81 échantillons positifs fait apparaître des distances de dissémination de l'ordre de 40 m pour les échantillons analogues au lichen de l'arbre source. Mais l'analyse montre aussi la présence non négligeable d'échantillons positifs dont les signatures des microsatellites indiquent qu'ils proviennent d'autres origines. Cette étude confirme une dissémination à distance limitée des *L. pulmonaria* issus de multiplications par voie végétative. Il montre aussi que des individus d'autres origines sont présents en quantités non négligeables. Les auteurs en concluent que les difficultés d'établissement de nouveaux lichens ne sont pas forcément dues à l'absence de propagules mais sont aussi sous la dépendance de facteurs environnementaux.

L'utilisation des microsattellites a aussi fourni des indices sur la répartition du *L. pulmonaria* en Europe au cours des derniers millénaires. WILDMER et al. (2012) ont identifié 8 microsattellites caractéristiques d'une lignée de *L. pulmonaria* et 7 microsattellites caractéristiques d'une lignée de l'algue qui lui était associée. Pour tester la stabilité de cette association, ils ont recherché ces microsattellites dans 4300 échantillons de *L. pulmonaria* provenant de 147 lieux de récolte situés en Europe. Leur analyse montre une fréquente association des deux types principaux de microsattellites dans toute l'Europe, ce qui suggère une dissémination commune de proche en proche par voie végétative de l'association champignon-algue. On aurait retrouvé une association moins forte entre les deux groupes de microsattellites si le champignon était disséminé seul par le biais de ses ascospores et devait s'associer avec une algue compatible présente dans la nature pour reconstituer un nouveau *L. pulmonaria*. On peut en induire qu'une partie de l'Europe était autrefois couverte d'une forêt assez continue qui a permis à ce lichen de se disséminer de proche en proche par voie végétative sans faire le plus souvent appel à une diversification du champignon par reproduction sexuée.

La métagénomique et la protéomique dévoilent un mécanisme potentiel d'adaptation chez *Lobaria*

En 2015, M. GRUBE, un lichénologue autrichien et son équipe ont publié un travail approfondi sur la composition et le potentiel de *L. pulmonaria* en utilisant, de façon coordonnée, un panel de techniques faisant appel aussi bien à la biologie moléculaire (PCR et séquençage, cf. QUIOT, 2014) qu'aux techniques classiques de biologie.

- La métagénomique est une technique permettant de détecter dans un échantillon de matériel biologique tous les variants de la séquence ADN d'un gène bactérien donné. On en déduit que chaque variant correspond à un type de bactérie particulier présent dans l'échantillon même si l'on ne sait pas cultiver cette bactérie sur un milieu de culture pour la caractériser par des techniques classiques biologiques ou biochimiques

- La protéomique permet de reconnaître la présence d'une protéine responsable d'une fonction biologique donnée.

- Le FISH (fluorescent in situ hybridation) est une technique de microscopie en épifluorescence ultra-violette qui consiste à détecter un ADN donné sur une préparation microscopique en l'hybridant avec un ADN complémentaire synthétique auquel on a fixé un pigment fluorescent. Si l'ADN recherché est présent, une fluorescence sera visible à son emplacement sur la préparation.

En combinant ces techniques, GRUBE a recherché les bactéries, cultivables ou non cultivables sur milieux artificiels, présentes à la surface ou dans le *L. pulmonaria*. Ces bactéries sont repérées par des variations sur la séquence d'un gène recherché. Les analyses complémentaires ont permis d'identifier les fonctions potentielles d'une partie au moins des bactéries détectées.

La surprise a été de trouver plus de 800 (huit cents) espèces de bactéries différentes associées au *L. pulmonaria*.

Les analyses complémentaires ont permis d'attribuer un certain nombre de fonctions à ces différentes bactéries à savoir :

- capacité à alimenter le lichen en azote, phosphore ou soufre ;

- capacité à apporter une résistance contre certains facteurs de stress biologiques tels que des agents pathogènes ;
- résistance à certains facteurs abiotiques (température, hygrométrie ...) ;
- aide à la photosynthèse en apportant de la vitamine B₁₂ ;
- production d'hormones facilitant la croissance de l'algue ou du champignon ;
- détoxification en éliminant certains métabolites ;
- dégradation des parties desséchées du lichen.

Il est évident, comme le note GRUBE, que cette phylloflore ne se contente pas d'être présente mais qu'elle a très probablement un rôle dynamique dans la compétitivité et dans l'adaptabilité du lichen. De plus, on sait que les espèces bactériennes ont elles-mêmes des mécanismes efficaces pour échanger des gènes sous différentes formes et donc pour s'adapter à un environnement changeant. On peut penser que cette bactérioflore pourrait jouer un rôle dans la compétitivité et le maintien du *L. pulmonaria* en cas de changement dans ses conditions environnementales.

Conclusions

À partir de cette analyse essentiellement bibliographique, on peut retenir les points suivants :

- Le *Lobaria pulmonaria* est un lichen des arbres forestiers qui se rencontre surtout sur des arbres âgés en forêts ou sur des arbres reliques dans les zones d'exploitation forestière.
- Ce lichen est globalement en régression dans son aire géographique.
- Sa faible capacité à coloniser des arbres jeunes en a fait un bon candidat comme marqueur d'anciennes continuités forestières. La faible variabilité observée dans l'association algue-champignon soutient une dissémination par voie essentiellement végétative à une époque où l'Europe était couverte de forêts.
- Ce lichen peut être disséminé à proximité du lichen source par des propagules produites par voie végétative. Ce mode de dissémination donne des individus génétiquement identiques forcément moins aptes à présenter des résistances différenciées en cas d'accidents environnementaux.
- Les génotypes du mycosymbiote qui ont été étudiés paraissent autostériles et il faut la présence de génotypes différents dans une même lame de *Lobaria* pour qu'il y ait formation d'apothécies et reproduction sexuée.
- Des techniques métagénomiques montrent que de très nombreuses espèces de bactéries sont associées à ce lichen. Certaines de ces espèces bactériennes paraissent inféodées au lichen et produisent des substances qui sont utilisables par l'algue ou le champignon. Les lichens apparaissent de plus en plus comme des microcosmes complexes pouvant présenter des capacités d'adaptation à des changements environnementaux.

BIBLIOGRAPHIE

- BRODO I. M. et al, 2001. *Lichens of North America*, 795 pp., Yale University Press.
- CLAUZADE G. et ROUX C., 1985. *Likenoj De Okcidenta Europo*, 893 pp Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest n° spécial 7-1985.
- ABBAYES H. (des), 1934. *La végétation lichénique du massif armoricain*. Imprimerie Oberthur (Rennes) édit. 267 p.

- DOBSON F. S., 2005. *Lichens an illustrated guide to the British and Irish species*, Richmond Publishing Co ed. 480 p.
- GAUSLA Y. et al., 2000. Fungal melanine as a sunscreen for symbiotic green algae in the lichen *Lobaria pulmonaria*. *Oecologia*, **126** : 462-271.
- GRUBE M et al., 2015. Exploring functional contexts of symbiotic sustain within lichen-associated bacteria by comparison omics. *The ISME Journal*, **9** : 412-42.
- GUINOCHET M., 1973. *La phytosociologie*, Masson édit. 227 pp.
- HARDING P. T. et ROSE F., 1986. *Pasture woodlands in lowland Britain*, Institute of Terrestrial Ecology, NERC ed. 89 p.
- LIM XiaoZhi, 2015. The slow chemistry movement : slow, solid-state reactions used by lichens and Renaissance pigments-makers could help to make chemistry greener. *Nature on line*, 04 august 2015.
- LINNÉ C., 1753. *Species plantarum*, Holmiae ed. 1200 p.
- MALCOLM W. M. et GALLOWAY D. J., 1997. *New Zealand lichens : checklist, key and glossary*, 192 pp., Museum of New Zealand Te Papa Tongarewa ed.
- MALHOTRA S. et al, 2008. Lichens - Role in traditional medecine and drug discovery. *The internet journal of alternative medecine* **5** (2).
- MOREAU M. et Mme, 1927. Les accidents homosymbiotiques de la surface des lichens. *Bull. Soc. Bot. France*, **73** : 356-376.
- NASH T. H., 2008. *Lichen Biology*, Cambridge University Press, 486 p.
- PETERSON E. B., 1999. An overlooked fossil lichen (*Lobariaceae*). *The Lichenologist*, **32** : 298-300.
- QUIOT JB. et L., 2014. Initiation à la biologie moléculaire. *Bull. Ass. Fr. lichénologie*, **41** : 1-44.
- SCHNEIDER T. et al, 2011. Structure and function of the symbiosis partners of the lung lichen (*Lobaria pulmonaria* L. Hoffm.) analyzed by metaproteomics. *Proteomics*, **67** : 5761-5770.
- ROSE F. et WOLSELEY P., 1984. Nettlecombe park-Its history and its epiphytic lichens : an attempt at correlation. *Field studies*, **6** : 117-148.
- ROSE F., 1988. Phytogeographical and ecological aspects of *Lobarion* communities in Europe. *Bot. J. of Linnean Soc.*, **96** (1) : 69-79.
- SIGAL L. L., JOHNSTON J. W., 1986. Effects of acidic rain and ozone on nitrogen fixation. *Environmental and experimental botany*, **26** : 59-64.
- VAN HALUWYN C. et ASTA J., 2009. Guide des lichens de France : lichens des arbres. Belin édit., 239 pp.
- WALSER J. C., 2004. Molecular evidence for limited dispersal of vegetative propagules in the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria*. *American J. of Botany*, **91** : 1273-1276.
- WERTH S. et al, 2006. Quantifying dispersal and establishment limitation in a population of an epiphytic lichen. *Ecology*, **87** : 2037-2046.
- WIDMER I. et al, 2012. European phylogeography of the epiphytic lichen fungus *Lobaria pulmonaria* and its green algal symbiont. *Molecular Ecology*, **21** : 5827-5844.
- ZOLLER S., LUTZONI F. et SCHEIDEGGER G., 1999. Genetic variation within and among populations of the threatened lichen *Lobaria pulmonaria* in Switzerland and implications for its conservation. *Molecular ecology*, **8** : 2049-2049.