

Une brève histoire de la lichénologie

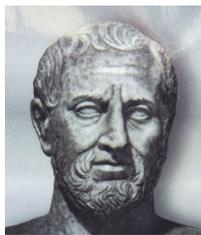
Jean VALLADE

4, rue Gagnereaux, 21000 Dijon
jean.vallade@orange.fr

Nous avons arbitrairement scindé l'histoire de l'étude des lichens en six périodes. La première période, qui va de l'Antiquité à la fin du XVIII^e siècle, ne peut être considérée que comme une introduction à la lichénologie qui ne commence réellement qu'avec les travaux d'Acharius au tout début du XIX^e siècle. Dans la seconde moitié du XIX^e siècle, l'utilisation des données microscopiques conduit à une meilleure connaissance de l'organisation des lichens en même temps que l'inventaire des espèces s'accroît considérablement. La véritable nature duale des lichens n'est démontrée qu'en 1867 par Schwendener. Les progrès des techniques d'observation et d'analyse chimique permettent pendant toute la durée du XX^e siècle d'asseoir la taxonomie sur des bases solides. Le concept de symbiose se précise et le monde des lichens en représente une forme particulièrement remarquable. Avec la fin du XX^e siècle et le début du XXI^e, le développement de l'outil informatique, l'utilisation des techniques de la biologie moléculaire et l'amélioration des techniques de visualisation microscopique (microscopie confocale à fluorescence) permettent une meilleure connaissance des différents partenaires de la symbiose lichénique jusque-là négligés ou inconnus (communautés bactériennes associées aux lichens et présence chez certains lichens d'un second champignon). Enfin, l'introduction de la méthode cladistique a considérablement renouvelé l'approche systématique et la classification des champignons et parmi eux des lichens.

1- De Théophraste à la fin du XVIII^e siècle

Théophraste (372-287 avant J.C.) est considéré comme le « père de la botanique ».



Avec son maître Aristote (384-322 avant J.C.), il nourrissait l'ambition de réunir toutes les informations disponibles sur l'ensemble des deux règnes, animal et végétal ; à partir de données rassemblées pour l'essentiel entre – 347 et –343, Aristote rédigea les *Recherches sur les animaux*, laissant à Théophraste la rédaction des *Recherches sur les plantes*ⁱ. C'est dans cet ouvrage que Théophraste fait allusion aux lichens en ces termes : « *Quant à ce que certains appellent un lichen et qui ressemble à des guenilles, celui que seul le rouvre*ⁱⁱ *porte est gris et rêche ; long d'une coudée, il pend comme un grand lambeau d'étoffe*ⁱⁱⁱ. *Ce lichen naît de l'écorce et non du renflement d'où sort le gland, ni d'un œil, mais sur le côté des rameaux supérieurs. Le chêne chevelu en produit un noirâtre et court*^{iv}. » Mais à cette époque, le terme de lichen incluait également des mousses et des hépatiques.

Cette erreur se maintient dans l'herbier de John **Gerard** (1545-1612) que ce botaniste anglais publie en 1597 et dans lequel il représente cinq lichens^v dont un, qu'il nomme *Muscus ramosus floridus*, correspond à l'évidence à *Usnea florida*.



Cette confusion entre les groupes persistera jusqu'à la fin du XVII^e siècle. Il faut en effet attendre le botaniste français Joseph Pitton de **Tournefort** (1656-1708) pour qu'en 1694 et 1698 soit établie une distinction, encore très imparfaite, entre lichens et mousses. Il décrit en 1700 (*Institutiones rei herbariae*) les lichens comme des plantes sans fleurs mais produisant dans un

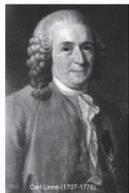
fruit cupuliforme peu profond un pollen très fin. Il reconnaît 44 espèces qu'il réunit dans le seul genre *Lichen*.

Pier Antonio **Micheli** (1679-1737) est né à Florence ; autodidacte, il devient botaniste et sera chargé de s'occuper des parcs municipaux et des collections du jardin botanique de sa ville natale. Il est un des fondateurs de la mycologie moderne. Son œuvre principale est son *Nova plantarum genera* (1729) dans lequel il traite dans le même ensemble les lichens et les champignons. Il a dessiné les spores de tous les grands groupes de champignons et il est le premier à avoir donné la description d'un asque. Il s'intéresse particulièrement aux lichens pour lesquels il décrit les apothécies qu'il considère comme des réceptacles floraux et suit le développement d'amas pulvérulents, qu'on n'appelait pas encore sorédies, en les assimilant à des graines. Il classe 314 espèces à l'intérieur de 38 « ordres ».



L'allemand Johan Jakob **Dillenius** (1687-1747) établit, sur la base de la morphologie du thalle, les genres *Lichen*, *Usnea*, *Coralloides*, *Lichenoides* qui sont de vrais lichens mais il les inclut dans son « *Historia muscorum* » publié à Oxford en 1741.

Carl **Linné** (1707-1778) applique en 1753 (*Species plantarum*) sa nomenclature binominale aux lichens (nom générique suivi d'une épithète spécifique). Il pensait que les apothécies étaient des organes mâles et les sorédies des organes femelles. Il divise les lichens en 7 sections qu'il place parmi les *Algae* (aux côtés des hépatiques et des éponges) ; il reconnaît 80 espèces dans l'unique genre *Lichen*. [Abréviation du nom d'auteur : **L.**]



Jean-Baptiste de **Lamarck** (1744-1829), dans sa « *Flore française...* » publiée en 1778, reprend globalement les indications de Linné et ne retient que 53 espèces placées dans le seul genre *Lichen*. Une espèce lui a été dédiée, *Squamarina lamarckii* (DC.) Poelt, sur proposition originelle de Candolle^{vi}. [Abréviation du nom d'auteur : **Lam.**]



2- La naissance de la lichénologie avec Acharius et la première moitié du XIX^e siècle

Erik **Acharius** (1757-1819), médecin suédois et élève de Linné, est un pionnier dans l'étude taxonomique des lichens. Il commence à classer les lichens et fait paraître plusieurs publications sur ce thème : *Lichenographiae Suecia prodromus* (1798), puis trois travaux majeurs entre 1803 et 1814 qui feront de lui le « père de la lichénologie » : le premier d'entre eux, *Methodus qua omnes detectos lichenes* (1803), sera suivi de *Lichenographia universalis* (1810) puis *Synopsis methodica lichenum* (1814). Sa classification se base sur la forme du thalle mais aussi sur la structure des apothécies. Il est l'inventeur de toute une série de termes toujours **utilisés aujourd'hui** : thalle, podétion, apothécie, sorédie etc. Dans sa publication de 1798, *Lichenographiae*, il a classé les lichens en fonction de l'incrustation, de l'aspect foliacé et de l'aspect podétié du thalle. Il divise les lichens en quatre classes et distingue dans « Lichénographie universelle » de 1810, 41 genres dont quinze sont encore valides actuellement^{vii} et décrit 801 espèces. Deux espèces lui sont dédiées : *Lecanora achariana* A. L. Sm. (actuellement *Protoparmeliopsis achariana*) et *Lepraria achariana* Flakus et Kukwa. [Abréviation du nom d'auteur : **Ach.**]



La systématique d'Acharius est adoptée par la majorité de ses contemporains, notamment par Augustin-Pyramus de **Candolle** (1778-1841) qui a apporté une contribution importante, souvent sous-estimée, à la connaissance des lichens en créant de nombreux genres et espèces. Il est un des premiers botanistes à s'être intéressé à la nutrition des lichens^{viii}. Dans ses « Mémoires et souvenirs »^{ix}, Candolle indique à propos de la 3^{ème} édition de la « Flore française » (1805)^x: « *Lorsque j'arrivai à la famille des champignons, il me semble que j'entrais dans mon domaine [...]. Leur plus habile historien, M. Persoon, venait de publier son Synopsis fungorum, qui facilita beaucoup ma besogne et mes relations avec lui me donnèrent la solution de quelques doutes ; [...] cette partie de la Flore fut la plus soignée et celle qui eut le plus de succès auprès des vrais connaisseurs.*



AUGUSTIN-PYRAMUS DE CANDOLLE, BOTANISTE (1778-1841)

Les lichens en eurent moins, quoique je leur aie donné assez de temps. On n'avait à cette époque que le prodromus d'Acharius pour se guider dans la classification. Je suivis cet ouvrage mais j'y apportai plusieurs additions et modifications [...] ». Dans cette 3^{ème} édition de la « Flore française », Candolle définit 32 genres et décrit 290 espèces qui ne concernent que la France. Cette liste est reprise dans le « *Synopsis plantarum in Flora Gallica descriptarum* » publié en 1806. Après cinq volumes de la Flore française de 1805, un sixième volume est publié en 1815 sous la seule signature de Candolle^{xi} et il contient 78 espèces de lichens non décrites dans les volumes précédents, ce qui porte à 368 le nombre total d'espèces décrites par Candolle. Parmi les 32 genres indiqués, 4 sont encore valides deux siècles après leur publication ainsi que 11 espèces^{xii}. Dans le sixième volume de la « Flore française », le début du texte consacré aux lichens est assorti d'une longue note de bas de page que nous reproduisons en partie ci-après : « [...] *J'avais suivi la classification proposée par M. Acharius dans son Prodromus, en y faisant quelques modifications ; depuis la publication de la Flore, il a publié deux ouvrages, dans chacun desquels il change la nomenclature de ses genres : il a adopté presque tous les changements que j'avais établis ; mais comme la mutation des noms les rend souvent difficiles à reconnaître, je crois devoir indiquer ici, en peu de mots, la concordance de ma nomenclature avec celle de la Lichénographie universelle.* » Suivent alors six notes dont nous ne citons que les deux premières : « 1°. *Les genres Rhizomorpha, Verrucaria, Variolaria, Isidium, Sphaerophorus, Stereocaulon, Usnea, Roccella, Calycium, Collema, Sticta et Endocarpon, sont les mêmes et quant au nom, et quant aux espèces dans les deux ouvrages.* 2°. *Les suivants ne diffèrent que par le nom et dans ce cas le nom de la Flore, qui est plus ancien, a été changé sans motifs suffisants [sic] ; ainsi mon genre Pertusaria a été nommé Porina, le Lepra de Wiggers est devenu Lepraria ; mon Coniocarpon s'est transformé en Spiloma ; mon Volvaria en Thelotrema ; Umbilicaria des auteurs en Gyrophora.* » On remarquera à propos de ces commentaires, dont certains sont critiques vis-à-vis d'Acharius, que depuis cette époque plusieurs modifications nomenclaturales sont intervenues dans le sens souhaité par Candolle ; c'est le cas pour les genres *Pertusaria*, *Coniocarpon* et *Umbilicaria*.

Aucun nom d'espèce n'a été dédié à Candolle. [Abréviation du nom d'auteur : **DC.**]

Antoine Laurent Apollinaire **Fée** (1789-1874), pharmacien de formation, fait la connaissance en 1823 du botaniste et mycologue C. H. **Persoon** (1755-1837), rencontre qui sera décisive pour son avenir professionnel. Il devient en 1825 démonstrateur puis pharmacien major à l'hôpital militaire de Lille en 1828 et enfin professeur de botanique à Strasbourg de 1832 à 1867. Son apport à la lichénologie se situe au début de sa carrière, entre 1824 et 1827, lorsqu'il publie deux volumes intitulés « *Essai sur les cryptogames des écorces exotiques officinales, précédé d'une méthode lichénographique et d'un Genera* » dans lesquels il s'appuie à la fois sur les appareils reproducteurs et la diversité des spores pour établir une



classification des genres.

Karl Friedrich Wilhelm **Wallroth** (1792-1857), botaniste allemand, publie *Flora Cryptogamica Germaniae* entre 1831 et 1833 puis développe la biologie des lichens dans un livre intitulé *Naturgeschichte der Flechten* en 1825 et 1827. Il introduit les termes *homéomère* et *hétéromère* pour définir les structures différentes des thalles. Il distingue les éléments verts du thalle qu'il nomme *gonidies* des éléments incolores ou hyphes dont il remarque l'analogie avec les hyphes des champignons. Il se méprend néanmoins sur la signification des gonidies qu'il interprète comme étant des éléments reproducteurs.

Plusieurs espèces de champignons et lichens lui ont été dédiées : *Trapeliopsis wallrothii*, *Mycomicrothelia wallrothii*, *Scutula wallrothii*, *Erysiphe wallrothii*, *Sporonema wallrothii*. [Abréviation du nom d'auteur : **Wallr.**].

Elias Magnus **Fries**^{xiii} (1794-1878), botaniste et mycologue suédois, professeur à Uppsala, est un des principaux fondateurs de la mycologie moderne. Il publie son *Systema mycologicum* en trois parties entre 1821 et 1832. Sa *Lichenographia Europaea reformata* publiée en 1831 lui vaudra la « médaille d'or de Linné ». Sa collection de lichens « *Lichenes exsiccati Sueciae* » comporte 12 fascicules (1824-1852). Une espèce valide lui est dédiée : *Bacidia friesiana*. [Abréviation du nom d'auteur : **Fr.**].



Heinrich Gustav **Flörke** (1764-1835), botaniste et lichénologue allemand, succède à L. C. **Treviranus** (1779-1864) comme professeur d'histoire naturelle à l'université de Rostock où il se spécialise en lichénologie et consacre une bonne partie de ses recherches sur le genre *Cladonia*. Deux espèces lui sont dédiées : *Cladonia floerkeana* et *Verrucaria floerkeana*. [Abréviation du nom d'auteur : **Flörke**].

Ludwig Emanuel **Schaerer** (1785-1853) est un cryptogamiste et mycologue suisse qui s'est surtout intéressé à la lichénologie. Il effectue ses études théologiques à Berne, devient pasteur en 1808 et collabore avec Flörke. Il rassemble une importante collection de lichens de Suisse entre 1823 et 1852 (*Lichenes helvetici exsiccati*) à laquelle il joint un texte explicatif en deux parties intitulé *Lichenum helveticum spicilegium*. En 1850 il publie son œuvre majeure : *Enumeratio critica lichenum europaeum*. Plusieurs espèces lui sont dédiées : *Buellia schaeferi*, *Caloplaca schaeferi*, *Pertusaria schaeferi*, *Placocarpus schaeferi*, *Psorotichia schaeferi*, *Sporodictyon schaeferianum*, *Stigmidium schaeferi* (champignon lichénicole non lichénisé). [Abréviation du nom d'auteur : **Schaer.**].

3- De 1846 à 1866

C'est avec le botaniste italien Giuseppe **De Notaris** (1805-1877), directeur du jardin botanique de Turin (1832) puis du jardin botanique de Gênes (1839), que les études microscopiques des lichens commencent vraiment. Il s'intéresse tout particulièrement aux spores dont il montre tout l'intérêt pour l'établissement des genres et la classification. On lui doit la connaissance de nombreuses espèces basée sur l'observation précise des spores prenant notamment en compte leur taille. Une espèce lui a été dédiée : *Calicium notarisi*. [Abréviation du nom d'auteur : **De Not.**].



Un autre italien a marqué l'histoire de la lichénologie : Abramo Bartolommeo **Massalongo** (1824-1860), paléobotaniste et lichénologue de renom, professeur à Vérone, a lui aussi basé sa classification des lichens sur les caractères des spores. Mais son système a eu peu de succès, l'approche uniquement sporale ayant été considérée comme une base trop étroite. Un genre de lichen lui a été dédié : *Massalonia*. [Abréviation du nom d'auteur : **A. Massal.**].



Johan **Müller** (1828-1896), appelé Müller-Argoviensis parce qu'il était originaire du canton d'Argovie, est conservateur de l'herbier de Candolle, puis directeur du jardin botanique de Genève (1870-1874). Il publie entre 1852 et 1857 près de 160 articles scientifiques constitués par des listes et des descriptions de nouveaux taxons de lichens récoltés principalement sous les tropiques par d'autres botanistes. Un ouvrage important pour la flore suisse sera ses « *Principes de la classification des lichens et énumération des lichens des environs de Genève* » (1862). [Abréviation du nom d'auteur : **Müll. Arg.**].



Jean-Baptiste **Payer** (1818-1860), botaniste français, d'abord nommé professeur de géologie et de minéralogie à Rennes en 1840, obtient la chaire de botanique à l'École normale supérieure de Paris en 1844. Républicain convaincu, il participe à la révolution de 1848, abandonne ses fonctions universitaires et accepte les fonctions de chef de cabinet du ministre des affaires étrangères, Alphonse de Lamartine. Déçu par le coup d'État du 2 décembre 1851, il revient à la botanique et publie un ouvrage de botanique cryptogamique dans lequel il est le premier à inclure les lichens dans le groupe des champignons.



Mais incontestablement, le lichénologue qui a marqué le plus cette période est Wilhelm **Nylander** (1822-1899). Botaniste et entomologiste finlandais, il effectue son premier voyage à Paris en 1848 dans l'intention de se perfectionner en sciences naturelles, surtout en lichénologie ; c'est là qu'il fait la connaissance de Tulasne dont la direction lui fut très précieuse. En 1852 il visite le midi de la France où il collecte de nombreux échantillons de lichens. C'est à partir de ces récoltes qu'il pose les bases de sa classification. En 1856, il participe à la session extraordinaire de la Société botanique de France en Auvergne. Il est nommé professeur de botanique à l'université d'Helsinki en 1857 mais en 1863 il quitte son pays pour venir s'installer à Paris où il demeurera jusqu'à sa mort. Il travaille comme attaché auprès du Muséum national d'histoire naturelle et se consacre alors uniquement au monde des lichens. Il est considéré comme l'un des principaux chercheurs sur les lichens de la seconde moitié du XIX^e siècle décrivant et nommant près de 3000 espèces sans jamais attribuer de nom de personne « *estimant sans doute qu'aucune n'était digne de cet honneur^{xiv}* ». Il publie plus de 300 articles soit environ 4000 pages ! On lui doit l'utilisation de réactifs chimiques (iode, hypochlorite...) pour la détermination des espèces et il montre le lien entre la pollution atmosphérique et la croissance des lichens. A partir de ces observations, il a mis en place des bio-indicateurs (qu'il appelait « hygiomètres ») de la qualité de l'air. Il obtient le prix Desmazières de l'Académie des sciences de Paris en 1869. Nylander défendait vigoureusement l'idée de l'autonomie du groupe des lichens et se fâchait avec toute personne qui osait avancer des idées contraires aux siennes. C'est ainsi qu'il rejeta les travaux de Fries et de l'école suédoise, n'admit jamais la conception d'une double nature des lichens avancée par Schwendener (voir plus loin) et qu'il arrêta de fréquenter le Muséum sous prétexte que cette institution soutenait la théorie « schwendénérienne ». A partir de 1873, il travailla alors en solitaire dans son bureau où il mourut à l'âge de 77 ans. Plusieurs espèces



lui sont dédiées : *Biatora nylanderi*, *Lecania nylanderi*, *Lecanora nylanderiana*, *Lepraria nylanderiana*, *Leptogium nylanderi*, *Umbilicaria nylanderiana*, *Thelidium nylanderi*. [Abréviation du nom d'auteur : **Nyl.**].



Louis-René **Tulasne** (1815-1885) est né à Azay-le-Rideau. Fils de greffier, il fait des études de droit, mais, passionné d'histoire naturelle, il étudie parallèlement la botanique. Il rejoint son frère Charles (1816-1884) à Paris où il suit les cours d'Adolphe Brongniart (1801-1876) et d'Adrien de Jussieu (1797-1853). Il entre comme aide-naturaliste au Muséum national d'histoire naturelle puis devient membre de l'Académie des sciences en 1864. Il publia en 1852 un mémoire important sur l'anatomie des lichens et leurs organes reproducteurs^{xv}. Il s'interroge sur « *le rang que doivent occuper les Lichens parmi les plantes cryptogames* ». Il les situe comme « *intermédiaires naturels entre les Algues et les Champignons* » mais regrette « *qu'au gré des divers auteurs, plusieurs de leurs genres [soient cédés] soit à l'une soit à l'autre de ces classes, si même ils ne sont pas entièrement absorbés par elles, comme c'était leur sort dans les Genera plantarum de Linné, ceux d'A.-L. de Jussieu, le Tableau du règne végétal de Ventenat, les écrits de Bosc, etc.etc. et comme il leur arrive encore dans les systèmes de classification les plus récemment publiés.* » Il préfère en définitive rester fidèle au point de vue d'Acharius et considérer les lichens comme « *une famille distincte, au même titre que le sont les Mousses, les Hépatiques ou tel autre ordre de plantes cryptogames de même valeur, surtout s'il est vrai que les raisons qui s'y opposeraient, n'ont d'autre base que la double affinité naturelle des Lichens pour les Algues et les Champignons.* » Il admet que la germination des spores seules peut reproduire le lichen : il précise dans son mémoire qu'« *il est manifeste que les gonidies naissent directement des filaments de la médulle, ou continuent le tissu cortical à l'intérieur du thalle.* » Ce point de vue erroné ne sera abandonné que quelques années plus tard. Malade, Tulasne quitte ses fonctions au Muséum en 1872 et se retire à Hyères où il meurt en 1885.



C'est seulement à partir de 1866 qu'on commença à entrevoir la véritable nature des lichens avec en particulier les travaux de Heinrich Anton **de Bary** (1831-1888), botaniste et mycologue allemand, assistant de Hugo von Mohl (1805-1872) à l'université de Tübingen. Dans son ouvrage intitulé « *Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten* » (1866), de Bary écrit : « *ou bien les Lichens en question sont les états complètement développés et fructifères des Plantes, dont les formes incomplètement développées se trouvaient parmi les Algues sous le nom de Nostocacées, Chroococcacées. Ou bien les Nostocacées et Chroococcacées sont des Algues typiques ; elles prennent des formes de Collema, Epebe et autres du fait que certains Ascomycètes parasites y pénètrent, étendent leur mycélium dans le thalle en croissance et le fixent souvent sur ses cellules à phycochrome (Plectospora, Omphalariées).*^{xvi} » Cette hypothèse que certains lichens n'étaient que des algues pénétrées par des filaments de champignon va faire son chemin. Parmi les autres précurseurs de la théorie de la double nature des lichens on peut citer les russes Andrei **Famintzin** (1835-1918) et Ossip Vassilevitch **Baranetzki** (1843-1905) qui réussirent à isoler les gonidies des *Physcia parietina* (devenu *Xanthoria parietina*), d'un *Cladonia* et d'*Evernia furfuracea* (devenu *Pseudevernia furfuracea*).

4- De 1867 à 1950

C'est en 1867 que le botaniste suisse Simon **Schwendener** (1829-1919) développe l'hypothèse de de Bary sur la double nature des lichens en s'appuyant sur des faits précis.



Schwendener est d'abord assistant de C.W. von Nägeli (1817-1891), puis professeur à l'université de Munich en 1860 et, en 1867, professeur de botanique et directeur du jardin botanique de Bâle. Il succède ensuite à W. Hofmeister (1824-1877) à l'université de Tübingen et enfin enseigne comme professeur à l'université de Berlin. Dans un article publié en 1859, alors qu'il était encore assistant de Nägeli, il précise que dans les lichens, les algues « *apparaissent comme des serviteurs chargés de préparer la nourriture pour les champignons qui sont leurs maîtres, mais malgré cette différence, ces corps se mélangent si intimement entre eux qu'ils forment pour ainsi dire une nouvelle plantule par leur pénétration réciproque et sont pour cette raison classés comme lichens par la plupart des auteurs dans un groupe particulier et bien défini.* » Plus loin il précise sa pensée : « *Mes observations prouvent que ces plantules ne sont pas des plantes autonomes, des individus dans le sens propre du mot, ce sont plutôt des colonies qui se composent de centaines et de milliers d'individus où l'un d'eux exerce la suprématie pendant que les autres dans une captivité perpétuelle préparent la nourriture du maître. Le souverain est un champignon de la classe des ascomycètes, un parasite habitué à vivre du travail des autres ; ses esclaves sont des algues vertes qu'il a poursuivies, ou au moins retenues et contraint à le servir.* ^{xvii} ». On dispose là des éléments essentiels de sa théorie algo-lichénique qui sera développée dans plusieurs mémoires publiés entre 1867 et 1869^{xviii}. L'histoire retiendra surtout sa conférence donnée le 10 septembre 1867 dans le cadre de l'assemblée annuelle de la Société d'Histoire naturelle suisse réunie à Rheinfelden^{xix} ; cette conférence constituera l'acte de naissance de la théorie « schwendénérienne » selon laquelle les lichens sont des êtres doubles, formés de l'union d'une algue et d'un champignon. En 1868, il généralise à l'ensemble des lichens cette conception : « *Je crois que les Lichens ne sont pas des Plantes autonomes, mais des champignons (Ascomycètes), auxquels les Algues, dont je ne doute pas de l'indépendance, servent de Plantes nourricières.* ^{xx} » Dans son important Mémoire de 1869, il décrit différents types de Cyanophycées [Cyanobactéries] pour les lichens gélatineux, de Chlorophycées pour les Graphidées, les lichens foliacés et fruticuleux et les rapportait aux groupes connus d'Algues libres.

Cette théorie fut d'abord combattue par plusieurs lichénologues de renom dont **Nylander** mais aussi Theodor Magnus **Fries** (1832-1913) fils de Elias Magnus, Gustav Wilhelm **Koerber** (1817-1885) ou Johan **Müller**. Ces partisans de l'autonomie des lichens par rapport aux algues et aux champignons appuient leur argumentation sur l'hypothèse ancienne de l'origine mycélienne des gonidies, l'existence de chlorophylle contenue dans les hyphes, la composition des hyphes des lichens différente de celle des champignons libres et contestent les expériences de synthèse lichénique effectuées par les « Schwendénéristes ».

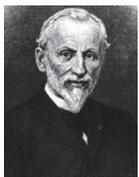
Cette opposition à la conception duale des lichens se prolongera pendant plusieurs années. Camille **Flagey** (1837-1898), auteur d'une volumineuse « Flore des Lichens de Franche-Comté » en 1883^{xxi}, écrit en 1882 : « [...] Certains auteurs ont-ils autrefois réuni les lichens aux algues, d'autres aux champignons ; on comprend toutefois qu'il était difficile d'arriver à une assimilation complète. Frappé de cette difficulté, Schwendener imagina, il y a vingt-cinq ans, une théorie fort ingénieuse, dans laquelle l'algue et le champignon se réuniraient pour former le lichen, le champignon vivant en parasite sur l'algue. Cette théorie eut d'ardents défenseurs : elle est cependant aujourd'hui à peu près universellement abandonnée et on s'accorde généralement à regarder les lichens comme parfaitement autonomes ; [...] »

D'autres lichénologues au contraire furent acquis à cette nouvelle conception et apportèrent par leurs travaux des arguments en faveur de Schwendener. Pour ces derniers, le seul point de discussion portait sur le mode de relation qui s'établit entre les deux composantes des lichens. L'idée de Schwendener selon laquelle le champignon vivrait en parasite au détriment de l'algue n'est pas partagée par tous les lichénologues.



Le naturaliste allemand Albert-Bernhardt **Frank** (1839-1900), dans une étude publiée sur les lichens en 1877, conteste l'interprétation de Schwendener d'une algue parasitée par le champignon et défend l'idée de relations plus équilibrées entre les deux partenaires. Il propose de désigner cette association par le terme *symbiotismus*.

Cette conception sera reprise une année plus tard par **de Bary** qui utilise pour la première fois le terme de *symbiose* dans une conférence intitulée « *The phenomena of symbiosis* » lors d'un congrès de l'Association des naturalistes et physiciens allemands à Cassel en 1878. Il définit ainsi ce concept : « *Parasitisme, mutualisme, lichénisme etc. sont chacun des cas particuliers d'une association générale pour laquelle le terme de symbiose est proposé comme nom collectif.* »

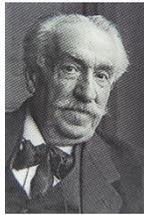


Jean-Baptiste Edouard **Bornet** (1828-1911), botaniste français né à Guérisny (Nièvre), disciple et collaborateur de G. Thuret (1817-1875), apporte des arguments importants en faveur de la théorie algo-lichénique par ses tentatives de synthèse lichénique à partir de spores de *Xanthoria parietina* ensemencées sur des cultures de « *Protococcus viridis* » et la culture sur milieu non stérile de champignons et d'algues isolés à partir d'une soixantaine d'espèces de lichens^{xxii}. Il montre en outre, par des dessins précis, que toute gonidie de lichen peut être rapportée à une algue déterminée mais qu'en aucun cas elle ne provient du champignon auquel elle est associée ; il prouve par ailleurs que les spores des lichens ne donnent que des filaments de champignon.

Christian Ernst **Stahl** (1848-1919) étudie la botanique à Strasbourg et collabore avec de Bary puis devient l'assistant de Julius von Sachs (1832-1897) à l'université de Würzburg et obtient en définitive la chaire de botanique à Iéna en 1881. Il s'intéresse au développement des lichens et plus spécialement aux problèmes liés à la sexualité et à la formation des apothécies. Il expérimente en particulier sur *Endocarpon pusillum* Hedw. et réussit à obtenir la synthèse complète du lichen à partir de cultures de spores de champignon associées à des « gonidies hyméniales ». Il décrit à cette occasion le mode de diffusion des spores en ces termes : « *Les asques murs se fendent à leur sommet et les spores sont aussitôt lancées hors de l'utricule déchiré avec une grande force et souvent à plusieurs centimètres de distance [...]. On voit que les spores d'Endocarpon pusillum recueillies de cette façon [sur une lame de verre] sont toutes entourées d'une nombreuse cour de gonidies hyméniales d'un vert pâle qui y sont attachées.* » Les expériences et les observations très précises effectuées par Stahl en 1879^{xxiii} constitueront un soutien efficace à la théorie avancée par Schwendener. [Abréviation du nom d'auteur : **Stahl**].

Mais c'est sans doute le français Gaston **Bonnier** (1853-1922) qui apporte les arguments les plus convaincants en faveur de la théorie de la double nature du lichen. Agrégé préparateur à l'École normale supérieure de Paris en 1876, il devient directeur du laboratoire de botanique de cette institution en 1886 et enseignera la botanique à la faculté des sciences de Paris à partir de 1887. Il participe en 1889 à la fondation de la *Revue générale de*

botanique qu'il dirige jusqu'en 1922 et fonde un laboratoire de biologie végétale à Fontainebleau^{xxiv} en 1889. Membre de l'Académie des sciences, il est aussi membre de plusieurs sociétés savantes dont la *Société botanique de France* qu'il préside en 1890. Son apport à la lichénologie a consisté à réaliser dans des conditions aseptiques des cultures de spores de champignons en présence d'algues prélevées dans une culture pure établie à l'avance. Il a prétendu réussir ainsi la synthèse d'un vrai thalle de lichen qui se développe normalement chez plusieurs espèces dont *Physcia parietina* [devenu *Xanthoria parietina*], *Physcia stellaris*, *Lecanora subfusca*, *Lecanora ferruginea* [devenu *Caloplaca ferruginea*] etc., montrant ainsi que le « lichen n'est pas un végétal autonome, mais est bien réellement formé par l'association d'une Algue et d'un Champignon. » Il ajoute que « l'Algue, qui est ordinairement tuée par la sécheresse lorsqu'elle est isolée, trouverait dans l'association avec le Champignon l'avantage de supporter les changements brusques d'état hygrométrique, pouvant passer en même temps que son associé à l'état de vie ralentie. » Les réussites de Bonnier ont, depuis, été parfois contestées et sans doute les thalles lichéniques qu'il a pu obtenir par synthèse étaient-ils incomplets.



On évoquera ici la personnalité de Béatrix **Potter** (1866-1943) plus pour illustrer les mœurs des milieux scientifiques de la fin du XIX^e siècle que pour nous apporter des connaissances nouvelles sur les lichens. Née à Londres, elle est élevée par des gouvernantes dans l'élégante demeure familiale située dans un des quartiers riches de la capitale. Solitaire, elle passe son temps à observer mais surtout à dessiner et à peindre les animaux et, lors de vacances chez sa grand-mère en Ecosse, elle court les bois pour immortaliser les chenilles, les champignons, les mousses et les lichens qu'elle rencontre^{xxv}. C'est une virtuose du dessin d'après nature et elle réalise de magnifiques aquarelles de champignons, étudie et représente des germinations de spores d'*Agaricineae* et s'intéresse aux lichens, discutant de leur nature duale défendue par Schwendener. Elle effectue des observations microscopiques de *Cladonia* et réussit à en faire germer les spores. Son oncle chimiste l'encouragea à publier en 1896 un article dans la revue de la *Société linnéenne de Londres*. Mais, parce que femme, on lui interdit de présenter sa communication devant les membres de cette Société. Elle fit une seconde tentative, aussi catastrophique, avec le directeur des jardins botaniques de Kew. Démoralisée, elle abandonna l'idée d'apporter sa contribution à la science et se consacra aux livres pour enfants, avec de magnifiques illustrations sur chaque page et obtint dans ce domaine un extraordinaire succès, réalisant 23 livres (dont le célèbre « *Peter Rabbit* ») vendus à plus de 100 millions d'exemplaires ! Il faudra attendre 1967 pour que le président de la Société anglaise de mycologie utilise ses aquarelles pour son manuel sur les champignons et les lichens des îles britanniques. « *En 1997, exactement cent ans après qu'on l'eût empêchée de s'exprimer, Beatrix Potter recevait les excuses posthumes de la Société linnéenne* ^{xxvi} ».

On citera, pour cette fin du XIX^e siècle, un dernier soutien à la théorie duale de Schwendener, celui de Léo **Errera** (1858-1915). Ce botaniste belge, qui a fréquenté le laboratoire de de Bary à Strasbourg, présente avec humour l'organisation des lichens en ces termes: « *Nous pouvons nous figurer le champignon qui vient trouver l'algue et lui tient à peu près ce langage (je suppose, bien entendu, un champignon qui y mette des formes) : « - Mademoiselle, il y a là de vastes régions désertes que je désirerais vivement coloniser. Daignez vous joindre à moi, car elles sont inhabitables pour chacun de nous isolément. Délicate comme vous l'êtes, vous y seriez rôtie par le soleil, vous ne parviendriez pas à vous y fixer et à absorber les aliments minéraux qui vous sont nécessaires. Pour moi qui suis plus*

endurant, je pourrais bien m'y cramponner ; mais je ne trouverais pas de substances organiques et je n'ai pas ainsi que vous, le talent de me nourrir d'air ou tout au moins d'acide carbonique. Associons-nous donc et nous régnerons, à nous deux seuls, sur d'immenses espaces que nul ne saurait nous disputer ; vous fournirez la matière organique au ménage ; moi je vous servirai d'écran, je vous attacherai au sol et j'irai y chercher des sels inorganiques dans l'intérêt commun. » L'algue n'a qu'à répondre : « volontiers, Monsieur ! » Voilà le pacte conclu et le lichen constitué. »^{xxvii}

Comme l'indiquent Ferdinand **Moreau** (1886-1979) et Claude **Moreau** dans « La vie des plantes »^{xxviii}, après la mort de Nylander en 1899 « il s'en fallut de peu que la lichénologie tout entière ne disparut avec lui. Les études de la systématique des Lichens connurent un temps d'arrêt. La lichénologie systématique ne subsiste aujourd'hui qu'à la faveur d'une fiction, qui consiste à décrire, nommer, classer des organismes doubles comme s'ils étaient des organismes simples. »

Par bonheur, de nombreux lichénologues continueront à travailler tel l'abbé Auguste Marie **Hue** (1840-1917), qui a étudié au début des années 1900 les récoltes de plusieurs expéditions en Tunisie, Antarctique, Louisiane mais a aussi beaucoup publié à partir des récoltes effectuées dans la région parisienne et dans les Alpes^{xxix}. D'abord disciple de Nylander, il fut répudié par le maître dès lors qu'il adopta le point de vue de Schwendener sur la nature double des lichens. [Abréviation du nom d'auteur : **Hue**].

L'abbé Julien, Herbert, Auguste, Jules **Harmand** (1844-1915) adopta la classification originale proposée par Hue. Il publie notamment un « Guide élémentaire de lichénologie » en 1904. [Abréviation du nom d'auteur : **Harm.**].

Pour surmonter la difficulté de nommer des organismes composites, la solution retenue a été de considérer les lichens comme étant des « **champignons lichénisés** ». Le premier à proposer cette interprétation a sans doute été le lichénologue finlandais Edvard August **Vainio** (1853-1929) qui a collecté des échantillons au Brésil, en Finlande, en France, en Hongrie, en Russie et en Suisse. Ses principaux travaux ont été publiés entre 1890 et 1929 : « Etude sur la classification naturelle et morphologie des lichens du Brésil » (1890), *Lichenographia fennica* : Pyrenolichens (1921), *Coniocarpae* (1927) et « New species of lichens from Porto Rico » (1929). Une espèce lui est dédiée : *Chaenothecopsis vainioana* [Abréviation du nom d'auteur : **Vain.**].

Alexander **Zahlbruckner** (1860-1938), botaniste autrichien, conservateur au Muséum d'histoire naturelle de Vienne, établit une nouvelle classification des lichens en se basant sur les idées développées par Vainio. Il publie quatre articles dès 1885-1886 puis, de 1903 à 1907 une série de révisions des genres et des familles dans « Die natürlichen Pflanzenfamilien » en 32 volumes édités par Engler et Plantl. Mais son œuvre principale est contenue dans son *Catalogus lichenum universalis*, catalogue qui rassemble tous les noms des lichens connus et est publié en 10 volumes à partir de 1922 ; le dernier volume paraîtra en 1940, deux ans après sa mort. Sa classification restera une référence pour la plupart des lichénologues pendant près d'un demi-siècle. Elle sera rééditée en 1951 et ne deviendra obsolète qu'avec l'avènement des classifications phylogénétiques. [Abréviation du nom d'auteur : **Zahlbr.**].



L'abbé Léon **Vouaux** (1870-1914) est certainement un des premiers mycologues, avec Henri **Olivier** (1848-1922)^{xxx}, à s'intéresser aux champignons qui se développent sur les

lichens, autrement dit, les **champignons lichénicoles**. Son « Synopsis des champignons parasites des lichens », publié en sept fascicules entre 1912 et 1914^{xxxii}, comporte 373 pages. Né à Baccarat le 25 février 1870, Léon Vouaux est ordonné prêtre en 1893 ; il suit des études supérieures à l'université de Nancy (1894-1898) ; reçu au concours d'agrégation de grammaire en 1898, il est par ailleurs très attiré par l'histoire naturelle. Il rencontre l'abbé Harmand au collège de la Malgrange et fréquente le laboratoire du professeur Le Monnier à la faculté des sciences. Dans son synopsis il indique notamment : « *Il ne s'agit pas d'étudier le parasitisme en lui-même, ce qui exigerait un travail particulier... Ces questions de parasitisme sur Lichens, de parasymbiose et même de saprophytisme sont loin d'être élucidées. On ne possède encore que des observations éparses, qui ne permettent même pas de distinguer toujours l'un de l'autre ces différents états. J'en ai rassemblé quelques autres ; mais j'en voudrais une provision moins pauvre.* » Il n'en aura pas le loisir. Il sera fusillé par les Allemands en 1914, à la place de son frère, curé de Jarny, chez lequel il passait ses vacances. Une espèce de lichen lui est dédiée : *Agonimia vouauxii* et un genre de champignon lichénicole : *Vouauxiella*, comportant deux espèces : *V. lichenicola* et *V. verrucosa*.



André de **Crozals** (1861-1932), officier de marine, négociant en vin et botaniste, a effectué de nombreuses récoltes de lichens dans l'Hérault et publié ses observations et déterminations entre 1908 et 1910. Il a également publié, entre autres, le compte rendu de ses excursions dans le massif du Mont-Blanc en 1909. Paul **Genty** (1861-1955) a eu souvent recours à de Crozals pour la détermination ou la confirmation d'espèces de lichens récoltés en Côte-d'Or. Plusieurs espèces lui ont été dédiées : *Agyrina crozalsii*, *Buellia crozalsiana*, *Gyalecta crozalsii*, *Parmotrema crozalsianum*, *Pleospora crozalsii*, *Pyrenidium crozalsii*.

Maurice **Bouly de Lesdain** né en 1869 à Dunkerque et décédé en 1965 à Lille, se destine d'abord à la médecine mais s'oriente vers la botanique et plus particulièrement il s'intéresse aux lichens auxquels il consacre sa thèse soutenue en 1910. Il publie entre 1905 et 1965 près de 200 notes et mémoires concernant les lichens. En plus des lichens de la région de Dunkerque, il s'intéresse aux lichens en provenance de Cuba, de la Guadeloupe, du Nouveau Mexique, de l'Archipel des Kerguelen. En 1940, son herbier et sa bibliothèque de Dunkerque sont totalement détruits et il se réfugie alors à Paris où il rejoint le laboratoire de Cryptogamie du Muséum d'histoire naturelle. Il est coopté correspondant de l'Académie des sciences à partir de 1945^{xxxiii}. Pour l'anecdote : ayant pris connaissance d'une liste de 33 espèces de lichens recueillis par Nylander en 1866 sur les arbres du jardin du Luxembourg, il constate l'absence totale de ces lichens en ce lieu en 1950 ! Plusieurs espèces de lichens et champignons lichénicoles lui sont dédiées : *Botryolepraria lesdainii*, *Echinodiscus lesdainii*, *Lecania lesdainii*, *Staurothele lesdainiana*, *Unguicularopsis lesdainii*. [Abréviation du nom d'auteur : **B. de Lesd.**].

Henri **des Abbayes** (1898-1974) est né à Vihiers (Maine-et-Loire) et décédé à Rennes. Il devient maître de conférences de botanique à Rennes en 1947 puis professeur en 1952 à la faculté des sciences de Rennes ainsi qu'à l'École de médecine et de pharmacie de 1937 à 1958^{xxxiiii}. En 1934 il soutient une thèse intitulée « La végétation lichénique du Massif armoricain (Étude chorologique et écologique)^{xxxv} ». Excellent botaniste il a également publié une « Flore et végétation du Massif armoricain. Flore vasculaire ». Son « Traité de lichénologie »^{xxxvi}, paru en 1951 et préfacé par Roger Heim, marquera une étape importante dans l'histoire de la lichénologie en particulier dans les pays francophones.



5- La seconde moitié du XX^e siècle

La personnalité de Georges **Clauzade** (1914-2002) domine la lichénologie française dans cette seconde moitié du XX^e siècle. Professeur agrégé de sciences naturelles, il fait progresser d'une manière décisive la lichénologie en France par la publication d'un gros ouvrage *Les Lichens*, étude biologique et flore illustrée, en 1970, en collaboration avec Paul **Ozenda**, mais dont il est l'auteur principal (cet ouvrage sera d'ailleurs popularisé sous le nom de « Clauzenda » !). Un utile complément sera la publication en 1985 du fameux « Likenoj de Okcidenta Eŭropo » par G. **Clauzade** et C. **Roux**, outil toujours indispensable pour l'identification des récoltes. En hommage à ces auteurs, plusieurs genres et espèces leur ont été dédiés : trois genres à Georges **Clauzade** : *Clauzadea* (comportant quatre espèces : *chondrodes*, *immersa*, *metzleri*, *monticola*), *Clauzadeana* (*C. macula*) et *Clauzadella* (*C. gordensis*) ainsi que plusieurs espèces de lichens et champignons lichénicoles : *Caloplaca clauzadeana*, *Lichenochora clauzadei*, *Polycoccum clauzadei*, *Rinodina clauzadei*, *Stigmidium clauzadei*, *Verrucaria clauzadei* et *Verrucula clauzadaria*, tandis qu'un genre a été dédié à Claude **Roux** : *Claurouxia* (*C. chalybeioides*) ainsi que trois espèces de lichens : *Caloplaca rouxii*, *Lecanora rouxii*, *Polyblastia rouxiana* et une espèce de champignon lichénicole : *Lichenostigma rouxii*.

Un colloque sur « Les lichens et la symbiose lichénique » s'est réuni à Paris du 17 au 19 novembre 1967, puis une journée d'études intitulée « Progrès récents en lichénologie » s'est tenue à Paris le 24 janvier 1986. Ces deux manifestations, organisées par la Société botanique de France, ont permis de faire le point sur l'état d'avancement de la lichénologie entre 1950 et la fin des années 1980. Les actes de ces travaux ont été publiés dans deux volumes spéciaux du *Bulletin de la Société botanique de France*^{xxxvi} et sont donc faciles à consulter. De ces documents nous retiendrons quelques points forts concernant les avancées dans la connaissance des lichens.

D'abord sur la terminologie utilisée : **des Abbayes** (1968) défend l'idée du choix des termes « mycosymbiote » et « phycosymbiote » pour désigner les deux partenaires des lichens. Cette proposition n'est que partiellement retenue aujourd'hui, le terme de « photosymbiote » s'étant substitué à celui de « phycosymbiote » puisque la composante photosynthétique peut être soit une algue soit une cyanobactérie et non pas seulement une algue comme le suggère le préfixe « phyco- ».

Une préoccupation pendant cette période a été de mieux comprendre comment s'effectue le **développement des lichens** (**Werner**, 1968)^{xxxvii}. Les observations effectuées « dans la nature » ont permis de mettre en évidence six phases caractéristiques du développement chez plusieurs espèces incrustantes, foliacées et fruticuleuses, allant de la germination des spores du champignon capturant des cellules algales jusqu'à la constitution du thalle secondaire adulte. Les cultures dites « analytiques » de gonidies et de champignons isolés montrent que les algues lichéniques se développent sans le secours du champignon et que, selon des Abbayes : « toutes les phases essentielles du développement du thalle d'un lichen sont esquissées en l'absence des Algues-gonidies. C'est la confirmation du rôle primordial que joue le champignon dans la morphogenèse des thalles hétéromères. Mais seul il ne produit qu'une ébauche, s'arrêtant au stade de thalle primaire et le thalle secondaire, avec sa structure particulière achevée, ne peut être atteint qu'avec le secours des gonidies. »^{xxxviii} On soulignera que, par contre, les tentatives de cultures « synthétiques » (mise en présence de spores germées du champignon et de l'algue) n'ont pas eu le succès escompté et ont été dans l'ensemble négatives même si dans quelques cas un début de lichénisation a été obtenu.^{xxxix}

Microscopie et culture *in vitro* ont aussi contribué à une meilleure connaissance de la **morphogenèse** de différents modèles de thalle : foliacés (type *Xanthoria parietina*), fruticuleux (type *Usnea*) ou squamuleux pour lequel l'étude de l'*Endocarpon pusillum* Hedw. – modèle déjà retenu en 1877 par Stahl – a été repris dans les années 1960 à 1986 par **Wagner** et **Letrouit-Galinou**^{xi}. On notera aussi la découverte de phénomènes de reconnaissance entre les deux partenaires symbiotiques et en particulier la mise en évidence du rôle joué par des **lectines** sécrétées par le champignon.

Le colloque de 1967 a été l'occasion d'effectuer un inventaire complet des **photosymbiotes** des lichens (**Letrouit-Galinou**^{xlii}) inventaire toujours d'actualité : 23 genres sont identifiés : 7 sont des Cyanophycées [Cyanobactéries], 15 sont des Chlorophycées et 1 Xanthophycée. La plupart de ces genres et espèces sont également connus à l'état libre mais la lichénisation provoque des modifications touchant leur forme et leur structure ce qui rend parfois leur identification difficile. Trois genres sont très dominants et représentent 90% des photosymbiotes : *Nostoc* (Cyanobactérie), *Trebouxia* et *Trentepohlia* (Chlorophycées).

Au niveau **cytologique**, les asques et leurs appareils apicaux, les parois des hyphes et des spores ont été particulièrement étudiés (M.-C et J.-C **Boissière**, 1967^{xliii}) et la microscopie électronique en transmission (MET) a apporté des précisions sur l'ultrastructure des asques et des ascospores (**Bellemère** et **Letrouit-Galinou**^{xliiii}, 1982, **Bellemère** et **Hafellner**^{xliv}, 1983) ainsi que des parois et des contenus cellulaires (C. **Roux** *et al.*, R. **Lallemant** *et al.*, 1986^{xlv}) : mise en évidence de certaines particularités structurales du champignon liées à la symbiose (architecture des thalles, paroi, système lysosomal...).

La mise au point d'une méthode standardisée de chromatographie sur couche mince de gel de silice (**Culberson**, 1972^{xlvi}, **Culberson** et **Ammann**, 1979), dont le principe et la mise en pratique sont exposés dans l'article de Françoise **Lohézie-le Dévéhat**^{xlvii} (2012), a permis d'identifier plusieurs centaines de **substances lichéniques** (appelées aussi acides lichéniques).

La prise en compte à partir de 1970 des critères nouveaux (appareil apical des asques, paroi des ascospores, ontogénie des ascomes et des pycnides, substances lichéniques) a contribué à bouleverser les bases de la **systématique** des lichens ; c'est le cas par exemple du démantèlement du genre *Lecidea* s.l. effectué sur la base de la structure des apothécies, des paraphyses, des spores, de la structure et du mode de déhiscence des asques ; ou bien, sur la base de substances lichéniques nouvellement identifiées, l'élévation de trois sous-genres d'*Alectoria* au rang de genres (*Alectoria*, *Bryoria*, *Pseudephebe*), ou bien encore la séparation des *Phaeophyscia* du genre *Physcia* ou au contraire la réunion de *Porpidia cinereoatra*, *P. percontigua* et *P. platycarpoides* au sein d'une même espèce (*P. cinereoatra*) dans laquelle on distingue plusieurs chémotypes^{xlviii}.

Un autre domaine de recherches nouvellement exploré pendant cette période concerne les **relations des lichens avec leur environnement** sous trois aspects principaux : les relations avec le substratum, les relations avec la pollution chimique, les biocénoses (lichénogéographie et lichénosociologie). On consultera avec intérêt l'article intitulé « Lichens et environnement ; quelques travaux français depuis 1970 » publié à l'occasion de la journée d'études sur les lichens de 1986 (**Van Haluwyn** *et al.*, 1986^{xlix}) qui fait le point sur ces aspects et qui fournit de nombreuses références bibliographiques témoignant de l'activité de recherche dans ces domaines. Après 1986, l'activité des lichénologues français s'est manifestée notamment par l'organisation de deux séminaires sur le thème de la

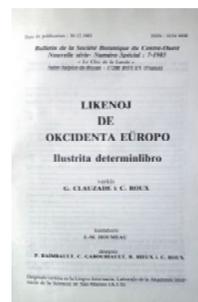
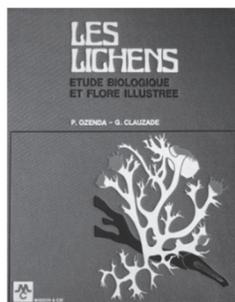


bio-indication lichénique sous la direction de C. **Van Haluwyn** : les 5 et 6 octobre 1991 à Lille avec comme thématique « Les problèmes actuels posés à la bio-indication par les lichens suite à la dépollution », et le 2 mars 1996 à Fontainebleau sur les « Différentes méthodologies en matière de bio-indication lichénique » avec la participation du CEA de Saclay et de la faculté des sciences agronomiques de Gembloux (Belgique). Un séminaire est organisé à Paris le 21 novembre 1992 par le British Council et le laboratoire de Cryptogamie de l'université Paris VI sous la responsabilité de M.-A. **Letrouit-Galinou**¹. On citera également l'étude de **Bricaud** intitulée « Les peuplements lichéniques corticoles sciaphiles et foliicoles méditerranéens de la France méridionale » (1996)^{li}.

A partir de 1950, les travaux en lichénologie sont trop nombreux pour être tous cités. On se limitera donc aux seuls ouvrages généraux, dont chacun comporte une abondante bibliographie. Outre le *Bulletin d'informations de l'Association française de lichénologie* (2 volumes annuels depuis 1976), on soulignera en particulier l'importance de deux ouvrages fondamentaux, le « **Clauzenda** » paru en 1970 et le « **Likenoj** » de Clauzade et Roux édité en 1985 qui ont donné un salutaire « coup de jeune » à la lichénologie francophone.

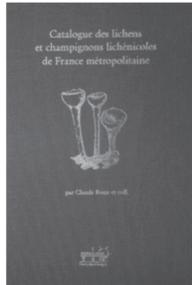
Parmi les ouvrages marquants parus entre 1950 et 2000, on citera :

- H. **des Abbayes**, 1951. Traité de lichénologie (préfacé par Roger Heim), P. Le chevalier, (collection Encyclopédie biologique), Paris, 217 p.
- H. **Gams**, 1967. Kleine Kryptogamenflora, band III : Flechten, Gustav Fischer Verlag., Stuttgart, 244 p.
- R. G. **Werner**, 1967. Colloque sur les lichens et la symbiose lichénique, *Bull. soc. bot. Fr, Mémoires* (auteurs multiples).
- E. **Skye**, 1968. Lichens and Air pollution. *Acta Phytogeographica Suecica*, 52, Uppsala, 123 p.
- J. **Lambinon**, 1969. Les lichens (morphologie, biologie, systématique, écologie). Introduction à l'étude des lichens de Belgique et des régions voisines. Les naturalistes belges, Bruxelles, 196 p.
- P. **Ozenda** et G. **Clauzade**, 1970. Les lichens (étude biologique et flore illustrée), Masson édit., Paris, 801 p.
- G. **Clauzade** et C. **Roux**, 1985. « Likenoj de okcidenta eŭropo » (en espéranto), *Bulletin de la SBCO*, 893 p. ; on peut se procurer la traduction en français du texte par Mme Ravel via l'Association française de lichénologie.
- M.-A. **Letrouit-Galinou**, 1986. Progrès récents en lichénologie (auteurs multiples). Journée d'études, *Bull. Soc. bot. Fr.*, 133, *Actual. bot.*, 2, 112 p.
- H. M. **Jahns**, 1989. Guide des Fougères, Mousses et Lichens. Les guides du naturaliste, Delachaux & Niestlé édit., Neuchâtel, 258 p.
- C. **Van Haluwyn** et M. **Lerond**, 1993. Guide des lichens (préfacé par A. Bellemère), Lechevalier édit., Paris, 344 p.
- J.-P. **Gavériaux**, 1996. Les lichens et la bioindication de la qualité de l'air. Guide technique à l'usage des professeurs des collèges et lycées, CRDP de l'Académie d'Amiens, 52 p.



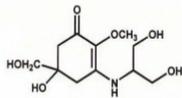
6- La lichénologie au début du XXI^e siècle

Pour faire connaissance avec les principaux acteurs actuels qui participent à « l'activité lichénologique » en France, on se reportera au *Catalogue des lichens et champignons lichénicoles de France métropolitaine* de Claude **Roux** et collaborateurs (2014 et 2017)^{lii}. On trouvera en effet dans l'avant-propos de Cl. Roux, en particulier aux paragraphes intitulés « des Abbayes et ses élèves », « Clauzade et ses élèves » et « Association française de lichénologie », la liste des principaux collaborateurs de l'ouvrage qui fait désormais autorité dans notre pays.



En ce qui concerne les **acquisitions récentes** en lichénologie, on indiquera d'abord l'intérêt porté à quelques thèmes majeurs comme la poursuite de l'inventaire des **métabolites secondaires**, le développement de la **lichéno-sociologie**, la découverte d'**espèces nouvelles** incluant les **champignons lichénicoles**. Outre ces thématiques classiques, on insistera enfin sur les acquisitions nouvelles obtenues grâce aux outils de la biologie moléculaire et de l'informatique (communautés bactériennes associées aux lichens et second partenaire fongique éventuel) et l'utilisation de la méthode cladistique pour ce qui concerne la systématique.

Une « présentation des métabolites secondaires lichéniques » nous est proposée par P. Le **Pogam**, M. **Chollet-Krugler** et J. **Boustié** (2015)^{liii} dans le *Bulletin de l'Association française de lichénologie*. Cette mise au point récente fait état de 1037 composés référencés et les auteurs insistent sur le caractère évolutif de cet inventaire. Parmi ces composés, de nombreuses molécules assurent une **protection contre les rayonnements UV** (dérivés de l'acide usnique, de l'acide pulvinique, quinones etc.). Une nouvelle classe de photoprotecteurs, appelés **mycosporines**, a été récemment décelée au sein des cyanolichens et chez certains chlorolichens hydrophiles. D'autres composés sont impliqués dans la **tolérance aux métaux lourds**, tandis que certains sont actifs sur les autres organismes vivants et s'avèrent **toxiques** vis-à-vis d'autres espèces de lichens, de bactéries, des mousses voire des plantes vasculaires (acides usnique, évernique, vulpinique etc.).



Mycosporine sérinol

Ces métabolites secondaires jouent également un rôle primordial dans l'**équilibre symbiotique**, notamment en régulant la flore microbienne associée aux lichens. Au niveau des techniques nouvelles utilisées, la microcristallisation s'avère être un outil performant pour caractériser les substances lichéniques (**Lagabrielle**, 2014)^{liv}.

Les aspects touchant la **lichéno-sociologie** présentent actuellement un regain d'intérêt comme en témoignent de récentes et importantes publications. On citera par exemple le travail de synthèse sur « la sociologie des lichens corticoles en Europe » réalisé par C. **Van Haluwyn** (2010)^{lv} et les travaux de O. **Bricaud et al.** (2009)^{lvi}, **Bültmann et al.** (2015)^{lvii}, **Ménard** (2009)^{lviii}, **Roux et al.** (2009)^{lix} qui concernent principalement la France méridionale.

La découverte de **nouvelles espèces** en France se poursuit du fait de prospections de plus en plus nombreuses effectuées par des lichénologues « avertis » ; cet aspect est particulièrement évident pour les **champignons lichénicoles**. Suite au travail initial de Vouaux (voir précédemment), et s'appuyant sur toutes les études déjà réalisées sur le sujet, un travail fondateur débouchant sur une clé de détermination des champignons lichénicoles a été réalisé par Georges **Clauzade**, Paul **Diederich** et Claude **Roux** en 1989^{lx}. Nos connaissances dans ce domaine progressent sensiblement grâce à la perspicacité et à l'efficacité de quelques

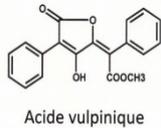
(trop) rares spécialistes : plus de 600 espèces ont actuellement été recensées en France métropolitaine^{lxi}.

L'utilisation des techniques de la biologie moléculaire et de l'outil informatique (J.-B. et L. **Quiot**, 2015)^{lxii} jointes à des techniques microscopiques performantes (microscopie confocale, fluorescence) a permis des progrès sensibles dans la connaissance de l'organisation structurale très complexe des lichens et en particulier des communautés bactériennes associées aux lichens. Par ailleurs, c'est grâce à l'utilisation de ces techniques de pointe qu'a été récemment découvert un second mycosymbiote dont la présence discrète n'avait pu être détectée par l'observation microscopique classique.

La présence de **bactéries associées aux lichens** a été mentionnée dès la première moitié du XX^e siècle, mais leur rôle est resté sans explication documentée. Il a fallu attendre la possibilité d'utiliser les technologies de séquençage et les outils informatiques pour que puissent progresser les descriptions taxonomiques permettant de mettre en évidence l'existence d'une véritable **écologie microbienne** sur et dans les thalles des lichens. Les recherches dans ce domaine se multiplient ; on s'appuiera sur un article de synthèse intitulé « *Understanding Microbial Multi-species Symbioses* » (**Aschenbrenner et al.**, 2016^{lxiii}) pour évoquer quelques aspects actuels de ces recherches. La quantité de bactéries trouvées sur les lichens est considérable, approximativement 10^7 à 10^8 bactéries par gramme de *Cladonia* ! *Lobaria pulmonaria* se révèle principalement colonisé par des Alphaprotéobactéries auxquelles s'ajoutent des Sphingobactéries, des Actinobactéries et des Spartobactéries. Les techniques de visualisation (hybridation *in situ* et fluorescence dite FISH, microscopie confocale par balayage laser dite CLSM) permettent de montrer l'existence d'une distribution différentielle des colonies bactériennes au sein des lichens (surface, cortex, zones plus profondes du thalle) ; chez *Lobaria*, les propagules végétatives sont colonisées par des communautés bactériennes différentes de celles des thalles adultes ; ces communautés microbiennes sont influencées par des facteurs abiotiques (substrat, température, humidité) et biotiques (présence ou non de photosymbiotes fixant l'azote atmosphérique par exemple). Les rôles joués par cette composante bactérienne restent encore largement inconnus. On sait néanmoins que des bactéries interviennent dans les processus d'approvisionnement en nutriments, dans la dégradation des parties âgées des thalles, dans la biosynthèse de vitamines (B12) et d'hormones ainsi que dans les phénomènes de détoxification de substances inorganiques (As, Cu, Zn). Elles interviendraient aussi dans la synthèse de métabolites assurant une protection contre les stress biotiques et abiotiques (par exemple production de spermidine connue pour réduire la dessiccation). Le thalle des lichens apparaît donc comme un écosystème miniature très favorable pour étudier ce type de symbiose complexe « à espèces multiples ». Il est heureux que ce type de recherche trouve sa place dans quelques laboratoires français, notamment à l'université de Rennes (thèse de D. **Parrot**, 2014)^{lxiv} et à l'université de Limoges.

La présence d'un **second mycosymbiote** dans les lichens n'était pas attendue. Aussi, la publication dans la célèbre revue américaine *Science* en juillet 2016 (**Spribille et al.** 2016, **Spribille**, 2018)^{lxv} de la présence de « levures » basidiomycètes spécifiques chez de nombreuses espèces de lichens appartenant en particulier à la famille des *Parmeliaceae*, a fait l'effet d'une « bombe » dans le milieu lichénologique. Cette présence d'une composante fongique supplémentaire permanente remet en effet en cause le paradigme jusque-là admis « un lichen-un champignon ». Tout est parti de l'étude de deux espèces de *Bryoria* : *B. fremontii* et *B. tortuosa*. Ces deux espèces diffèrent par la couleur de leur thalle, jaune pour *B. tortuosa* et brun-noir pour *B. fremontii*. Et pourtant, les analyses moléculaires effectuées sur le

mycosymbiote (*Ascomycota*, *Lecanoromycetes*, *Bryoria*) et sur le photosymbiote (*Viridiplantae*, *Trebouxia simplex*) ne permettent pas de distinguer les deux espèces. L'analyse des acides lichéniques a montré que les deux espèces différaient par la plus ou moins grande quantité d'acide vulpinique présent dans les thalles : *B. tortuosa* est le plus riche en acide vulpinique ce qui explique sa couleur jaune (comme *Letharia vulpina*) tandis que *B. fremontii* est brun-noir en raison de sa faible teneur en acide vulpinique. Or, une analyse



moléculaire poussée a montré la présence chez les deux espèces d'éléments caractéristiques du groupe des Basidiomycètes plus abondants chez *B. tortuosa* que chez *B. fremontii*. Une corrélation existe donc entre la présence du champignon surnuméraire et la présence plus ou moins importante d'acide vulpinique, suggérant l'implication directe de ce champignon dans la synthèse de l'acide vulpinique. L'analyse phylogénétique a permis d'identifier ce second mycosymbiote comme appartenant à la classe des Cystobasidiomycetes et qui correspondrait à l'une des deux espèces de *Cyphobasidium* connues. La détection de petites cellules de 3 à 4 µm de diamètre constituant ce champignon, complètement noyées dans les polysaccharides du cortex périphérique des *Bryoria*, n'a pu être réalisée que par la technique d'hybridation *in situ* associée à la fluorescence (FISH) ciblant de façon spécifique les séquences rRNA de l'ascomycète et du cystobasidiomycète. La présence du basidiomycète a été reconnue chez de nombreux lichens Lecanoromycetes et détectée dans 52 genres dispersés dans les six continents, incluant 42 des 56 genres appartenant à la famille des Parmeliaceae.

La présence de deux mycosymbiotes dans la constitution d'un même lichen fait ressurgir le problème de la nomenclature : doit-on réunir *B. tortuosa* et *B. fremontii* sous un même nom d'espèce ? Cette façon de voir renforcerait l'importance des notions de morphotype, chémotype, etc. si souvent utilisées en lichénologie, en leur donnant une base biologique précise. Cette « intrusion » d'un second mycosymbiote peut ouvrir un champ nouveau de recherche sur cette symbiose lichénique qui se révèle de plus en plus complexe.

Une autre avancée spectaculaire concerne la **systematique**. En effet, depuis les années 1980 la systematique phylogénétique – ou cladistique - fondée en 1950 par l'entomologiste allemand Willi **Hennig** (1913-1976) s'est largement développée dans toutes les branches de la biologie. « Elle se propose de retrouver les parentés évolutives entre espèces en les rassemblant en groupes monophylétiques, c'est-à-dire en groupes comportant un ancêtre commun et la totalité de ses descendants. »^{lxvi}. Outre cette avancée méthodologique, les progrès techniques de la biologie moléculaire ont donné accès à de nouveaux caractères contenus dans les séquences des macromolécules biologiques (ADN, ARN, protéines) qui sont venus s'ajouter aux caractères morphologiques, cytologiques, chimiques... jusqu'ici utilisés. Les éléments de base de biologie moléculaire pour une bonne compréhension de la phylogénie moléculaire sont utilement exposés dans l'article de J.-B et L. **Quiot** (2015) déjà cité. Ces approches nouvelles ont considérablement bouleversé les classifications du vivant. La classification phénétique, basée sur des critères essentiellement morphologiques et anatomiques (macro- ou microscopiques) montre ses insuffisances : des espèces morphologiquement proches, placées dans un même taxon, peuvent être en réalité très différentes au niveau moléculaire. Des phénomènes de convergence morphologique peuvent masquer en fait la véritable parenté phylogénique. L'établissement d'une classification phylogénétique fait l'objet, ces dernières années, d'un travail de recherche dans tous les domaines du vivant. Le groupe des lichens n'a évidemment pas échappé à cette « révolution » à la fois méthodologique et conceptuelle. Près de 45% des champignons ascomycètes forment des associations avec des algues ou des cyanobactéries. Ces organismes composites sont appelés lichens. Mais ce groupe n'est pas monophylétique. Le processus de lichénisation s'est

produit plusieurs fois au cours de la longue histoire du vivant : les lichens n'ont pas d'ancêtre unique. Le terme de lichen n'a donc pas de valeur systématique au sens phylogénétique du terme. L'association symbiotique de type lichen n'est en fait qu'un des modes de nutrition des ascomycètes et sur le plan de la systématique, les lichens sont considérés comme un groupe biologique faisant partie intégrante des ascomycètes (à l'exception de quelques espèces où le champignon est un basidiomycète). C'est donc dans ce groupe de champignons qu'on doit rechercher la place occupée par les lichens dans l'actuelle classification phylogénétique.

Les premières tentatives d'une telle classification des ascomycètes ont débuté avec le XXI^e siècle : en 2004, F. **Lutzoni** *et al.*^{lxvii} apportent les premiers éléments dans la revue *American Journal of Botany*, puis en 2007 deux nouvelles publications américaines apportent des compléments importants : le numéro 98 de *Mycologia*^{lxviii} est entièrement consacré à la phylogénie des champignons et la revue *Mycological Research* publie un article signé par D. **Hibbett** *et al.*^{lxix} qui présente les grandes lignes d'une nouvelle classification encore incomplète et provisoire, mais qui reçoit l'approbation de la majorité des mycologues. La publication de la 10^e édition du « *Dictionary of the fungi* » de P.M. **Kirk** *et al.* paraît en 2008. J.-P. **Gavériaux**, dans le *Bulletin de l'Association française de lichénologie* (2009-2) en reprend de larges extraits concernant en particulier les ascomycètes lichénisés. Le *Catalogue des lichens et champignons lichénicoles de France métropolitaine* de Claude **Roux** et collaborateurs tient évidemment compte de ces avancées taxonomiques et nomenclaturales.

On consultera avec intérêt le site web de l'Association française de lichénologie (AFL) [<http://www.afl-lichenologie.fr>], créé en 2008, qui permet de mettre à la disposition de tous une information lichénologique actualisée comportant notamment plus de 2000 fiches de lichens et de champignons lichénicoles.

Quelques ouvrages importants publiés depuis le début du XXI^e siècle :

F. S. **Dobson**, 2000. Lichens (an illustrated guide to the British and Irish species), Cambrian Printers, Aberystwyth, Wales, 431 p.

P. **Tiévant**, 2001. Guide des lichens (350 espèces de lichens d'Europe), Delachaux & Niestlé édit., Lausanne, Paris, 304 p.

E. **Sérusiaux**, P. **Diederich** & J. **Lambinon**, 2004. Ferrantia 40, Les macrolichens de Belgique, du Luxembourg et du nord de la France, clés de détermination. *Travaux scientifiques du Muséum national d'histoire naturelle*, Luxembourg.

C.W. **Smith**, A. **Aptroot**, B. J. **Coppins**, A. **Fletcher**, O. L. **Gilbert**, P. W. **James** & P. A. **Wolseley**, 2009. The Lichens of Great Britain and Ireland. *British Lichens Society*, London, 1046 p.

C. **Van Haluwyn**, J. **Asta** avec la collaboration de J.-P. **Gavériaux**, 2009. Guide des Lichens de France, Lichens des arbres, collection « *Fous de Nature* », Belin édit. 240 p.

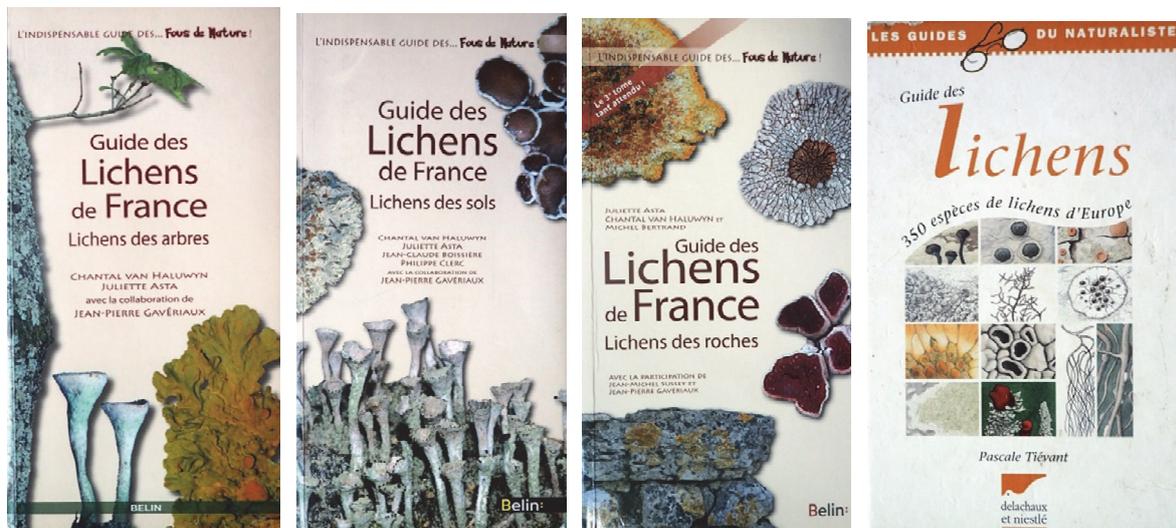
C. **Van Haluwyn**, J. **Asta**, J.-C. **Boissière**, P. **Clerc** avec la collaboration de J.-P. **Gavériaux**, 2012. Guide des Lichens de France, Lichens des sols, collection « *Fous de Nature* », Belin édit. 224 p.

T. **Ahti**, P. M. **Jørgensen**, H. **Kristinsson**, R. **Moberg**, U. **Sochting** & G. **Thor** (editorial board), 1999-2013. Nordic Lichen Flora, 6 volumes (Caliciales, Physciaceae, Cyanolichens, Cladoniaceae, Verrucariaceae 1).

V. **Wirth**, M. **Hauck** & M. **Schultz**, 2013. Die Flechten Deutschlands. Ulmer, Stuttgart.

C. **Roux** et coll., 2014. Catalogue des lichens et champignons lichénicoles de France métropolitaine, publication de l'Association française de lichénologie, Editions d'art Henry des Abbayes, 35300 Fougères, 1525 p. et la seconde édition de ce catalogue, revue et augmentée, publiée sous forme numérique en 2017 et comprenant 1581 p.

J. Asta, C. Van Haluwyn et M. Bertrand (avec la participation de J.-M. Sussey et J.-P. Gavériaux), 2016. Guide des Lichens de France, Lichens des roches, collection « *Fous de Nature* » Belin édit., 383 p.



Remerciements à Françoise Drouard, Alain Gardiennet, Jean-Pierre Gavériaux, Claude Roux et Chantal Van Haluwyn pour la relecture du texte et les propositions pour l'améliorer et le compléter.

Dijon, le 2 avril 2018

Références

ⁱ Suzanne Amigues, « Théophraste, Recherches sur les plantes, à l'origine de la botanique », Belin édit., 2010, 414 p.

ⁱⁱ « rouvre » : chêne rouvre, *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl.

ⁱⁱⁱ Il s'agit vraisemblablement d'une usnée, du groupe des usnées barbues.

^{iv} Il pourrait s'agir de *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf, sur *Quercus cerris* L. (le chêne chevelu).

^v John Gerard, « *The Herball or General Historie of Plantes* », 1597. Les cinq lichens représentés sont nommés : *Muscus ramosus*, *Muscus ramosus floridus*, *Muscus corniculatus* (page 1372) et *Lichen arborum* et *Lichen marinus* (page 1377).

^{vi} A.-P. de Candolle donne le nom de *Lamarckii* à une espèce d'*Urceolaria*, lequel est décrit sous le nom de *Lecanora lagasceae* par Acharius puis de *Squamarina lagasceae* par Balbis, de *Squamaria lamarckii* par Nylander et enfin de *Squamarina lamarckii* par Poelt.

^{vii} Il s'agit des genres *Arthonia*, *Solorina*, *Gyalecta*, *Lecidea*, *Opegrapha*, *Thelotrema*, *Lecanora*, *Evernia*, *Sticta*, *Parmelia*, *Cetraria*, *Nephroma*, *Alectoria*, *Ramalina*, *Lepraria*.

^{viii} A.-P. de Candolle, 1798. Premier essai sur la nutrition des lichens. *Journal de physique, de chimie, d'histoire naturelle et des arts*, 4 : 107-116.

^{ix} A.-P. de Candolle, 1862. *Mémoires et souvenirs* (éd. posthume annotée par Alphonse de Candolle), Genève, Paris, Joël Cherbuliez, 600 p.

^x MM. de Lamarck et de Candolle : *Flore française ou descriptions succinctes de toutes les plantes qui croissent naturellement en France*, troisième édition en 5 volumes, Paris, 1805.

^{xi} A.-P. de Candolle : *Flore de France...*, vol. 6, Paris, 1815.

^{xii} Il s'agit de *Collema nigrescens* (Huds.) DC., *Coniocarpon cinnabarinum* DC., *Pertusaria leioplaca* DC., *Physcia leptalea* (Ach.) DC., *Physcia tenella* (Scop.) DC., *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC., *Roccella fuciformis* (L.) DC., *Roccella tinctoria* DC., *Umbilicaria leioplaca* DC., *Verrucaria caerulea* DC., *Verrucaria rudorum* DC.

^{xiii} Son fils Theodor Magnus Fries (1832-1913) poursuivra l'œuvre de son père. Il est en effet l'auteur d'importants travaux sur les lichens dont « *Lichenographia scandinavia* » publié en 1871 et 1874. Membre de l'Académie royale des sciences de Suède en 1865, il sera nommé professeur de botanique à Uppsala en 1877. [Abréviation du nom d'auteur : Th.Fr.]

^{xiv} E. Cartoux, « *Les lichens de William Nylander* », vol. VI-botanique, Les collections du Muséum Henri-Lecoq, Clermont-Ferrand, 2012, 76 p.

^{xv} L. R. Tulasne, 1852. Mémoire pour servir à l'histoire organographique et physiologique des Lichens. *Ann. sci. nat.*, 17 : 153-249.

^{xvi} Cité par R.G. Werner, 1967. L'élaboration de la synthèse lichénique. *Bull. Soc. bot. Fr.*, colloque sur les lichens, 11-23 et par C. Flagey : « De l'autonomie des lichens et de la théorie algo-lichénique ». *Revue Mycologique*, n° 29, 1886 (avec quelques différences mineures de traduction).

^{xvii} S. Schwendener, 1859. Die Algentypen der Flechten gonidien, Basel ; extrait de l'article de C. Flagey (op. cit.).

^{xviii} S. Schwendener, 1867. Über die wahre Natur der Flechten. *Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft in Theinfeldern*, 51 : 88-90 ; 1868, Über die Beziehungen zwischen Algen und Flechtengonidien. *Bot. Z.*, 289-292 ; 1869, Die Flechten als Parasiten der Algen, in *Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft*, 5 : 527-550.

^{xix} R. Honneger, 2000. « Great discoveries in Bryology and Lichenology », *The Bryologist*, 103 (2) : 307-313.

^{xx} Cité par R.G. Werner, 1967. L'élaboration de la synthèse lichénique. *Bull. Soc. bot. Fr.*, colloque sur les lichens, 11-23.

^{xxi} C. Flagey, 1883. « Flore des lichens de Franche-Comté (et quelques localités environnantes) », première partie. Besançon, Marion, Morel & Cie, Librairies édit.

^{xxii} E. Bornet, 1873. « Recherches sur les Gonidies des lichens ». *Ann. Sc. nat.* ; 1874. « Deuxième note sur les Gonidies des lichens », *idem*.

^{xxiii} E. Stahl, 1879. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten. Heft. II. Über die Bedeutung des Hymenialgonidien. Cité par C. Flagey (op. cit.)

^{xxiv} C'est dans les locaux de ce laboratoire de Fontainebleau qu'a lieu, chaque année fin février, une session de travail de l'Association française de lichénologie (AFL) dont le principal objectif est l'identification d'échantillons récoltés lors des sessions de l'année précédente.

^{xxv} « Beatrix Potter, l'avant-gardiste », <http://www.lemonde.fr/article/2007/04/05/beatrix-potter>

^{xxvi} D. Marin, « Beatrix Potter et les lichens », doc. Internet.

^{xxvii} Citation extraite de l'article de C. Flagey (op. cit.) sans indication de référence de l'article d'Errera.

^{xxviii} A. Guillaumin, F. Moreau et C. Moreau, 1955. « La vie des plantes », Libr. Larousse, Paris, 464 p.

^{xxix} A. M. Hue (Abbé), 1893. Lichens des environs de Paris, *Bull. Soc. bot. Fr.*, T ; XL, 165-185 ; *idem*. 1894, T. XLI, 164-203 ; *idem*. 1897. Lichens récoltés par la Société botanique de France dans le bassin supérieur de l'Ubaye, au cours ou à l'occasion de la session de 1897. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 44 ; *idem*, Lichens d'Aix-les-Bains. *J. Bot.* 10 (2-9) : 3-15, 26-37, 87-92, 93-98, 146-148, 149-156, 173-178, 190-194 ; *idem*, 1912 (« 1910 »), *Lichenes morphologica et anatomica disposuit* (série de plusieurs publications).

^{xxx} H. Olivier, 1905-1907. Les principaux parasites de nos lichens français. *Bull. int. Géogr. Bot.*, 15 (1905) : 206-220, 273-284 ; 16 (1906) : 42-48, 187-200, 253-264 ; 17 (1907) : 123-128, 162-176 ; 2323-240.

^{xxxi} L. Vouaux, 1912-1914. Synopsis des champignons parasites des lichens. *Bull. Soc. Mycol. Fr.*, **28** : 177-256 ; **29** : 33-128, **30** : 135-198, 281-329.

^{xxxii} L. Plantefol, 1965. Notice nécrologique sur M. Bouly de Lesdain, *CRAS, Paris*, 260 : 3795-3797.

^{xxxiii} Collectif, 2008. « Excursion de l'AFL en Bretagne » : « Sur les pas de des Abbayes » (18-25 août 2007), *Bull. Ass. fr. Lichénologie*, vol. 33(2), 87-110.

^{xxxiv} H. des Abbayes, 1934. La végétation lichénique du Massif armoricain ; étude chorologique et écologique, Imprim. Oberthur, Rennes, 267 p. et 22 planches.

^{xxxv} H. des Abbayes, 1951. Traité de lichénologie (préfacé par R. Heim), P. Lechevalier édit., Paris 217 p.

^{xxxvi} Colloque sur « les lichens et la symbiose lichénique », 17, 18 et 19 novembre 1967, Paris, organisé par R.G.

- Werner, *Bull. Soc. bot. Fr., Mémoires* (1968), 230 p. et journée d'études du 24 janvier 1986 sur « les progrès récents en lichénologie », organisée par Mme M.-A. Letrouit à Paris. *Bull. Soc. bot. Fr (Actualités botaniques)*, 1986-2, 112 p.
- ^{xxxvii} R.G. Werner, 1968. « l'élaboration de la synthèse lichénique », *Bull. Soc. bot. Fr.*, colloque 1967, 11-23.
- ^{xxxviii} H. des Abbayes, 1951 (op.cit.).
- ^{xxxix} R.G. Werner, 1968 (op.cit.)
- ^{xl} Pour une mise au point, consulter l'article de R. Lallemand, J.-C. Boissière, M.-C. Boissière, J.-C. Leclerc, P. Velly et J. Wagner, 1986, « La symbiose lichénique : approches nouvelles ». *Bull. Soc. bot. Fr.*, 133, *Actual. bot.* 2, 41-79.
- ^{xli} M.-A. Letrouit-Galinou, 1967. Les Algues des Lichens, *Bull. Soc. bot. Fr.*, colloque sur les lichens, 35-77.
- ^{xlii} J.-C. Boissière, 1967. La chitine chez quelques Lichens : mise en évidence, localisation. *Bull. Soc. bot. Fr.*, colloque sur les lichens, 141-150. et M.-C. Boissière, 1967, *Bull. Soc. bot. Fr.*, colloque sur les lichens, 151-159.
- ^{xliii} A. Bellemère et M.-A Letrouit-Galinou, 1982. Le développement des asques et des ascospores chez le *caloplaca marina* Wedd. et chez quelques lichens de la famille des Téoschistacées (*Caloplaca*, *Fulgensia*, *Xanthoria*) : étude ultrastructurale. *Cryptogamie (Bryol. et Lichénol.)*, 3 : 95-137.
- ^{xliv} A. Bellemère et J. Hafellner, 1983. L'appareil apical des asques et la paroi des spores du *Catolechia wahlenbergii* (Ach.) Flot. ex Koerber et de l'*Epilichen scabrosus* (Ach.) Clem. ex Haf. (Lichens, Lécanorales) : étude ultrastructurale. *Cryptogamie (Bryol. et Lichénol.)*, 4 : 1-36.
- ^{xlv} C. Roux, A. Bellemère, J.-C. Boissière, J. Esnault, M.-C. Janex-Favre, M.-A. Letrouit-Galinou, J. Wagner, 1986. « Les bases de la systématique moderne des lichens », *Bull. Soc. bot. Fr.*, 133, *Actual. bot.* 2, 7-40 et R. Lallemand et al., 1986 (op.cit.)
- ^{xlvi} C. Culberson, 1972. « Improved conditions and new data for the identification of lichen products by a standardized thin-layer chromatographic method ». *Journal of chromatography*, 72 : 113-125.
- ^{xlvii} F. Lohézic-le Dévéhat, 2012. La chromatographie sur couche mince appliquée aux lichens. *Bull. Ass. Fr. Lichénologie*, 37 (2), 123-139.
- ^{xlviii} C. Roux et al. , 1986 (op. cit.)
- ^{xlix} C. Van Haluwyn, J. Asta, J. Béguinot, M. Botineau, S. Deruelle, M. Lerond, C. Roux, 1986. « Lichens et environnement ; quelques travaux français depuis 1970 », *Bull. Soc. bot. Fr.*, 133, *Actual. bot.*, 2, 81-112.
- ^l Les actes des séminaires de Lille et de Paris ont été publiés dans 2 numéros hors-série du *Bulletin de l'Association française de lichénologie* en 1992 et 1993.
- ^{li} O. Bricaud, 1996. Les peuplements lichéniques corticoles sciaphiles et foliicoles méditerranéens de la France méridionale. Thèse en sciences, univ. Aix-Marseille III, 325 p.
- ^{lii} C. Roux et coll., 2014. Catalogue des lichens et champignons lichénicoles de France métropolitaine, *Association française de lichénologie*, Editions d'Art, Henry des Abbayes, 35300 Fougères, 1525 p. ; la seconde édition revue et augmentée (2017) est une version électronique qui comporte 1581 pages ; elle est téléchargeable sur internet.
- ^{liii} P. Le Pogam, M. Chollet-Krugler et J. Boustie, 2015. Présentation des métabolites secondaires lichéniques. *Bull. Ass. fr. lichénologie*, vol. 40 (2) : 201-210.
- ^{liv} J. Lagabrielle, 2014. La microcristallisation des substances lichéniques, un outil performant pour la lichénologie. *Bull. Ass. fr. lichénologie*, vol. 39 (2) : 177-207.
- ^{lv} C. Van Haluwyn, 2010. « La sociologie des lichens corticoles en Europe », *Bull. Ass. Fr. lichénologie*, vol. 35 (2) : 1-128.
- ^{lvi} O. Bricaud, C. Roux & H. Bültmann, 2009. Syntaxonomie des associations de lichens foliicoles de la France méridionale. *Bull. Soc. linn. Provence*, 60 : 143-150.
- ^{lvii} H. Bültmann, C. Roux, J.M. Egea, P. Julve, O. Bricaud, G. Giaccone, L. Täuscher, M. Creveld, V. Di Martino, S. Golubić & N. Takeuchi, 2015. Validations and descriptions of european syntaxa of vegetation dominated by lichens, bryophytes and algae. *Lazaroa*, 36 : 107-129.
- ^{lviii} T. Ménard, 2009. Etude phytosociologique et écologique des peuplements lichéniques saxicoles calcifuges du sud-est de la France. *Bull. Soc. linn. Provence*, n° sp. 13, Marseille, 251 p.
- ^{lix} C. Roux, H. Bültmann & P. Navarro-Rosinès, 2009. Syntaxonomie des associations de lichens saxicoles-calcicoles du sud-est de la France. *Bull. Soc. linn. Provence*, 60 : 151-175.
- ^{lx} G. Clauzade, P. Diederich & C. Roux, 1989. Nelikenigintaj fungoj likenlogaj-Illustrita determinlibro. *Bull. Soc. linn. Provence*, n° sp. 1, Marseille, 142 p.
- ^{lxi} Cf. les données statistiques de la flore lichénique de la France métropolitaine dans le *Catalogue des lichens et champignons lichénicoles de France métropolitaine* de C. Roux et coll., 2^{ème} édition revue et augmentée (2017) en version électronique, téléchargeable sur internet.

-
- ^{lxii} J.-B et L. Quiot, 2015. Initiation à la biologie moléculaire, *Bull. Ass. fr. lichénologie*, vol. 40 (2) : 121-161.
- ^{lxiii} I. A. Aschenbrenner, T. Cernava, G. Berg, M. Grube, 2016. Understanding microbial multi-species symbioses. *Frontiers Microbiol.*, 7 : 180.
- ^{lxiv} D. Parrot, 2014. « Etude de quatre lichens marins, maritime ou terrestre et des bactéries associées : évaluation de la diversité bactérienne et recherche de métabolites d'intérêt ». Thèse INSA de Rennes.
- ^{lxv} T. Spribille, V. Tuovinen, P. Resl, D. Vanderpool, H. Wolinski, M.-C. Aime, K. Schneider, E. Stabenheimer, M. Toome-Heller, G. Thor, H. Mayrhofer, H. Johannesson and J.-P. McCutcheon, 2016. Basidiomycete yeasts in the cortex of ascomycete macrolichens. *Science*, 10.1126/science. Aaf828. et T. Spribille, 2018. Relative symbiont input and the lichen symbiotic outcome. *Current Opinion in Plant Biology*, 44 : 57-63.
- ^{lxvi} G. Lecointre et H. Le Guyader, 2006. Classification phylogénétique du vivant, 3^{ème} édition, Belin, Paris p. 16.
- ^{lxvii} F. Lutzoni *et al.*, 2004. Assembling the Fungal Tree of Live : Progress, Classification and Evolution, *Amer. J. Bot.*, 91 (10) : 1446-1480.
- ^{lxviii} J. W. Spatafora, K. W. Hugues & M. Blackwell, 2006. A phylogeny for kingdom Fungi, *Mycologia*, 98 (6) : 829-1040.
- ^{lxix} D. Hibbett *et al.*, 2007. A higher-level phylogenetic classification of Fungi. *Mycological Research*, 111 : 509-547.