La symbiose lichénique : un partenariat difficile à démasquer

Chantal Van Haluwyn
25 rue du Pévèle – 59113 Seclin

Courriel : chantal.vanhaluwyn@orange.fr

Qui mieux que le lichen peut illustrer le vivre-ensemble, un vivre-ensemble si fusionnel que pendant des siècles, la nature duale du lichen est passée inaperçue. Mais quelle définition donner au lichen ? Qui n'a pas surpris le regard interrogatif parfois dubitatif de son interlocuteur au seul mot lichen ?

Le mot lichen est utilisé depuis le XV^e^ siècle par les médecins pour nommer une dermatose. Il a été employé pour la première fois pour désigner une partie du règne végétal par Bauhin (1623), nommément un ensemble de végétaux – apparemment des bryophytes – semblant efficace dans le traitement de ces dermatoses avant d'être appliqué aux lichens tels que les lichénologues les comprennent aujourd'hui (Mitchell, 2007 ; Le Robert, 2012).

Depuis la mise en évidence incontestée de la nature duale du lichen par Schwendener en 1867, un certain nombre de définitions ont été proposées. Leur présentation chronologique rend bien compte de l'évolution des conceptions scientifiques depuis la fin du XIX^e^ siècle jusqu'à nos jours (quel beau sujet de dissertation scientifique !) :

« *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* » (Schwendener, 1869).

« *Il est tout à fait impossible de différencier certains lichens des champignons »* (Berkeley, in Lindsay 1869).

« *Un champignon qui vit tout ou partie de sa vie en parasite d'une algue hôte et maintient une relation avec un hôte organique ou inorganique* » (Fink, 1913).

« *Un champignon vivant exclusivement ou parfois avec une algue, mais apparemment sans occasionner de lésions, et qui est étudié par des lichénologues* » (Hawksworth, 1978).

« *Une association entre un champignon et un symbiote photoautotrophe qui engendre un thalle stable de structure spécifique* » (Ahmadjian, 1982).

« *Une association stable et autonome entre un mycosymbiote et un photosymbiote dans laquelle le mycosymbiote est le partenaire englobant l'autre ("exhabitant") »* (Hawksworth, 1988).

« *Un lichen peut être considéré comme un mutualisme stable, obligatoire sur le plan écologique, entre un partenaire fongique "exhabitant" (le mycosymbiote) et une population "inhabitante" en position extracellulaire, d'algues unicellulaires ou filamenteuses (le photosymbiote)* » (Hawksworth et Honegger, 1994).

« *Les composants peuvent se développer séparément in situ ou en cultures axéniques et le phénotype-lichen qui en résulte peut être considéré comme le phénotype symbiotique du champignon formant le lichen* » (Honegger, 2012).

« *Un écosystème autonome formé par l'interaction entre un champignon "exhabitant", un agencement extracellulaire d'un ou de plusieurs partenaires photosynthétisant et un nombre indéterminé d'autres organismes microscopiques* » (Hawksworth et Grube, 2020).

C'est cette dernière définition, le lichen perçu comme un écosystème, que nous développerons en détail. Mais est-ce présomptueux de considérer qu'elle ouvre une troisième étape majeure dans la compréhension du lichen ?

Chacune des trois étapes majeures que nous distinguons dans l'histoire des lichens s'appuie sur la réflexion scientifique, mais surtout sur les résultats acquis par l'utilisation de techniques d'observation et d'analyses de plus en plus performantes. Progressivement, on est passé de l'échelle macroscopique à l'échelle moléculaire.

C'est Acharius (1757-1819) qui, le premier, met un terme à l'errance des lichens dans la taxonomie du monde vivant en les identifiant en tant que groupe autonome au sein des « plantes sans fleurs ». En 1810, il publie *Lichenographia Universalis* divisant les lichens en 41 genres.

Schwendener (1829-1919) ouvre une deuxième porte non sans un certain retentissement. 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. Cette conférence constituera l'acte de naissance de la théorie schwendenérienne 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 (Vallade, 2018). La diffusion de ce concept dans le monde scientifique sera d'autant plus facile que Sachs intègre les observations de Schwendener dans un ouvrage publié en 1870 « *Lehrbuch der Botanik nach dem gegenwartigen Stand der Wissenschaft* » (« Manuel de botanique selon l'état actuel de la science ») (Mitchell, 2007). Mais n'oublions pas de préciser que d'autres chercheurs comme Famintzin et Baranetzky (1867) avaient déjà identifié la présence de cellules algales chez certaines espèces de lichens.

La troisième étape consiste en une vision écosystémique portée sur le lichen à partir de tout ce que les techniques modernes d'observation et d'analyse ont pu déceler au plus profond de son intimité. On a pu ainsi découvrir les différents microorganismes hébergés par le thalle (cyanobactéries, microalgues, microchampignons, bactéries, amibes à thèques et même virus) et mettre en évidence les interactions qui s'établissent entre eux et avec les deux composants principaux du lichen. Hawksworth et Grube (2020) concrétisent parfaitement cette vision actuelle du lichen en proposant une nouvelle définition. Nous les remercions de nous avoir autorisée à reprendre les idées directrices de leur publication. Cependant, nous prenons la liberté de développer et d'illustrer certaines références citées et d'en apporter d'autres.

Diversité des photosymbiotes

Dans leur définition, Hawksworth et Grube (2020) évoquent l'existence d'un ou plusieurs partenaires photosynthétisant. Effectivement, 10 % des lichens à chlorophycées hébergent une cyanobactérie symbiotique, le plus souvent dans une structure bien individualisée, la céphalodie. Mais Friedl (1989) dénombre trois espèces différentes de *Trebouxia* chez *Parmelia saxatilis*. Depuis, sur la base de diverses publications, il semble qu'il n'y a pas qu'une seule espèce de chlorosymbiote au sein d'un même thalle. Nous retiendrons les trois explications suivantes : 1/ un ensemble hétérogène d'algues présentes sur le substrat est incorporé lors du processus de lichénisation (Ott, 1987). 2/ l'acquisition d'autres photosymbiotes s'opère dans des parties physiologiquement très actives du thalle comme par exemple dans les blessures commises par des animaux « lichénophages » (Asplund et al.,

2010) ; 3/ une même espèce peut changer de partenaire algal en fonction des conditions de vie (Dal Grande et al., 2017).

Pour illustrer la diversité algale au sein d'un même thalle ou d'une même espèce, nous avons choisi les deux publications suivantes : celle de Moya et al. (2017) illustrant la grande diversité algale chez *Ramalina farinacea* et celle de Dal Grande et al. (2017) traitant de l'échange de partenaires algaux chez *Umbilicaria hispanica* et *U. pustulata* en fonction des conditions climatiques.

Jusqu'à présent, il était admis que *Ramalina farinacea* hébergeait au moins deux photosymbiotes appartenant au genre *Trebouxia* : *Trebouxia* sp. TR9 et *T. jamesii* (Del Campo et al., 2010, 2013). Moya et al. (2017) ont étudié par pyroséquençage des échantillons de *Ramalina farinacea* récoltés aux Îles Canaries. Un protocole spécifique de préparation des échantillons a été mis en place pour différencier algues épithallines et algues intrathallines et également pour étudier la répartition des algues au sein du thalle. En plus des espèces précédemment citées (TR9 et *Trebouxia jamesii*), 31 unités taxonomiques opérationnelles (OTU) ont été mises en évidence à partir de sept traitements différents d'un seul thalle, appartenant aux genres *Trebouxia*, *Asterochloris*, *Vulcanochloris* et *Diplosphaera*. Les auteurs observent également une variation dans la distribution des photosymbiotes le long des lanières du thalle. Les éléments de la conclusion de cette étude méritent d'être repris en l'état : « la découverte de cette diversité soulève des questions fascinantes : 1/ comment, quand et pourquoi le mycosymbiote acquiert-il de nombreuses microalgues différentes ? 2/ comment des microalgues aussi diverses se maintiennent-elles dans les thalles ? 3/ quels mécanismes de sélection influencent les assemblages des photosymbiotes et leur répartition dans les différentes parties des thalles ? 4/ quelles sont les fonctions écologiques des microalgues de faible prévalence ? »

« *Certaines espèces de lichens parviennent à se développer sous des conditions climatiques très diverses. Le secret de ce succès réside dans la capacité de ces espèces à être infidèles envers leurs partenaires algaux* ». Cette phrase, prononcée par Imke Schmitt (Centre de recherche sur la biodiversité et le climat de Seckenberg) dans une interview lors de la parution des travaux de Dal Grande et al. (2017), résume parfaitement les stratégies développées par *Umbilicaria hispanica* et *U. pustulata*. Les auteurs ont échantillonné des individus de ces deux *Umbilicaria* selon un gradient altitudinal dans les montagnes de la Sierra de Gredos en Espagne, dans neuf sites de prélèvement selon un gradient altitudinal de 1400 m et sur 6,5 km de distance. Au niveau climatique, on passe du tempéré chaud au tempéré frais puis au boréo-alpin. Les deux mycosymbiotes de ces *Umbilicaria* sont très proches phylogénétiquement mais présentent cependant des caractères écologiques et climatiques distincts. Dans la région d'étude, les deux espèces se remplacent en fonction d'un gradient altitudinal : *U. pustulata* seul atteint 900 m d'altitude, *U. hispanica* seul se rencontre à partir de 1800 m, et les deux cohabitent entre 900 et 1800 m. Ces deux espèces ont également des modes de reproduction différents. Chez *U. pustulata* la reproduction végétative (par des isidies) qui domine largement assure une transmission simultanée des différents symbiotes associés (la symbiose n'est pas interrompue). *U. hispanica* possède également des isidies, mais produit aussi d'abondants ascomes et voit même sa reproduction sexuée dominer, ce qui implique l'obligation pour le mycosymbiote de trouver son partenaire photosynthétisant (la symbiose est interrompue). L'hypothèse de recherche est que toutes ces différences influencent l'association avec tel ou tel partenaire algal. Les résultats obtenus à partir de techniques de biologie moléculaire à haut débit montrent que sept unités taxonomiques opérationnelles (OTU) de *Trebouxia* sont susceptibles de s'associer avec les deux mycosymbiotes. Parmi celles-ci, une seule est spécifique d'*U. pustulata* et quatre autres ne s'observent que chez *U. hispanica*. Cette étude montre également qu'il existe des

partenaires de climat chaud (ayant un optimum de photosynthèse à des températures relativement élevées) dans les sites de la vallée chauds et sans gelées et des photosymbiotes de climat froid (ayant un optimum de photosynthèse à des températures relativement basses) aux altitudes élevées. Il est donc évident que l'échange de photosymbiotes est un mécanisme permettant aux lichens de s'ajuster aux différentes conditions climatiques présentes. Selon Schmitt, il s'en suit une adaptation aux variations climatiques qui se fait en quelques générations seulement donc beaucoup plus rapidement que si elle devait se faire par la voie évolutive classique (basée sur les seuls gènes du mycosymbiote). Mais l'étude révèle aussi que l'association au partenaire algal ne repose pas uniquement sur les conditions climatiques, les mycosymbiotes ont aussi des préférences d'autres natures. En effet, si les deux espèces *U. hispanica* et *U. pustulata* sont présentes sur un même site et s'il existe également plusieurs espèces d'algues, les mycosymbiotes s'associent avec leurs partenaires algaux habituels pour des raisons jusqu'ici non connues. La modalité de transmission est également un facteur de diversité algale, *U hispanica* présente une plus grande diversité algale que *U. pustulata*.

En 2006 déjà, Blaha et al. avaient étudié la diversité algale d'individus de *Lecanora rupicola s.l.* soumis à différentes conditions écologiques, y compris climatiques, en Europe et aux U.S.A. Les auteurs ont mis en évidence une forte corrélation entre la nature des photosymbiotes (diverses espèces du genre *Trebouxia*) et les conditions climatiques locales et ce, quel que soit le chémotype du lichen. Dans toutes les localités étudiées *Lecanora rupicola* maintient sa fertilité tout en ayant une faible sélectivité pour le partenaire algal, ce qui augmente l'amplitude écologique du lichen.
Toutefois, Grube (communication personnelle) conseille de rester prudent lorsque des analyses de séquençage à haut débit indiquent la présence possible de plusieurs espèces de photosymbiotes. Cette présence surnuméraire pourrait tout simplement être aléatoire : algues piégées par le thalle ou déposées en surface.

Hawksworth et Grube (2020) introduisent en outre dans la définition du lichen, la présence d'un nombre indéterminé d'autres organismes microscopiques. Nous développerons principalement les microchampignons hébergés par le thalle et les bactéries associées aux lichens (le microbiote).

Microchampignons associés aux lichens

Champignons lichénicoles et endolichéniques

Parmi les divers champignons hébergés dans le thalle lichénique, les champignons lichénicoles sont les plus anciennement connus. Certains ont déjà été identifiés et décrits dès le XVIII^{e} siècle par Acharius (1795, 1810) et Dillenius (1742), donc bien avant la découverte de la vraie nature du lichen. Par définition, les champignons lichénicoles sont parasites des lichens, exerçant leur parasitisme certes parfois modéré ou même faible, soit sur le mycosymbiote, soit sur le photosymbiote ou sur les deux à la fois. Les champignons lichénicoles sont assez souvent reconnaissables aux lésions, nécroses, décolorations ou colorations ainsi qu'aux malformations (par exemple galles) qu'ils occasionnent. Beaucoup présentent une spécificité vis-à-vis de leur hôte mais certains sont des pathogènes à large spectre. Ils sont identifiables par leurs structures de reproduction asexuée ou sexuée (conidiomes, ascomes ou basidiomes). En 2018, le nombre de taxons acceptés par Diederich et al. (2018) est de 2319 dont 2000 champignons lichénicoles non lichénisés exclusifs ou obligatoires, 257 lichens lichénicoles et 62 taxons occasionnellement lichénicoles. Actuellement, ils sont régulièrement intégrés dans les inventaires lichéniques ou dans les catalogues nationaux ou régionaux notamment par

l'Association française de lichénologie. En France métropolitaine, Roux et coll. (2020) ont inclus 592 taxons de champignons lichénicoles non lichénisés dans leur catalogue.

Un autre groupe de champignons hébergés dans le thalle lichénique a été mis en évidence pour la première fois par Petrini et al. en 1990 à partir de cultures de six espèces de *Cladonia* et d'une espèce de *Stereocaulon*. Il s'agit de microchampignons filamenteux, asymptomatiques, échappant le plus souvent à l'observation en microscopie photonique et ne produisant pas de structure de reproduction, ce qui explique leur découverte récente liée aux progrès des techniques d'observation et d'analyses (cultures cellulaires, microscopie électronique, biologie moléculaire, analyse phylogénétique). Arnold et al. (2009) les ont dénommés « champignons endolichéniques ». Selon ces auteurs, ils se différencient des champignons lichénicoles par un ensemble de caractères présentés dans le tableau 1.

	Champignons endolichéniques	**Champignons lichénicoles**
Symptômes	Absence de signes visibles en microscopie photonique	Présence de signes visibles en microscopie photonique
Phylogénie	Appartiennent principalement aux lignées d'ascomycètes non lichénisés : *Sordariomycetes, Dothideomycetes, Leotiomycetes* et *Pezizomycetes* Peu nombreux ou absents dans des lignées de champignons lichénisés : *Lecanoromycetes, Arthoniomycetes* et *Lichinomycetes*	Essentiellement dans les lignées d'ascomycètes lichénisés

Tab. 1. Principales différences entre les champignons endolichéniques et les champignons lichénicoles (d'après Arnold et al., 2009).

Toutefois, selon Diederich et al. (2018), la séparation entre ces deux groupes de champignons devient de moins en moins marquée au regard des nouvelles connaissances. En effet, un certain nombre de lichens peuvent héberger diverses espèces de champignons lichénicoles sans présenter de symptômes d'infection. La généralisation du séquençage a permis de rapporter à des espèces connues de champignons lichénicoles, des taxons auparavant qualifiés d'endolichéniques. Enfin, les champignons lichénicoles s'observent aussi bien au sein des champignons lichénisés que parmi les non lichénisés. Grube (communication personnelle) estime également que la différenciation entre champignons endolichéniques et champignons lichénicoles est un peu arbitraire car les champignons lichénicoles ont également une vie à l'intérieur des lichens.

Le rôle physiologique des champignons endolichéniques au sein du lichen reste encore à élucider. Selon Zhang et al. (2016), ils pourraient contribuer à la dégradation des parties sénescentes du thalle par la production d'enzymes extracellulaires de type amylase, laccase, pectinase ou protéase (Millot et Mambu, 2019). Quelques études font la distinction entre les champignons endolichéniques, vivant à l'intérieur du thalle, et les champignons épilichéniques, vivant à la surface du thalle. Lagarde et al. (2018) observent des différences très marquées dans la composition spécifique de ces deux communautés chez trois espèces communes de lichens épiphytes : *Evernia prunastri*, *Pleurosticta acetabulum* et *Ramalina farinacea*. Leur appartenance taxonomique est également bien distincte : *Sordariomycetes* pour la majeure partie des espèces endolichéniques et *Dothideomycetes* pour les épilichéniques. Ces auteurs mettent aussi en évidence la production par les champignons endolichéniques de divers métabolites tels que alcaloïdes, terpénoïdes, stéroïdes, composés phénoliques et peptides ;

certains de ces métabolites participeraient à la défense du lichen contre les effets délétères des stress biotique et abiotique.

Champignons basidiomycètes levuriformes

Mais la découverte la plus surprenante fut la mise en évidence par Spribille et al. (2016) de basidiomycètes sous forme de cellules levuriformes dans le cortex du lichen fruticuleux *Bryoria fremontii* (Tuck.) Brodo et Hawksw., mais presque exclusivement chez les spécimens jaunes en raison de la présence d'acide vulpinique[1] ou chémotype à acide vulpinique (fig. 1). Une étude de phylogénie moléculaire les rapporte au genre *Cyphobasidium* (classe des *Cystobasidiomycetes* – sous-embranchement des *Pucciniomycotina*). Le genre *Cyphobasidium* a été décrit en 2016 (soit l'année de parution de la publication de Spribille et al.) pour regrouper des champignons lichénicoles rattachés auparavant au genre *Cystobasidium*. Ils développent leur stade sexué dans des galles produites sur le thalle de diverses espèces d'*Hypogymnia* et d'*Usnea* et présentent des basides et probasides très caractéristiques (Millanes et al., 2016).

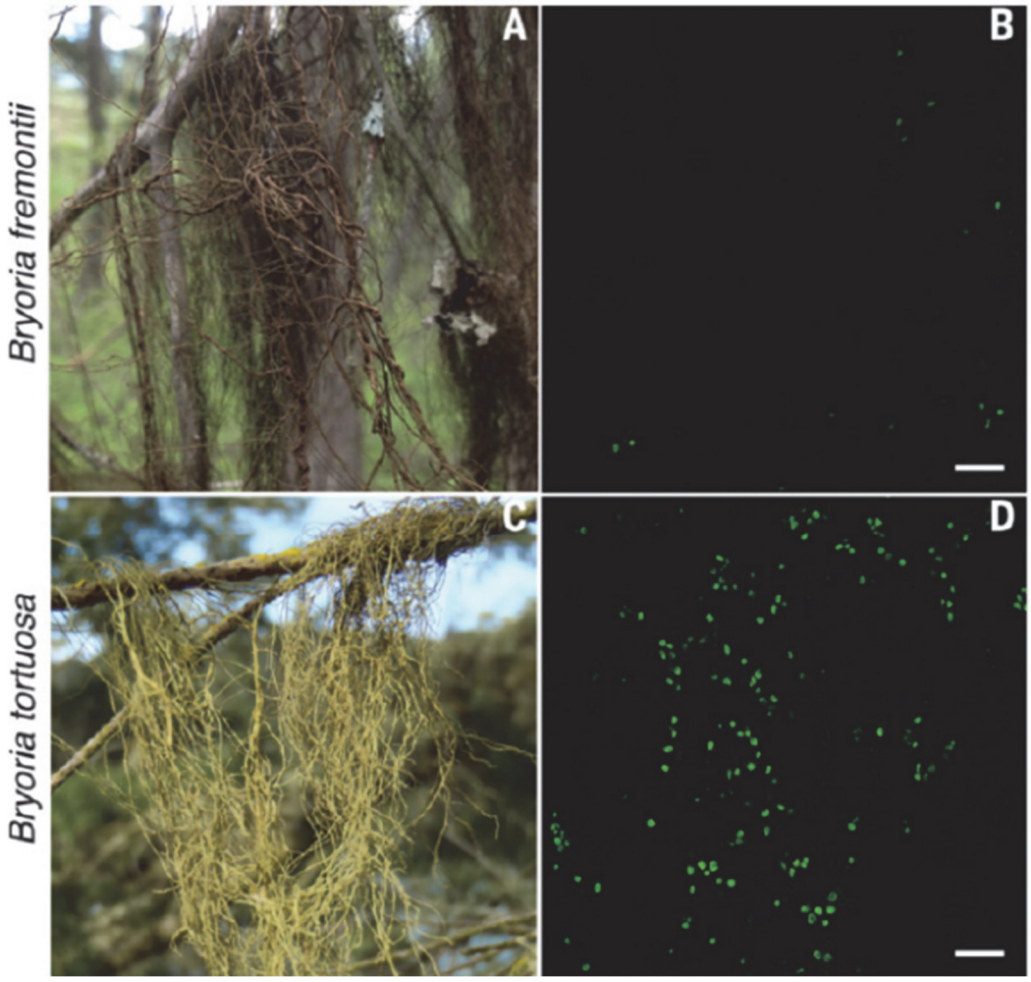

Fig. 1. Présence de levures *Cyphobasidiales* chez *Bryoria fremontii* et *B. tortuosa*. **A** – *B. fremontii*. **B** – présence de quelques cellules levuriformes au niveau du cortex de *B. fremontii* visualisées par hybridation in situ fluorescente (FISH). **C** – *B. tortuosa*. **D** – abondantes cellules levuriformes dans le cortex de *B. tortuosa*. (barre d'échelle, 20 µm) (figure extraite de Spribille et al., 2016).

[1] Pour des raisons de commodité, les auteurs maintiennent la distinction entre *B. tortuosa* (de couleur jaune – abondance d'acide vulpinique) et *B. fremontii* (couleur brune – quasi absence de cet acide). Toutefois, ils précisent que *B. tortuosa* est mis en synonymie avec *B. fremontii* depuis qu'une étude de phylogénie moléculaire a démontré que ces deux taxons sont conspécifiques (Velmala et al. (2009).

Dans l'étude de Spribille et al., d'autres espèces apparentées de basidiolevures ont également été isolées dans le cortex de divers macrolichens répartis au sein de 52 genres (dont 75 % appartenant aux *Parmeliaceae*) et récoltés sur six continents. L'ordre des *Cyphobasidiales* T. Sprib. & H. Mayrhofer a ainsi été créé pour regrouper ces différentes espèces (fig. 2).

Mais quel est leur rôle au sein de ces lichens ? Deux hypothèses sont formulées par les auteurs : 1/ ces levures seraient impliquées dans la synthèse de l'acide vulpinique (dans le cas de *Bryoria fremontii*) soit directement, soit indirectement par l'intermédiaire du mycosymbiote ; 2/ du fait de leur ubiquité et de leur spécificité vis-à-vis de leur hôte, ces basidiolevures seraient un composant à part entière du cortex des lichens, ce qui pourrait expliquer que le cortex soit aussi rudimentaire chez les thalles obtenus par synthèse in vitro à partir des seuls mycosymbiote (ascomycète) et photosymbiote

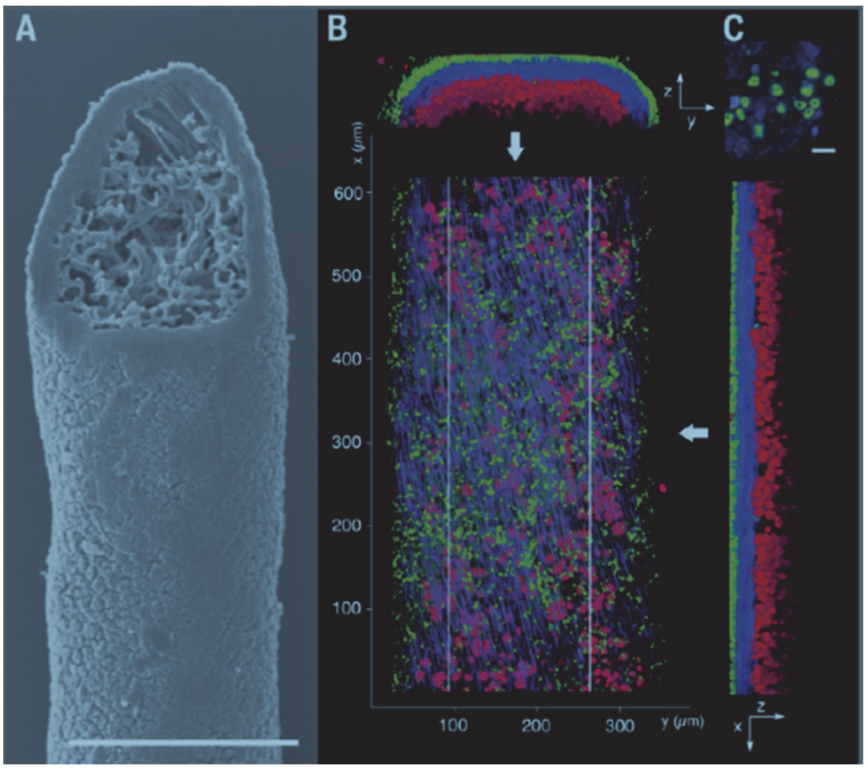

Fig. 2. **A** - Image de microscopie électronique à balayage d'un filament de thalle de *Bryoria capillaris* (barre d'échelle, 200 µm). **B** – image obtenue par hybridation in situ fluorescente chez un filament de thalle de *B. capillaris*, montrant les levures *Cyphobasidiales* (en vert), le mycosymbiote lecanoromycète (en bleu) et la chlorophylle (par autofluorescence, en rouge). Le volume entre les deux lignes verticales est visualisé sur la droite; la vue frontale non clipsée est représentée en haut. **C** – détail des cellules levuriformes (barre d'échelle, 5 µm) (figure extraite de Spribille et al., 2016).

Ce n'est pas tant la présence de basidiolevures dans le cortex des lichens qui a été si médiatisée mais plutôt l'annonce d'un troisième composant symbiotique à part entière, faisant tomber en quelque sorte le dogme de la nature duale des lichens. Ainsi, Pennisi (2016) publie une note dans la revue *Science* sous le titre « a lichen *ménage à 3* » !

Des structures basidiolevures appartenant au genre *Cryptococcus* avaient déjà été identifiées chez des lichens par Lenova et Blum (1983). Selon Spribille et al. (2020), ce pourrait être les formes levures de Trémelles puisque le genre *Cryptococcus* est maintenant intégré au genre *Tremella* (Liu et al., 2015). Mais il semble que Diederich (1996) soit le premier à avoir signalé la présence de basidiolevures (Diederich, communication personnelle) ; dans sa monographie

des *Heterobasidiomycetes* lichénicoles, il publie des dessins d'espèces de trémelles lichénicoles dont les basidiospores produisent des cellules de levures par bourgeonnement. À partir de différentes espèces de lichens épiphytes asiatiques, Prillinger et al. (1997) identifient des basidiolevures qu'ils rapportent au genre *Fellomyces* (*Tremellales*).

Tuovinen et al. (2019) ont mené des analyses métatranscriptomiques et métagénomiques sur six espèces de *Letharia* (échantillons d'herbier et récoltés in situ) d'Amérique du Nord et d'Europe (Italie, Suède et Suisse). Ils mettent en évidence d'autres basidiolevures hébergées dans le cortex du lichen, et phylogénétiquement différentes du *Cystobasidium* déjà identifié chez *Letharia vulpina* par Spribille et al. (2016). Les auteurs les rattachent aux *Tremellomycetes* et les identifient comme *Tremella lethariae* Diederich (la plus fréquente) et T. sp. B (connue auparavant chez le genre *Bryoria*). *T. lethariae* était jusqu'alors connu comme champignon lichénicole dont les basidiomes induisent des galles à la surface du thalle de *Letharia*. Dans le cortex pourvu ou non de galles, *T. lethariae* est toujours associé aux hyphes du mycosymbiote et aux levures du *Cyphobasidium*. Tuovinen et al. (2019) émettent l'hypothèse que *T. lethariae* serait dimorphique : un stade hyphal dans les galles et un stade basidiolevure largement répandu dans le cortex sain. Le stade levure comme anamorphe d'un champignon lichénicole avait déjà été discuté par Fernández-Mendoza et al. (2017) puis par Černajová et Škaloud (2019).

Dans ce paragraphe dédié aux levures, on peut également mentionner la présence de levures-ascomycètes (ascolevures) chez les lichens. Ertz et al. (2014) montrent que les *Lichenostigma* (ascomycètes lichénicoles) sont en fait des champignons composés presque exclusivement de cellules de levures agglomérées en ascomes compacts. Le stade filamenteux est rarissime chez ce genre. Cela confirme leur interprétation selon laquelle les champignons apparentés au genre *Lichenostigma* sont tous des « Black Yeasts[2] » (Diederich, communication personnelle). Les auteurs créent l'ordre des *Lichenostigmales*, ordre frère des *Arthoniales*.

Comme toute découverte qui bouscule tant soit peu les acquis scientifiques, celle de Spribille et al. (2016) n'a pas échappé à la règle et a déclenché soit des approbations soit des controverses. Suryanarayanan et Thirunavukkarasu (2017), Zúñiga et al. (2017) adoptent cette théorie sans autre développement, mais la notion d'ubiquité et de spécificité des basidiolevures semble être remise en cause au regard des résultats obtenus par Lendemer et al. (2019). Dans cette étude, les auteurs ont réalisé des analyses métagénomiques sur 339 espèces de lichens crustacés, foliacés et fruticuleux (répartis en 57 familles) échantillonnées dans les Appalaches, dans le SE de l'Amérique du Nord. Il en ressort que les basidiolevures ne sont présentes que dans 2,7 % des espèces analysées soit 9 taxons ; sept d'entre eux sont des lichens foliacés et fruticuleux appartenant aux *Parmeliaceae* et *Physciaceae*, familles chez lesquelles Spribille et al. (2016) avaient déjà identifié des *Cystobasidiomycetes*. Par contre, aucun cystobasidiomycète n'avait encore été isolé chez les deux autres taxons, deux espèces crustacées appartenant aux *Lecanoraceae* et aux *Arthoniomycetes*. Les auteurs s'interrogent sur le statut de ces levures en tant que partenaires associés obligatoires ce qui rejoint les réflexions d'Oberwinkler (2017) selon lesquelles les basidiolevures présentes dans les thalles des lichens ne constitueraient pas un troisième partenaire de la symbiose lichénique mais correspondraient plutôt à des propagules végétatives de mycoparasites.

Mark et al. (2020) étudient 838 échantillons de six espèces de lichens corticoles crustacés, foliacés et fruticuleux récoltés sur 25 sites répartis en Estonie et en Suisse. Pour leur étude, ils utilisent des amorces spécifiques afin d'obtenir des séquences de l'espaceur interne transcrit

[2] Black Yeasts : traduit de l'anglais - Les «levures noires» sont un groupe diversifié de microchampignons à croissance lente qui se reproduisent principalement de manière asexuée et plus particulièrement par bourgeonnement pour certains d'entre eux.

(ITS) du mycosymbiote, du photosymbiote et des levures. Toutes les basidiolevures séquencées appartiennent aux *Cystobasidiomycetes* et pour une large majorité d'entre-elles aux *Cyphobasidiales*. Les communautés de levures observées montrent des disparités entre l'Estonie et la Suisse. Les unités taxonomiques opérationnelles les plus fréquemment observées diffèrent d'un pays à l'autre ; certaines sont présentes uniquement en Suisse tandis que d'autres sont plus fréquentes en Estonie, ce qui supposerait une influence des facteurs géographiques et climatiques. Aucune relation n'a été mise en évidence entre la présence des levures et la composition chimique des espèces-hôtes (nature des acides lichéniques et leurs quantités). L'utilisation de réseaux d'interactions moléculaires et d'analyses multivariées permet de dégager deux points importants sur la spécificité de ces basidiolevures : 1/ la spécificité de la levure vis-à-vis du mycosymbiote est plus faible que celle du photosymbiote; 2/ il n'existe aucune spécificité par rapport à la position taxonomique de l'espèce-hôte. Ce dernier point contredit les observations de Černajová et Škaloud (2019) selon lesquelles les *Microsporomycetaceae* seraient spécifiques du genre *Cladonia* et les *Cyphobasidiales* des *Parmeliaceae*.

Bactéries associées aux lichens ou microbiote bactérien

Melittangium lichenicola (Thaxter) McCurty (*Chondromyces lichenicolus* Thaxter) est la première bactérie décrite extraite de lichens, une bactérie parasite, détruisant le thalle qu'elle colonise (Thaxter, 1892). Mais les connaissances sur les bactéries associées aux lichens se sont considérablement développées depuis quelques décennies grâce aux nouvelles techniques de biologie moléculaire (toutes les techniques dites « -omiques ») et d'imagerie (hybridation in situ en fluorescence couplée à de la microscopie confocale[3]) permettant ainsi d'identifier et de localiser des bactéries non cultivables.

Chaque thalle de lichen héberge un nombre impressionnant de bactéries, pouvant atteindre plusieurs millions de cellules bactériennes par gramme de thalle (Parrot et al., 2016). Cardinale et al. (2008) dénombrent près de 6×10^7 bactéries par gramme de thalle de *Cladonia arbuscula*. La richesse spécifique est également remarquable : Grube et al. (2015) identifient près de 800 espèces chez *Lobaria pulmonaria*.

La majeure partie des bactéries associées aux lichens appartiennent aux *Proteobacteria* et principalement aux *Alphaproteobacteria* dont les *Rhizobiales*. Au sein de cet ordre, un grand nombre de bactéries non cultivables y forment un clade particulier, le clade LAR1[4], spécifique aux lichens et plus particulièrement aux lichens à chlorophycées (Hodkinson et Lutzoni, 2009 ; Bates et al., 2011) : d'autres bactéries appartiennent aux *Actinobacteria*, *Bacteroidetes*, *Cyanobacteria* et *Acidobacteria* mais avec une prévalence plus faible (Parrot et al., 2016).

Ces bactéries associées colonisent en particulier les surfaces hydrophiles des lichens et sont dans une certaine mesure incorporées également au sein de la matrice extracellulaire fongique (Cardinale et al., 2008). Hodkinson et Lutzoni (2009) ont visualisé par microscopie électronique à balayage la présence de bactéries à la face inférieure du lichen foliacé *Punctelia rudecta*. Certaines d'entre-elles forment des agglomérats au sein d'une matrice de nature polysaccharidique. Ces observations corroborent celles de Cardinale et al. (2008) faites chez *Cladonia arbuscula* où les bactéries forment une sorte de biofilm sur la couche interne des podétions. Les mêmes observations ont été faites sur la face inférieure d'*Umbilicaria cylindrica*, où les colonies de bactéries sont plus abondantes dans les petites dépressions de la

[3] technique de biologie moléculaire d'hybridation in situ utilisant des sondes marquées à l'aide d'un marqueur fluorescent et utilisées sur des coupes en microscopie et en imagerie moléculaire.
[4] LAR1 : Lichen-Associated Rhizobiales-1

surface (Grube et al., 2009). Une dominance d'*Alphaproteobacteria* s'observe sur la face supérieure du thalle de *Cetraria islandica* mais avec une absence totale de bactéries sur la couche algale (Grube et Berg, 2009). Chez *Lobaria pulmonaria*, on observe une localisation des *Eubacteria* et des *Alphaproteobacteria* sur les deux faces du lichen ; à l'inverse, les *Betaproteobacteria* sont moins abondantes et confinées dans des régions particulières du thalle (Grube et al., 2015) (fig. 3). Quelques lichens crustacés ont été étudiés dont *Lecanora polytropa* qui héberge des bactéries entre les hyphes fongiques et les cellules algales (Grube et al., 2009). Chez *Lecidoma demissum* les bactéries sont localisées dans la partie la plus inférieure du thalle, l'hypothalle (Grube et Berg, 2009). La première indication de la présence du microbiote dans des propagules de reproduction végétative, en l'occurrence des isidies, est due à Aschenbrenner et al. (2014) chez *Lobaria pulmonaria*. La transmission des symbiotes, dont les bactéries, par des isidies évite ainsi au jeune thalle en formation de reconstituer *de novo* son microbiote bactérien puisque la symbiose n'est pas interrompue.

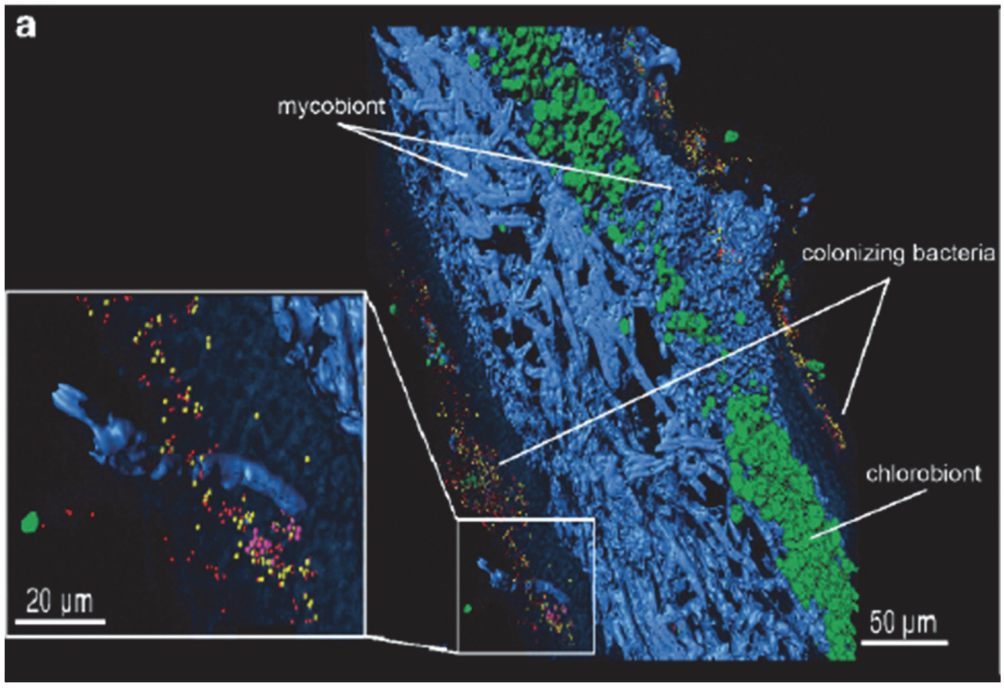

Fig. 3. Localisation des bactéries sur une coupe transversale de thalle de *Lobaria pulmonaria* par modélisation tridimensionnelle d'images obtenues par hybridation in situ fluorescente. Les *Eubacteria* (en rouge) et les *Alphaproteobacteria* (en jaune) sont bien représentées sur les cortex supérieur et inférieur tandis que les *Betaproteobacteria* (en rose) sont moins abondantes et confinées localement. Le mycosymbiote apparait en bleu et le photosymbiote en vert. (figure extraite de Grube et al., 2015).

Les bactéries associées présentent une forte spécificité vis-à-vis de l'espèce hôte. Leur diversité est fortement influencée par les facteurs abiotiques (substrats, facteurs géographiques et climatiques) et intrinsèques aux lichens tels que l'espèce, la partie du thalle colonisée, l'âge du thalle et la nature des substances lichéniques synthétisées (Parrot et al., 2016).

La présomption de l'existence d'un troisième partenaire dans la symbiose lichénique a été formulée pour la première fois à propos de bactéries du genre *Azotobacter* par la microbiologiste italienne Cengia Sambo (1926) à partir de cultures de thalles ; ces bactéries fixatrices d'azote étaient supposées interagir obligatoirement avec le mycosymbiote et le photosymbiote. Selon Stocker-Wörgötter (2001), l'absence de certains micro-organismes pourrait expliquer pourquoi les cultures axéniques des deux partenaires symbiotiques (algue et champignon) ne forment que rarement la structure thalline caractéristique du lichen censé être obtenu. Par contre, les taux de réussite augmentent considérablement quand les cultures se font

à partir d'éléments de thalles échantillonnés dans le milieu naturel comme les soralies de *Physcia tenella*, d'*Hypogymnia physodes* et de *Parmelia sulcata* (Schuster et al., 1985). Cela laisserait supposer que des microorganismes faciliteraient la structuration de la symbiose lichénique (Hodkinson et Lutzoni, 2009).

Plus récemment, Grube et al. (2015) considèrent que la présence constante d'abondantes communautés bactériennes au sein des lichens remet tant soit peu en question la nature duale des lichens et permet d'envisager une représentation plus large en y associant les bactéries. Selon ces auteurs, le microbiote bactérien contribuerait à maintenir l'intégrité et la pérennité de la symbiose lichénique. Mais quelles sont les diverses fonctions des bactéries au sein des lichens ? Nous reprendrons les résultats de Grube et Berg (2009) et de Grube et al. (2015) à partir d'études très élaborées sur le microbiote de *Lobaria pulmonaria*, notamment l'utilisation de bases de données relatives aux génomes, aux voies métaboliques et aux composés biochimiques (fig. 4 et 5).

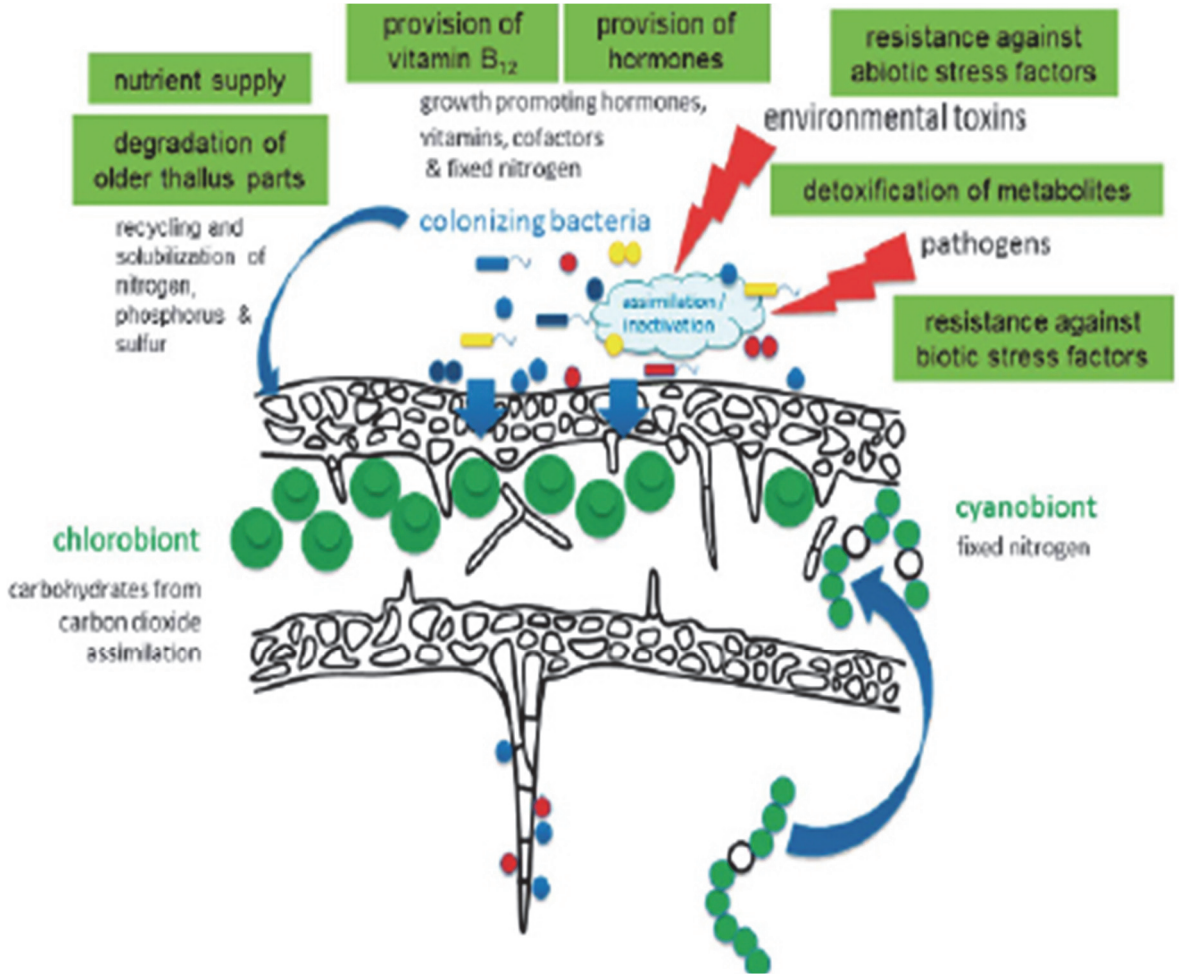

Fig. 4. Schématisation de la symbiose lichénique avec intégration du microbiome et participation de chacun des composants au fonctionnement de la symbiose (figure extraite de Grube et al., 2015).

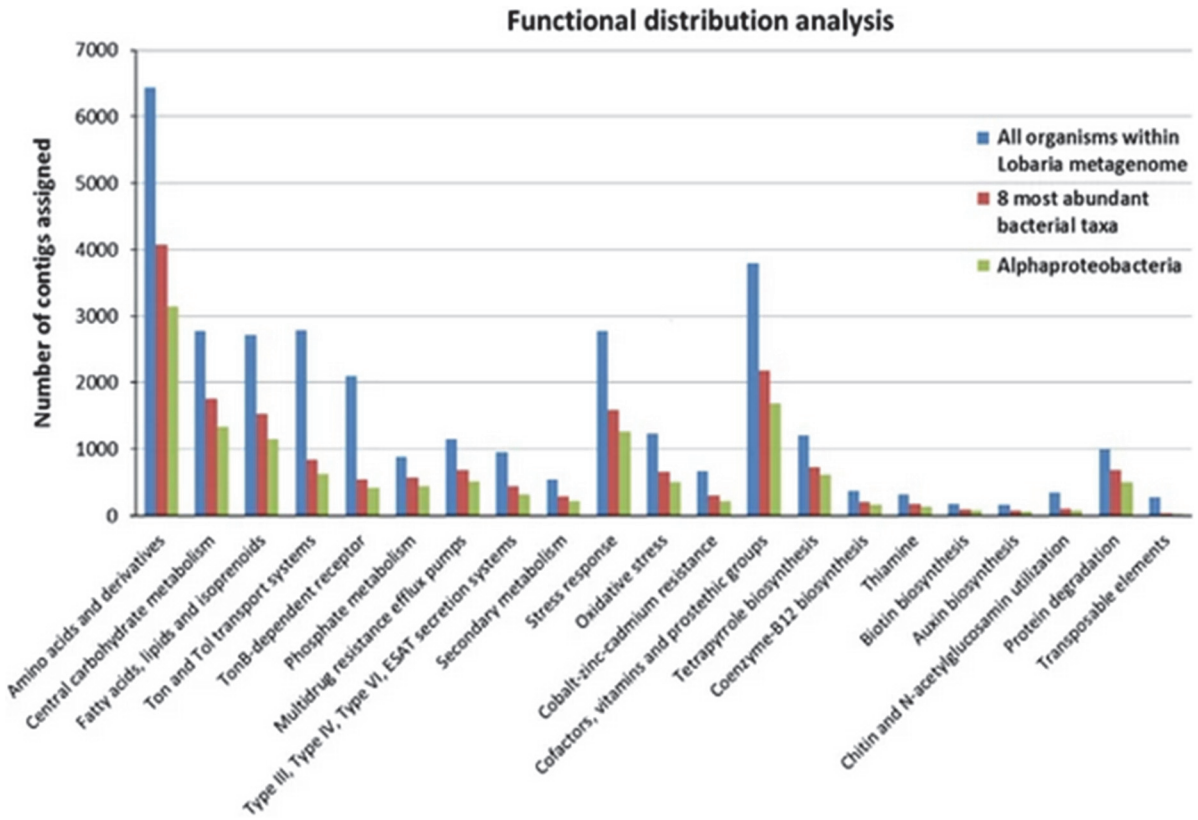

Fig. 5. Répartition des différentes fonctions avant et après l'exclusion des taxa les moins abondants. Le nombre de contigs attribués à tous les organismes du métagénome de *Lobaria pulmonaria* (en bleu) est mis en comparaison avec les contigs attribués aux 8 taxons les plus abondants (*Alphaproteobacteria, Betaproteobacteria, Gammaproteobacteria, Deltaproteobacteria, Actinobacteria, Bacteroidetes* et *Firmicutes* ; en rouge) et à ceux attribués aux *Alphaproteobacteria* (en vert) (figure extraite de Grube et al., 2015).

Dans la mesure où une grande partie des bactéries associées sont des *Rhizobiales*, ce qui vient tout de suite à l'esprit, c'est leur implication dans la nutrition azotée des lichens à chlorophycées. Rappelons en effet que les bactéries du clade LAR1 sont spécifiques des lichens à chlorosymbiote et appartiennent aux *Rhizobiales*. Hodkinson et Lutzoni (2009) ont mis en évidence la présence du gène *nif*H, gène de la dinitrogénase réductase impliquée dans la fixation azotée, chez *Umbilicaria mammulata*. Almendras et al. (2018) précisent que les lichens à chlorophycées présentent une plus grande diversité de bactéries fixatrices d'azote que les lichens à cyanobactéries.

Les bactéries associées aident à la mobilisation de la biomasse en dégradant les parties sénescentes du thalle lichénique. Des études fonctionnelles sur la fraction cultivable ont révélé la présence de protéines à activités lytiques : chitinolyse, glucanolyse et protéolyse. Les quelques chitinases A connues sont presque exclusivement d'origine actinobactérienne. Cette lyse des parties sénescentes permet une réaffectation des éléments de base aux parties plus jeunes du thalle en pleine croissance (in Parrot, 2014).

Ces bactéries participent à la résistance du lichen aux différents facteurs de stress, qu'ils soient biotiques (agents pathogènes, lichénophages) ou abiotiques : ainsi les bactéries localisées à la surface du thalle sont bien adaptées aux stress oxydatif et osmotique. Elles favorisent la photosynthèse par un apport en vitamine B12 ; elles stimulent la croissance du thalle par la production d'auxine et d'éthylène. Enfin, on leur attribue des capacités de détoxication de divers xénobiotiques (substances polluantes ou toxiques) dont les composés phénoliques. Par

contre, on est en droit de s'interroger sur la présence de populations bactériennes aussi importantes dans les thalles de lichens dont les métabolites sont en majorité de nature phénolique et ont des propriétés antibiotiques. Il semble qu'un équilibre s'instaure entre les bactéries résistantes aux composés phénoliques et celles capables de les dégrader. Une étude menée par Blanch et al. (2001) démontre l'existence de cofacteurs bactériens dans la biosynthèse de l'atranorine et de l'acide physodique effectuée par le mycosymbiote de *Pseudevernia furfuracea*. L'acide usnique, métabolite très répandu chez les lichens, n'agirait pas sur l'abondance des communautés bactériennes associées aux lichens mais plutôt sur leur diversité (Parrot, 2014). Cette substance lichénique a été repérée pour la première fois chez des bactéries à partir de *Streptomyces cyaneofuscus*, bactérie associée du lichen maritime *Lichina confinis*, lichen qui ne produit pourtant pas ce métabolite (Parrot et al., 2016).

Cengia Sambo (1926) affirmait que les bactéries associées aux lichens interagissaient avec les deux symbiotes du lichen. Grube et al. (2015) confirment ces interdépendances. Ainsi le rôle des bactéries dans la nutrition azotée et dans la résistance aux différents facteurs de stress plaide en faveur d'une interaction entre bactéries et mycosymbiote. L'apport en vitamine B12 est une relation privilégiée avec le photosymbiote, tandis que la biosynthèse d'hormones de croissance est profitable aux deux symbiotes.

Biofilms bactériens et structuration du thalle lichénique

Lenova et Blum (1983), Cardinale et al. (2008) et Tuovinen et al. (2019) ont mis en évidence que les bactéries associées formaient des biofilms bactériens sur certaines parties de thalles de lichens. Spribille (2018) et Spribille et al. (2020) apportent un regard nouveau sur ces biofilms en précisant leur nature, leur composition et leurs fonctions notamment dans la structuration du thalle lichénique. Les lichens n'ont pas de tissus (chez les végétaux s. l., présents seulement chez les cormophytes) mais des plectenchymes, la structuration architecturale des thalles des macrolichens ne peut donc se faire que par des assemblages résultant d'une auto-construction. En effet, il est peu probable que les thalles des macrolichens maintiennent leur rigidité et leurs formes caractéristiques sans la production d'une « colle » qui agglutine les filaments fongiques entre eux. Spribille et al. (2020) discutent de la nature de cette matrice et lui prêtent un rôle très important dans l'élaboration du thalle. Elle est constituée d'hyphes fongiques et de substances polymérisées extracellulaires hydrophiles de nature polysaccharidique. Chez de nombreux lichens, elle abrite des levures et des bactéries, Organismes Unicellulaires Non Photosynthétisant (OUNP), qui consomment, qui produisent et qui interagissent avec le mycosymbiote. Selon Boustie (communication personnelle), la nature des polysaccharides sélectionne sans doute les microorganismes qui peuvent les utiliser et s'en nourrir grâce à un équipement enzymatique adapté. Spribille et al. (2020) nomment ce biofilm « matrice extracellulaire d'interactions ». Une telle matrice de nature polysaccharidique (mais sans mention d'OUNP) a été par le passé identifiée tour à tour comme le cortex (dans le cas où elle est extérieure au thalle) ou le stéréome (si elle est interne) ou comme une « matrice gélatineuse » (Ahmadjian, 1993) ou une « zone corticale compacte) » (Honegger, 1991) ou une « couche de mucilages hydrophiles » (Honegger, 1998). Selon Grube (communication personnelle), cette « matrice gélatineuse » est de première importance pour la formation du thalle lichénique. Elle procure une certaine souplesse structurale permettant de maintenir la couche algale parfaitement en place quel que soit le degré d'hydratation du thalle et surtout lors des phénomènes de reviviscence. D'ailleurs Grube et Wedin (2006) ont insisté sur la nature adhésive des contacts entre les hyphes végétatives du thalle. Ce serait une spécificité des lichens et une des innovations évolutives majeures observées dans le thalle lichénique.

Spribille (2018) et Spribille et al. (2020) attribuent à cette matrice gélatineuse un rôle prépondérant dans la structuration du phénotype du lichen allant jusqu'à proposer qu'à un biofilm donné corresponde un phénotype particulier. Ainsi deux espèces ayant les mêmes symbiotes mais porteuses de biofilms distincts présentent deux phénotypes différents ; à l'inverse les espèces cryptiques sont probablement porteuses du même biofilm et présentent donc le même phénotype (Spribille, 2018).

Autres partenaires associés aux lichens

Pour compléter la revue des différents locataires susceptibles d'être hébergés par le thalle lichénique, nous citerons des observations faites sur la présence de virus et d'amibes à thèques dans des thalles lichéniques.

Des séquences de Cytorhabdovirus ont été amplifiées à partir de thalles de *Cladonia arbuscula* ; de même le virus de la mosaïque de la pomme (Ilarviru*s*) a été trouvé chez *Xanthoria parietina*, *Cladonia arbuscula* et chez diverses espèces d'usnées (Petrzik et al., 2014). Petrzik et al. (2019) décrivent deux nouvelles espèces de virus chez deux espèces de lichens saxicoles récoltés en République tchèque : Chrysothrix chrysovirus-1 (CcCV1) chez *Chrysothrix chlorina* et Lepraria chrysovirus-1 (LiCV1) chez *Lepraria incana*. Contrairement à Lepraria chrysovirus, Chrysothrix chlorovirus n'est pas localisé dans le mycosymbiote mais dans *Penicillium citreosulfuratum*, champignon endolichénique présent dans le thalle de *Chrysothrix chlorina*.

Dans une étude menée sur diverses espèces de bryophytes et de lichens épiphytes et saxicoles (espèces non identifiées) et récoltées en Italie, Suisse et Russie, Mazei et al. (2016) ont identifié différents taxons d'amibes à thèques avec une plus forte abondance dans les lichens saxicoles.

Conclusion

Quelle simplification de dire qu'un lichen se résume à deux composants : UN champignon et UNE algue ! Tous ces organismes de l'ombre dont nous venons de parler sont passés inaperçus pendant près de 150 ans, en raison de leur caractère microscopique complexe mais ils ont finalement été démasqués par les techniques modernes d'observation et d'analyse. Cependant, ils ne sont pas que de simples habitants passifs, ils contribuent activement et peut-être de manière déterminante au fonctionnement et au maintien du vivre-ensemble qui caractérise le lichen.

Hawksworth et Grube (2020) ont proposé une nouvelle définition du lichen. Elle a l'avantage de présenter le lichen comme un véritable holobionte ouvrant le champ des possibles pour l'intégration de nouvelles données. Mais quelle sera la prochaine définition ? La certitude absolue n'existe pas mais la « vérité » évolue toujours avec le temps. Au moment où nous terminons cet article, une veille bibliographique nous fait découvrir une publication de juillet 2020 sur la description de *Lichenicoccus* (famille des *Acetobacteraceae*) nouveau genre des bactéries acidophiles, psychrophiles et à bactériochlorophylle-a (donc phototrophes) se développant dans les lichens et plus spécialement dans des thalles de *Cladonia*. L'espèce nouvelle *Lichenicoccus roseus* a été extraite de *Cladonia arbuscula* et de *C. stelllaris* (Pankratov et al., 2020). Il n'y aurait donc pas que des organismes unicellulaires non photosynthétisant associés aux lichens !

Remerciements

Nos plus vifs remerciements à Joël Boustie, et David Hawksworth pour nous avoir encouragée à rédiger cet article. Merci à Paul Diederich pour les échanges sur les basidiolevures. Une mention toute particulière à Martin Grube et à Claude Roux qui ont accepté de relire ce document et qui n'ont pas hésité à nous faire partager leurs propres conceptions. Merci à Anne Kuzmin pour la traduction de l'article russe de Lenova et à Philip Roberts pour les conseils de traduction anglaise et bien sûr au comité de lecture du bulletin.

Bibliographie

Acharius E., 1795. Nya och mindre kända Svenska Lafarter, beskrifne (Vite Fortsaettning). Kongl. Vetenskaps Academiens, *Nya Handlingar*, 16 : 207-215.

Acharius E., 1810. *Lichenographia Universalis*. Danckwerts, Göttingen.

Ahmadjian V., 1982. Definition of the term lichen. *International Lichenological Newsletter*, **15** (2) : 18-19.

Ahmadjian V., 1993. *The lichen symbiosis*. New York: John Wiley & Sons.

Almendras, K., García, J., Carú, M., Orlando, J. – 2018 - Nitrogen-fixing bacteria associated with *Peltigera* cyanolichens and *Cladonia* chlorolichens. - *Molecules* **23** (12) : 3077.

Arnold A.E., Miadlikowska J., Lindsay Higgins K., Sarvate S. D., Gugger P., Way A., Hofstetter V., Kauff F., Lutzoni F., 2009. A phylogenetic estimation of trophic transition networks for ascomycetous fungi: are lichens cradles of symbiotrophic fungal diversification. *Syst. Biol*., **58** (3) : 283-297.

Aschenbrenner I.A., Cardinale M., Berg G., Grube M., 2014. Microbial cargo: do bacteria on symbiotic propagules reinforce the microbiome of lichens? *Environmental Microbiology*, **16** : 3743-3752.

Asplund J., Larsson P., Vatne S., Gauslaa Y., 2010. Gastropod grazing shapes the vertical distribution of epiphytic lichens in forest canopies. *Journal of Ecology*, **98** : 218-225.

Bates S.T., Garrett W.C., Cropsey J., Caporaso G., Knight R., Fierer N., 2011. Bacterial communities associated with the lichen symbiosis. *Applied and Environmental Microbiology*, **77** (4) : 1309-1314.

Blaha J., Baloch E., Grube M., 2006. High photobiont diversity associated with the euryoecious lichen-forming ascomycete *Lecanora rupicola* (Lecanoraceae, Ascomycota). *Biological Journal of the Linnean Society*, **88** (2) : 283-293.

Blanch M., Blanco Y., Fontaniella B., Legaz M.E., Vicente C., 2001. Production of phenolics by immobilized cells of the lichen *Pseudevernia furfuracea*: the role of epiphytic bacteria. *Int. Microbiol*., **4** : 89-92.

Cardinale M., de Castro Vieira Jr J., Müller H., Berg G., Grube M., 2008. *In situ* analysis of the bacterial community associated with the reindeer lichen *Cladonia arbuscula* reveals predominance of *Alphaproteobacteria*. *FEMS Microbiology Ecology*, **66** : 63-71.

Cengia Sambo M., 1926. Ancora della polysimbiosi nei licheni ad alghe cianoficee. 1. *Batteri simbionti. Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale in Milano*, **64** : 191-195.

Černajová I., Škaloud P., 2019. The first survey of Cystobasidiomycete yeasts in the lichen genus *Cladonia*, with the description of *Lichenozyma pisutiana* gen. nov., sp. nov. *Fungal Biology*, **123** : 625-637.

Dal Grande F., Rolshausen G., Divakar P.K., Crespo A., Otte J., Schleuning M., Schmitt I., 2017. Environment and host identity structure communities of green algal symbionts in lichens. *New Phytologist*, **217** (1) : 277-289.

del Campo EM, Gimeno J, De Nova J.P.G., Casano LM, Gasulla F, Garcia-Breijo F, Reig-Armiñana J, Barreno E., 2010. South European populations of *Ramalina farinacea* (L.) Ach. share different *Trebouxia* algae. *Bibliotheca Lichenologica*, **105** : 247-256.

del Campo E.M, Catalá S, Gimeno J, del Hoyo A, Martínez-Alberola F, Casano L.M, Grube M., Barreno E., 2013. The genetic structure of the cosmopolitan three-partner lichen *Ramalina farinacea* evidences the concerted diversification of symbionts. *FEMS Microbiology Ecology*, **83** (2) : 310-323.

Diederich P., 1996. The lichenicolous heterobasidiomycetes. *Bibliotheca Lichenologica* **61** : 1- 198.

Diederich P., Lawrey J.D., Ertz D., 2018. The 2018 classification and checklist of lichenicolous fungi, with 2000 non-lichenized, obligately lichenicolous fungi. *The Bryologist*, **121** : 340-425.

Dillenius J.J., 1742 [1741]. *Historia Muscorum*. Sheldonian Theatre, Oxford.

Ertz D., Lawrey J.D., Common R.S., Diederich P., 2014. Molecular data resolve a new order of *Arthoniomycetes* sister to the primarily lichenized *Arthoniales* and composed of black yeasts, lichenicolous and rock-inhabiting fungi. *Fungal diversity*, **66** : 113-137.

Famintzin A., Baranetzky J., 1867. Beitrag zur Entwicklung der Gonidien und Zoosporen-Bildung bei *Physcia parietina* DN. - *Botanische Zeitung (Berlin),* **1867**, 189-190.

Fernández-Mendoza F., Fleischhaker A., Kopun T., Grube M., Muggia I., 2017. ITS1 metabarcoding highlights low specificity of lichen mycobionts at a local scale. *Molecular Ecology*, **26** : 4811-4830.

Fink B., 1913. The nature and classification of lichens II. The lichen and the algal host. *Mycologia*, **5** : 97-166.

Friedl, T., 1989. *Systematik und Biologie von* Trebouxia *(Microthamniales, Chlorophyta) als Phycobiont der* Parmeliaceae *(lichenisierte Ascomyceten)*. - Universität Bayreuth, Bayreuth. 218 pp.

Grube M., Berg G., 2009. Microbial consortia of bacteria and fungi with focus on the lichen symbiosis. *Fungal Biology Reviews*, **23** : 72-85.

Grube M., Cardinale M., Viera de Castro Jr J., Müller H., Berg G., 2009. Species-specific structural and functional diversity of bacterial communities in lichen symbioses. *The ISME Journal*, **3** : 1105–1115.

Grube M., Cernava T., Soh J., Fuchs S., Aschenbrenner I., Lassek C., Wegner U., Becher D., Riedel K., Sensen C.W., 2015. Exploiting functional contexts of symbiotic sustain within lichen-associated bacteria by comparative omics. *The ISME Journal*, **9** : 412-424.

Grube M., Wedin M., 2016. Lichenized fungi and the evolution of symbiotic organization. *Microbiol. Spectrum*, **4** (6) : 1-17.

Hawksworth, D.L., 1978. The taxonomy of lichens-forming fungi: reflection on some fundamental problems. In: H. E. Street, (Ed). *Essays in Plant Taxonomy*, London, Academic Press, 211-243.

Hawksworth D.L., 1988. The variety of fungal-algal symbioses, their evolutionary significance, and the nature of lichens. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **96** : 3-20.

Hawksworth D. L., Grube M., 2020. Lichens redefined as complex ecosystems. New Phytologist, **227** (5) : 1281-1283.

Hawksworth D.L., Honegger R., 1994. The lichen thallus: a symbiotic phenotype of nutritionally specialized fungi and its response to gall producers. - *In:* Williams, MAJ (ed.): *Plant Galls. Organisms, Interactions, Populations*. The Systematics Association Special Volume, Clarendon Press, Oxford, pp. 77-98.

Hodkinson B.P., Lutzoni, F., 2009. A microbiotic survey of lichen associated bacteria reveals a new lineage from the *Rhizobiales*. *Symbiosis*, **49** : 163-180.

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

Honegger R., 1998. The lichen symbiosis – What is so spectacular about it? *The Lichenologist*, **30** (3) : 193-212.

Honegger R., 2012. The symbiotic-phenotype of lichen-forming ascomycetes and their endo- and epibionts. In: Hock B., (coord.). *The Mycota, vol. 9, Fungal associations, 2e ed.*, Berlin, Allemagne, Springer, 287-339.

Lagarde A., Jargeat P., Roy M., Girardot M., Imbert C., Millot M., Mambu L., 2018. Fungal communities associated with *Evernia prunastri*, *Ramalina fastigiata* and *Pleurosticta acetabulum*: Three epiphytic lichens potentially active against *Candida* biofilms. *Microbiological Research*, **211** : 1-12.

Lendemer J.C., Keepers K.G., Tripp E.A., Pogoda C.S., McCain C.M., Kane N.C., 2019. A taxonomically broad metagenomic survey of 339 species spanning 57 families suggests Cystobasidiomycete yeasts are not ubiquitous across all lichens. *American Journal of Botany*, **106** : 1090-1095.

Lenova L.I., Blum O.B., 1983. K voprosu o tret'em komponente lishynikov [On the question of the third component of lichens]. *Bot. Zhurn*., **68** : 21-28.

Lindsay W.L., 1869. Observations on new lichenicolous microfungi. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, **25** : 513-555.

Liu X.Z., Wang Q.M., Göker M. et al., 2015. Towards an integrated phylogenetic classification of the *Tremellomycetes*. *Stud. Mycol*., **81** : 85-147.

Mark K., Laanisto I., Bueno C.G., Niinemets Ü., Keller C., Scheidegger C., 2020. Contrasting co-occurrence patterns of photobiont and *Cystobasidiomycete* yeasts associated with common epiphytic lichen species. *New Phytologist*, doi: 10.1111/nph. 16475.

Mazei Y., Belyakova O., Coppellotti O., Payne R., 2016. Testate Amoeba communities of epilithic mosses and lichens: new data from Russia, Switzerland and Italy. *Acta Protozoologica*, **55** : 51-57.

Millanes A.M., Diederich P., Wedin M., 2016. *Cyphobasidium* gen. nov., a new lichen-inhabiting lineage in the *Cystobasidiomycetes* (*Pucciniomycotina*, *Basidiomycota*, *Fungi*). *Fungal Biology*, **120** : 1468-1477.

Millot M., Mambu L., 2019. Champignons endolichéniques et épilichéniques : les habitants des lichens. *Bull. Ass. Fr. Lichénologie*. **44** (1) : 71-76.

Mitchell M.E., 2007. Signposts to symbiosis: a review of early attempts to establish the constitution of lichens. *Huntia,* **13** (2) : 101-120.

Moya P, Molins A, Martínez-Alberola F, Muggia L, Barreno E, 2017. Unexpected associated microalgal diversity in the lichen *Ramalina farinacea* is uncovered by pyrosequencing analyses. *PLoS ONE* **12** (4) : e0175091.

Oberwinkler F., 2017. Yeasts in *Pucciniomycotina. Mycological Progress*, 16, 831-856.

Ott S., 1987. Sexual reproduction and developmental adaptations in *Xanthoria parietina*. *Nordic Journal of Botany*, **7** : 219-228.

Pankratov T.A., Grouzdev D.S., Patulina E.O., Kolganova T.V., Berestovskaya J.J., Ashikhmin A.A., 2020. *Lichenicoccus roseus* gen. nov., sp. nov., the first bacteriophyll a-containing, psychrophilic and acidophilic *Acetobacteraceae* bacteriobiont of lichen *Cladonia* species. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* **70** (8) : DOI 10.1099/ijsem.0.004318.

Parrot D., Lagrave N., Delmail D., Grube M., Suzuki M., Tomasi S., 2016. Lichen associated bacteria as a hot spot of chemodiversity: focus on uncialamycin, a promising compound for future medicinal applications. *Planta Medica*, **82** (13) : 1143-1152.

Parrot D., 2014. *Étude de quatre lichens marins, maritime ou terrestre et des bactéries associées : évaluation de la diversité bactérienne et recherche de métabolites d'intérêt*. Biochimie, Biologie Moléculaire. INSA de Rennes et Karl-Franzens-Universität (Graz, Autriche).

Pennisi E., 2016. A lichen *ménage à trois*. *Science*, **353**, 337.

Petrzik, K., Vondrák J., Barták M., Peksa O., Kubesová O., 2014. Lichens-a new source or yet unknown host of herbaceous plant viruses?. *European Journal of Plant Pathology,* **138** (3) : 549-559.

Petrzik K., Koloniuk I., Sehadová H., Sarkisova T., 2019. Chrysoviruses inhabited symbiotic fungi of lichens. *Viruses*, **11** : 11-20.

Petrini O., Hake U., Dreyfuss M.M., 1990. An analysis of fungal communities isolated from fruticose lichens. *Mycologia*, **82** : 444-451.

Prillinger H., Kraepelin G., Lopandic K., Schweigkofler W., Molnár O., Weigang F., Dreyfuss M.M., 1997. New species of *Fellomyces* isolated from epiphytic lichen species. *System. Appl. Microbiol*., **20** : 572-584.

Robert P. (texte remanié et amplifié sous la direction de J. Rey-Debove et A. Rey), 2012. — *Le Petit Robert, dictionnaire alphabétique et analogique de la langue française*. Édit. le Robert, Paris, 42 + 2837 p.

Roux et coll., 2020. *Catalogue des lichens et champignons lichénicoles de France métropolitaine. 3e édition revue et augmentée.* Edit. Association française de lichénologie (AFL), Fontainebleau, 1769 p.

Schuster, G., Ott, S., and Jahns, H.M. 1985. Artificial cultures of lichens in the natural environment. *The Lichenologist* **17:** 247–253.

Schwendener S., 1867. Über die wahre Natur der Flechten. *Verhandlungen der schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft in Rheinfelden*, **51** : 88-90.

Schwendener S., 1869. Die Flechten als Parasiten der Algen. *Verhandlungen der schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft*, **5** : 527-550.

Spribille, T., 2018. Relative symbiont input and the lichen symbiotic outcome. *Current Option in Plant Biology*, **44** : 57-63.

Spribille T., Tuovinen V., Resl P., Vanderpool D., Wolinski H., Aime M.C., Schneider K., Stabentheiner E., Toome-Heller M., Thor G. et al., 2016. Basidiomycete yeasts in the cortex of ascomycete macrolichens. *Science*, **353** : 488-492.

Spribille T., Tagirdzhanova, Goyette S., Tuovinen V., Case R., Zandberg W.F., 2020. 3D biofilms: in search of the polysaccharides holding together lichen symbioses. *FEMS Microbiology Letters*, **367** (5) : fnaa023.

Stocker-Wörgötter, E. 2001. Experimental lichenology and microbiology of lichens. *The Bryologist* **104:** 576–581.

Suryanarayanan S., Thirunavukkarasu N., 2017. Endolichenic fungi: the lesser known fungal associates of lichens. *Mycology,* **8** (3) : 189-196.

Thaxter R., 1892. On the *Myxobacteriaceae*, a new order of *Schizomycetes*. *Botanical Gazette*, **17** : 389-406.

Tuovinen V., Ekman S., Thor G., Vanderpool D., Spribille T., Johannesson H., 2019. Two basidiomycete fungi in the cortex of wolf lichens. *Current Biology*, **29** : 1-8.

Vallade J., 2018. Une brève histoire de la lichénologie. *Bull. Ass. Fr. lichénologie*, **43** (1) : 49- 70.

Velmala S., Myllys L., Halonen P., Goward T., Ahti T., 2009. Molecular data show that *Bryoria fremontii* and *B. tortuosa* (*Parmeliaceae*) are conspecific. *The Lichenologist*, **41** : 231-242.

Zhang T., Wei X.-L., Wei Y.-Z., Liu H.-Y., Yu L.-Y., 2016. Diversity and distribution of cultured endolichenic fungi in the Ny-Ålesund Region, Svalbard (High Arctic). *Extremophiles,* **20** : 461–470.

Zúñiga C., Leiva D, Carú M., Orlando J., 2017. Substrates of *Peltigera* lichens as a potential source of cyanobionts. *Microbiology Ecology*, **74** : 561-569.

Quelques anciens bulletins de l'AFL sont encore disponibles

2010 - Volume 35 - fascicule 1

- Lecanora bandolensis B. de Lesd., une espèce peu connue par M. Bertrand, Cl. Roux et Mercedes Barbero 001 - 016
- Placynthium flabellosum (Tuck.) Zahlbr., un lichen saxicole-calcifuge rare et méconnu de la flore lichénique française par Clother Coste 017 - 022
- Thelidium zwackhii (Hepp) A. Massal, un lichen rare, découvert à Saucats (Gironde) par Jean-Louis Farou 023 - 025
- Opegrapha subrimalis Nyl., redécouverte de l'espèce près de la station d'origine par Serge Poumarat et Jean-Louis Jalla 026 - 028
- Les fiches du débutant (12e série) par Jean-Michel Sussey et Renée Baubet 029 - 055
- Lichens et teintures par Robert Engler et Danièle Lacoux 056 - 060
- Compléments au Guide des lichens - Tableaux d'aide à la détermination par Chantal Van Haluwyn, Juliette Asta et Jean-Pierre Gavériaux 061 - 074
- Lexique des principaux termes de lichénologie (5e partie - lettres M, N et compléments) par JP Gavériaux 075 - 096
- Session lichénologique du littoral du Pas-de-Calais - mai 2008 (compléments) par Marc Boulanger, Nicolas Malle et Chantal Van Haluwyn 097 - 099
- Compte-rendu de l'AG du 26 février 2010 par Jean-Louis Martin 100 - 114
- Les échanges 2009 par Jean-Pierre Gavériaux 115 – 119

2010 - Volume 35 - fascicule 2

- La sociologie des lichens corticoles en Europe depuis Klement (1955) et Barkman (1958) Essai de synthèse par Chantal Van Haluwyn 001 - 128

2009 - Volume 34 - fascicule 1

- *Caloplaca itiana* sp. nov., espèce nouvelle de lichen du littoral de la Manche (France) par Claude Roux, Marc Boulanger et Nicolas Malle 01-10
- Présence de *Lecanora rhizinata* Poelt, Barreno et Rico au mont Aigoual (SE de la France) par Cl. Roux 11-19
- Le thalle lichénique par Robert Engler 20-26
- Présence de *Collema multipartitum* (Sm.) dans le département de Vaucluse (84) par Michel Bertrand 27-30
- Les fiches du débutant (10e série) par Jean-Michel Sussey et Renée Baubet 31-52
- Lépidoptères et lichens par Nicole Lepertel 53-62
- Lexique des principaux termes de lichénologie (3e partie - lettres F, G et H) par Jean-Pierre Gavériaux 63-80
- Épigénétique par Robert Engler 81-83
- Hommage à Madame Ravel 84-85
- CR de l'AG du 26/02/2009 et activités des membres et des régionales par Jean-Louis Martin 86 - 106

2009 - Volume 34 - fascicule 2

- Classification phylogénétique des Ascomycètes lichénisés et non lichénisés par JP Gavériaux 107-134
- Les fiches du débutant (11e série) par Jean-Michel Sussey et Renée Baubet 135-161
- Redécouverte de *Tornabea scutellifera* à l'île d'Yeu (Vendée) par Michel Bertrand 162-165
- Hommage au Professeur Jean-Marie Emberger par Robert Engler166
- Session lichénologique sur le littoral du Pas-de-Calais - mai 2008 par Marc Boulanger, JP Gavériaux, N. Malle, Ch. Van Haluwyn et M. Vanbrugghe 167-185
- Compte rendu de l'excursion de l'AFL en Ardèche - août 2008 par Corinne Bauvet 186-212
- Lexique des principaux termes de lichénologie (4e partie - lettres I à L) par Jean-Pierre Gavériaux 213-227
- Compte rendu du CA du 30 septembre 2010 en Ardèche par Robert Engler 228

2008 - Volume 33 - fascicule 1

- Les fiches du débutant (8e série) par Jean-Michel Sussey et Renée Baubet 01 à 24
- Likenoj de Okcidenta Eŭropo Suplemento 4a : eltiraĵoj 2 (extraits 2) - errata par Claude ROUX 25
- Abbé Jean Eyheralde († 2008) - Témoignage de Juliette ASTA 26
- Lexique des principaux termes de lichénologie (1e partie - lettres A, B et C) par Jean-Pierre Gavériaux 27 - 54
- Le monde original des Lichens - par Danièle Mouillère-Gonnet 55 - 61
- Marie-Agnès Letrouit à l'honneur - par J. Asta 62-63
- Le coin du lichénologue bricoleur (1) - par Didier Lefèbvre 64 - 65
- Compte rendu de l'AG 2008 et activités 2007 de l'AFL et de ses membres par Jean-Louis Martin 66 - 82
- Règlement intérieur de l'AFL adopté lors de l'AG du 22/02/2008 à Fontainebleau 83 - 86

2008 - Volume 33 - fascicule 2

- Programme de la session lichénologique 2007 de l'AFL dans le Finistère par Joël Boustie, Françoise Lohézic, Robert Boumier et Brigitte Lorella... 87 - 110
- Aperçu de la végétation lichénique du Finistère par Olivier Bricaud ... 111 - 178
- L'herbier « des Abbayes » - Une collection exceptionnelle de lichens et d'ouvrages par Kristina Articus, Anabelle Echard, Audrey Chambet, Joël Boustie 179 - 184
- Activités lichénologiques (07 - 08) du Laboratoire de pharmacognosie et mycologie de la faculté de pharmacie de Rennes par Joël BOUSTIE 185 - 188
- Les fiches du débutant (9e série) par Jean-Michel SUSSEY et Renée BAUBET 189 - 210
- Lexique des principaux termes de lichénologie (2e partie - lettres D et E) par Jean-Pierre Gavériaux ... 211 - 231
- Liste des nouveaux membres (adhésions 2008) 232

S'informer auprès de Jean-Pierre Méral (meral.jp@wanadoo.fr) de la disponibilité des bulletins antérieurs à 2007
(bon de commande disponible sur le site web de l'AFL)