

La symbiose

Robert ENGLER
6, chemin neuf, 34600 - CAUSSINIOJOULS
robert.engler@wanadoo.fr

Résumé :

Une symbiose se définit comme une coexistence durable et reproductible entre deux ou plusieurs organismes, génétiquement éloignés, vivant et se développant dans les mêmes conditions, avec un bénéfice pour chacun d'eux. Il s'agit le plus souvent d'un « mutualisme chimérique ».

Les principales symbioses décrites concernent les lichens, les nodosités des légumineuses, les mycorhizes des arbres et de certaines plantes herbacées et les coraux.

La symbiose constitue une source d'innovation dans l'évolution et une diversification du vivant sans modification du génome.

Mots-clés : Symbiose, Évolution, Lichens, Nodosités, Mycorhizes, Coraux

Abstract :

Symbiosis is a long-lasting and repeatable coexistence of two or more organisms, genetically distant, living and growing in the same conditions with mutual benefit. It's often a "chimeric mutualism".

The main symbioses described are those of lichens, root nodules on leguminous plants, mycorrhiza on tree roots and herbaceous plants and corals.

Symbiosis allows innovation in evolution and diversification of life without genomic modifications.

Key words : symbiosis, evolution, lichens, root nodules, mycorrhiza, corals.

L'évolution d'après DARWIN se fait par la sélection naturelle. Ainsi, ce sont les animaux les plus adaptés au milieu qui survivent. Ce sont donc eux qui auront le plus de chance de se reproduire et de transmettre leurs gènes.

Les mutations génétiques et la sélection naturelle sont des facteurs d'apparition de nouvelles espèces végétales et animales. Les mutations, le brassage génétique, les anomalies au cours de la méiose sont source de **diversification**.

Une symbiose (*du grec sun : avec, et bios : vie*) représente **une existence simultanée, associée, durable et reproductible de deux ou plusieurs organismes qui vivent et se développent dans les mêmes conditions**. Cette association est bénéfique pour chacun d'eux et, de ce fait, la symbiose est un cas particulier du **mutualisme**.

Agissant les uns sur les autres, les organismes qui participent à la **chimère** forment une nouvelle structure et présentent de nouvelles propriétés que chaque partenaire ne possède pas à l'état isolé. La symbiose constitue donc une source **d'innovation très particulière dans l'évolution**, car la diversification du vivant qui en résulte se fait sans modification du génome !

Des organismes chimériques, les lichens

Les lichens représentent un exemple, voire le paradigme d'une symbiose entre une algue verte terrestre ou une cyanobactérie (photosymbiote) et un champignon le plus souvent un Ascomycète (mycosymbiote).

Grâce à son pigment chlorophyllien et à partir du dioxyde de carbone de l'atmosphère et de l'énergie solaire, par photosynthèse, le photosymbiote synthétise soit du glucose, s'il s'agit de cyanobactéries, soit des polyalcools (sorbitol, ribitol, érythritol) s'il s'agit d'algues vertes. Cédées en grande partie au mycosymbiote, ces molécules sont très rapidement métabolisées en substances permettant le fonctionnement et la croissance des hyphes fongiques et en molécules propres au champignon, en particulier les acides lichéniques.

De plus, les cyanobactéries sont capables d'assimiler le diazote atmosphérique.

Le mycosymbiote apporte à l'algue verte et à la cyanobactérie de l'eau, des minéraux et il protège le photosymbiote des rayonnements solaires trop intenses.

Des études en microscopie électronique permettent de visualiser les relations morphologiques existantes entre le mycosymbiote et le photosymbiote. Les contacts sont, dans de nombreux cas, réalisés par des « suçoirs » microscopiques, appelés haustoria. Ces haustorias sont des excroissances de l'hyphe entrant en contact avec la cellule algale grâce à des lectines (protéines capables de se lier de manière spécifique aux glucides).

Les lichens n'ont ni racines, ni stomates et sont constamment au contact de l'air, ce qui explique leur sensibilité à la pollution atmosphérique.

Le thalle des lichens, structure de néoformation pour la survie des deux partenaires.

* La symbiose lichénique s'accompagne de modifications structurales.

Le thalle lichénique a une structure fongique plus ou moins volumineuse, alors que les champignons non lichénisés ne possèdent qu'un mycélium diffus. Cette symbiose lichénique permet à la nature de nous offrir une palette de formes originales : qui n'a pas admiré la mosaïque des différents lichens crustacés sur un rocher de gneiss ; des branches d'épineux couvertes de *Teloschistes chrysophthalmus* ; un tapis de *Cladonia floerkeana* au milieu des bruyères ?

* La symbiose lichénique conduit à l'élaboration d'ultrastructures histologiques nouvelles.

Trois structures du thalle lichénique sont reconnues :

- **La structure homéomère** : Les cellules photosynthétisantes qui sont des cyanobactéries du type *Nostoc* formant des chapelets, sont mêlées avec les hyphes de l'Ascomycète et réparties dans toute l'épaisseur du thalle. Les genres *Collema* et *Leptogium*, lichens gélatineux, possèdent cette structure.
- **La structure hétéromère stratifiée** : Les cellules algales, algues vertes et les hyphes constituent des couches spécifiques superposées où l'on distingue un cortex supérieur (hyphes très serrées) ; une couche algale (hyphes entourant des cellules algales) ; une médulle (hyphes généralement lâches) et un cortex inférieur chez les lichens foliacés (*Lobaria*, *Parmelia*, *Xanthoria*...) ou souvent un hypothalle (hyphes serrées) surtout chez les lichens crustacés (*Aspicilia*, *Buellia*, *Caloplaca*, *Diploschistes*...).

- **La structure hétéromère radiée** : On retrouve les mêmes couches que précédemment mais d'une manière concentrique. C'est la structure de la plupart des lichens fruticuleux. Le cortex inférieur fait défaut (*Ramalina...*) ou est remplacé par un cordon axial (*Usnea*).

*** La symbiose lichénique permet la biosynthèse de nouvelles substances appelées acides lichéniques.**

À partir des éléments glucidiques produits par le photosymbiote, le mycosymbiote synthétise une très grande quantité (de l'ordre du millier) de constituants nouveaux. Ces molécules sont hydrophobes et possèdent dans leur structure chimique en général un noyau aromatique.

Ces composés extracellulaires sont localisés essentiellement dans la médulle et le cortex du thalle lichénique et sont absolument spécifiques, rencontrés seulement chez les lichens.

Les fonctions de ces acides lichéniques sont diversifiées :

- *Conversion dans le cortex du mycosymbiote des radiations lumineuses en longueurs d'onde utilisables pour la photosynthèse réalisée par le photosymbiote.
- *Protection de l'algue par le cortex du mycosymbiote contre un ensoleillement trop intense.
- *Chélation de métaux lourds comme le plomb et de substances radioactives (Césium 137).
- *Protection contre les herbivores par élaborations de substances toxiques.

Ces substances lichéniques ont aussi d'importantes propriétés pharmacologiques (anti-inflammatoire, antibiotique, antitumorale) dont l'intérêt scientifique et médical est d'un grand avenir.

*** La symbiose lichénique permet l'assimilation de l'azote atmosphérique nécessaire pour la synthèse d'acides aminés.**

Les enzymes du catabolisme des glucides (photosymbiote) et de la synthèse des acides lichéniques (mycosymbiote), les protéines de structure, les bases puriques et pyrimidiques des acides nucléiques, les noyaux tétrapyrroliques de la chlorophylle ont tous pour origine des acides aminés, c'est-à-dire des molécules contenant de l'azote.

Le processus biochimique de fixation de l'azote atmosphérique est dû à une enzyme appelée nitrogénase, qui permet de produire à partir de N_2 et des donneurs de protons (H^+) l'ion ammonium NH_4^+ .

Deux cas se présentent :

- **Chez les cyanolichens**, le métabolisme de l'azote atmosphérique se fait chez les cyanobactéries dans des cellules particulières appelées hétérocystes qui fonctionnent en anaérobiose. L'ion NH_4^+ est fixé sous forme de glutamine et par la suite métabolisé en glutamate. Par transamination du NH_2 du glutamate sur différents acides α -cétoniques se formeront les acides aminés. Ainsi l'alanine provient par transamination du pyruvate, l'aspartate de l'oxaloacétate, etc. Ces acides aminés sont en grande partie transférés aux cellules de la cyanobactérie non hétérocystes et au mycosymbiote.
- **Chez les chlorolichens**, les recherches de ces dernières années ont montré que des bactéries étaient présentes dans le thalle lichénique et permettaient ainsi au lichen dont le photosymbiote est une algue verte d'incorporer de l'azote. Ces bactéries non cultivables sont un embranchement (clade) au sein des Alphaprotéobactéries. La présence de la lignée Rhizobiales, bactéries fixatrices d'azote, a été mise en

évidence par des techniques modernes de biologie moléculaire. Le gène *nif* (*nitrogen fixation*) codant pour la nitrogénase a été retrouvé chez certains chlorolichens.

*** La symbiose lichénique engendre une nouvelle unité pérenne.**

*Les lichens ont une longue durée de vie (plusieurs siècles pour des lichens crustacés comme les *Aspicilia*).

*La croissance des lichens est extrêmement lente, variant selon les genres et les conditions climatiques, tout au plus quelques millimètres par an pour les jeunes lichens les premières années ; et, à maturité, la croissance se ralentit.

*Les lichens présentent le phénomène de reviviscence (capacité de passer rapidement, réversiblement et répétitivement de l'état sec à l'état hydraté).

*Les lichens, pour certains, peuvent supporter des températures extrêmes (- 40° à + 70°C).

*Les lichens sont présents dans tous les milieux, depuis les roches des bords de mer, en passant par les déserts, jusqu'au sommet des montagnes. On les rencontre sur les rochers, sur l'écorce des arbres, sur le bois, sur la terre, sur les mousses, voire sur d'autres lichens et toutes sortes de supports créés par l'homme.

*** La symbiose lichénique peut se reproduire.**

La reproduction des lichens permet à ces derniers de coloniser de nouveaux milieux.

Il existe deux modes de reproduction, végétative et sexuée.

- La reproduction végétative par dissémination du complexe lichénique :

Des structures organisées contenant l'algue et le champignon se forment au niveau du thalle (les soralies et les isidies). Les **soralies**, qui sont des déchirures du thalle, laissent échapper des granules appelés **sorédies** contenant l'algue et le champignon ; ces sorédies peuvent être disséminées par le vent, la pluie, les insectes, les animaux, l'homme. Les **isidies**, qui sont des excroissances du thalle, se rompent aisément et sont disséminées, quoique moins facilement que les sorédies. En outre, les isidies augmentent de manière souvent significative la surface photosynthétisante du thalle.

Si les conditions sont favorables, isidies et sorédies seront à l'origine de nouveaux thalles, contenant algue et champignon

- La reproduction sexuée par production de spores par le champignon :

La reproduction sexuée des lichens est complexe et aboutit à la formation de spores après une méiose dans des organes du champignon appelés ascomes. Ces ascomes peuvent être en forme de coupes (apothécies), en forme de petits bâtonnets ressemblant à des caractères d'écriture chinoise (lirelles) ou en forme de petites sphères ou poires enfoncées dans le thalle (périthèces).

Les spores présentes dans les asques sont libérées dans le milieu et, lorsque les conditions sont favorables, elles donnent des hyphes qui doivent rencontrer une algue libre pour édifier un nouveau thalle lichénique.

En conclusion le lichen correspond bien à la définition d'une symbiose :

« Existence simultanée, associée, durable et reproductrice de deux ou plusieurs organismes qui vivent et se développent dans les mêmes conditions avec un bénéfice pour chacun d'eux ».

Henri des ABBAYES a écrit : « Le lichen n'est pas une algue et un champignon, mais une véritable unité nouvelle, un être nouveau ».

Des organes chimériques : les mycorhizes

Les **endomycorhizes arbusculaires** constituent le type de symbiose entre les plantes et les champignons le plus ancien et le plus fréquent, concernant 80% des plantes actuelles connues, soit de l'ordre de 400 000 espèces. Le mycélium pénètre entre les cellules du cortex des racines ou franchit les parois de ces cellules en repoussant leur plasmalemme sans le traverser. Ces mycorhizes se caractérisent par la présence d'arbuscules intracellulaires (rappelant un petit arbre) qui sont un lieu d'échange entre la plante hôte et le champignon. Le champignon concerné est un glomérormycète (hyphes non cloisonnées, colonisant les premières plantes terrestres il y a 400 à 500 millions d'années).

Par photosynthèse la plante apporte au champignon des sucres (hexoses) que le champignon ne peut synthétiser par absence de chlorophylle. En retour la plante reçoit du champignon de l'eau et des sels minéraux (phosphates, nitrates) et d'autres éléments tels le soufre, le fer, le cuivre...

Grâce à la grande prolifération du mycélium, un grand volume du sol est exploitable (mycorhizosphère).

Les plantes concernées par ces endomycorhizes arbusculaires sont des *Poaceae* (graminées des prairies naturelles et graminées cultivées - blé, seigle, maïs, riz...), des *Fabaceae* (haricot, pois, lentilles, fèves...), divers légumes (pommes de terre, oignons, tomates...) ou plantes et arbustes fruitiers (fraisiers, framboisiers, groseilliers, mûriers...).

Les **ectomycorhizes** concernent essentiellement les plantes ligneuses à longue durée de vie et formant du bois. Il s'agit d'arbres : Pinacées (pins, épicéas, sapins, cèdres...), Fagacées (hêtres, chênes, châtaigniers), Bétulacées (bouleaux, charmes, aulnes...) et d'autres espèces. Les champignons ectomycorhiziens sont des Basidiomycètes et des Ascomycètes bien connus dans nos forêts (bolets, russules, lactaires, cortinaires, amanites, truffes, etc.).

La symbiose ectomycorhizienne ne présente pas de mycélium à l'intérieur des racines de l'arbre. Les hyphes du champignon forment un manchon autour des radicelles et pénètrent entre les cellules du cortex de ces dernières pour former le réseau de Hartig. Les contacts entre les racines et les hyphes sont dues à des molécules appelées lectines.

Au cours de cette symbiose ectomycorhizienne, le champignon apporte de l'eau et des sels minéraux à la plante, et la plante - grâce à la synthèse chlorophyllienne - apporte au champignon - qui ne possède pas de chlorophylle - des sucres (glucose et fructose, produits d'hydrolyse du saccharose formé dans les feuilles et apporté par le phloème, tissu conducteur de la sève. L'azote et le phosphore sont fournis par le champignon à la plante par le biais des nitrates et phosphates organiques et minéraux du sol.

Il n'existe pas d'arbres sans la présence de champignons. Il est démontré que le système racinaire de chaque arbre est associé à plusieurs espèces de champignons.

Des cellules chimériques, les nodosités des légumineuses et les coraux

Les **nodosités des Légumineuses** sont formées de cellules chimériques résultant d'une symbiose (endocytobiose) entre les racines des légumineuses et des bactéries appelées bactéroïdes. Ces bactéroïdes colonisent seulement certaines cellules des légumineuses en formant des **nodules** visibles à l'œil nu.

Ces bactéroïdes possèdent une nitrogénase permettant de fixer l'azote des sols (qui est de l'azote atmosphérique) en ions NH_4^+ . À partir de cet ion ammonium, les cellules hôtes synthétisent des acides aminés qui seront transmis aux cellules ordinaires de la plante par le xylème. Le saccharose est synthétisé par les cellules non infectées (photosynthèse) et il est, par la suite, dégradé en malate et succinate. Ces diacides sont en retour fournis aux bactéroïdes pour donner, par l'intermédiaire de la chaîne respiratoire, de l'énergie sous forme d'ATP et des composés réducteurs tels le NADH_2 .

La nitrogénase fonctionne en absence d'oxygène, c'est-à-dire en anaérobiose.

La cellule infectée synthétise des nodulines et particulièrement de l'hémoglobine, appelée *leg-hémoglobine*, qui fixe de l'oxygène et distribue aux bactéroïdes juste la quantité nécessaire pour la respiration.

Ces nodosités colonisées par des bactéries diazotrophes (fixant le diazote N_2) ont une grande utilité en agronomie et sont appelées engrais vert.

Les **coraux** résultent de la symbiose d'un polype et d'une algue.

Les polypes de la famille des Cnidaires se nourrissent de petits animaux, le zooplancton, et de bactéries. Mais, du fait de la pauvreté des mers tropicales en zooplancton (Cette absence de zooplancton explique la remarquable clarté des eaux), le besoin énergétique du polype n'est couvert que pour 10% par ce mode de nutrition.

Le polype s'associe avec une algue de la famille des Xanthelles pour former une chimère symbiotique (endocytobiose).

Les Xanthelles, grâce à la lumière (qui pénètre dans ces eaux claires), utilisent le CO_2 émis par la respiration du polype et des carbonates dissous prélevés dans l'eau de mer pour synthétiser, grâce à leurs pigments chlorophylliens, des glucides qui, par la suite, seront fournis au polype. Les algues en retour consomment les déchets organiques et azotés produits par le polype. L'azote est également fourni aux Xanthelles grâce à l'urée de l'urine des poissons se nourrissant des déchets du polype. La photosynthèse produit de l'oxygène nécessaire pour la respiration du polype.

C'est le prélèvement du CO_2 par les Xanthelles qui favorise la précipitation du carbonate de calcium CO_3Ca , c'est-à-dire du calcaire qui forme le squelette du corail et donc les récifs coralliens.

Établissement de la symbiose

Comment les partenaires symbiotiques se reconnaissent-ils?

Par quels mécanismes entrent-ils en symbiose?

Ectomycorhizes

Le champignon réagit par la perception d'un signal émis en permanence par la racine de l'arbre sous forme de molécules spécifiques du type *strigolactones*, *bétaïnes* et *flavonoïdes*.

Le champignon par chimiotactisme « se déplace » à la rencontre de la racine émettrice et entre en symbiose avec elle.

Endomycorhizes

Bien que le phylum des champignons ectomycorhiziens (Basidiomycètes et Ascomycètes) soit différent de celui des champignons endomycorhiziens arbusculaires (Gloméromycètes), il a été trouvé dans les racines des plantes symbiotiques des molécules analogues permettant le chimiotactisme des hyphes du champignon.

Nodosités des Légumineuses.

De même, des molécules comparables sont impliquées dans la formation des nodosités.

Le symbiote est une bactérie de la famille des Rhizobiacées et non un champignon. Mais ce sont également des molécules spécifiques du type flavonoïde, émises par la plante, qui constituent le signal capté par la bactérie. Celle-ci réagit en synthétisant des molécules appelées *facteurs Nod* qui déclenchent la production par la plante de protéines appelées nodulines permettant l'entrée de la bactérie dans le cortex racinaire et la formation de la nodosité.

Importance et extension du phénomène de la symbiose

La symbiose joue un rôle important dans l'évolution des espèces

Lichens, ectomycorhizes, endomycorhizes arbusculaires, nodosités, coraux, ne sont que quelques exemples de symbiose.

Il en existe beaucoup d'autres, impliquant des **organismes** vivants :

- des plantes et des insectes (exemple : la pollinisation du figuier sauvage)
- des vertébrés et des bactéries (exemple : les bactéries du tube digestif)
- des insectes et des bactéries
- des insectes et des champignons (exemples : Termites et Fourmis champignonnistes)
- des plantes et des champignons (endocytobiose chez les graminées)
- etc.

Comme le dit MAYNARD-SMITH : « *Il est maintenant clair que, en assemblant des matériels génétiques d'organismes éloignés, la symbiose constitue une source d'innovation dans l'évolution qui s'additionne aux mutations* ».

Marc-André SÉLOSSE a écrit à propos des relations entre darwinisme et symbiose : « *Il n'y a en fait aucun hiatus : la symbiose accélère l'innovation évolutive, en combinant des potentialités phylogénétiquement éloignées, mais les entités obtenues restent soumises à la sélection naturelle, quelle que soit la rapidité du processus. Simplement le couple symbiotique devient une unité de sélection. Il peut être à l'origine d'une radiation d'un groupe entier* ».

Mais sur le plan évolutif, la symbiose a joué aussi un rôle considérable dans la formation même de la **cellule**. En effet, les mitochondries et les chloroplastes possèdent leur ADN propre, ce qui indique une origine exogène. On suppose que les mitochondries et les chloroplastes proviennent de la symbiose (endosymbiose) entre une cellule eucaryote et une bactérie (α protéobactérie), réalisée il y a 1,5 à 2 milliards d'années lorsque l'atmosphère primitive s'est enrichie en dioxygène. Au cours de l'évolution, la majorité des gènes de l'endosymbiose originelle aurait été perdus ou bien transférés vers le noyau de la cellule eucaryote hôte.

À l'intérieur de la cellule eucaryote, la mitochondrie et le chloroplaste possède leurs propres membranes, ce qui est un témoignage supplémentaire de l'endocytose.

La symbiose joue un rôle créateur au niveau écologique

Les lichens, par exemple, sont considérés comme des organismes symbiotiques pionniers, apparus il y a plusieurs centaines de millions d'années, qui, après avoir colonisé les terres émergées, ont créé à leur mort un terreau qui a permis l'installation des mousses, des fougères et des plantes à fleurs.

Sans les champignons ectomycorhiziens il n'y aurait pas de forêts, pas de synthèse chlorophyllienne productrice d'oxygène.

Et que serait le monde des plantes, sans les champignons endomycorhiziens ?

Comme l'a écrit Jean-Pierre GAVÉRIAUX, « *Les Gloméromycètes font partie de la biodiversité fongique du sol, ils jouent un rôle essentiel dans le fonctionnement de nos écosystèmes ; ces compagnons invisibles apportent à nombre de nos plantes, y compris de nombreuses plantes cultivées, les éléments nutritifs indispensables à leur croissance et les aident à résister aux attaques des divers organismes pathogènes ou aux stress environnementaux.*

Ils peuvent être qualifiés de biofertilisants et bioprotecteurs.

Leur étude doit être valorisée dans le but de diminuer les apports en eau et en engrais chimiques ».

CONCLUSION

En associant étroitement des organismes génétiquement éloignés, la symbiose joue un rôle important dans l'évolution des espèces et la colonisation des milieux.

Bibliographie (essentiellement sur la symbiose lichénique)

Ouvrages

AHMADJIAN, V., 1993. - *The lichen symbiosis*. New York, John Wiley and Sons.

De REVIERS B., 2003. - *Biology et phylogénie des algues* T. 2 Ed. Belin.

GARBAYE J., 2013. - *La symbiose mycorhizienne* Ed. Quae.

GUIGNARD J.-L., 1996. - *Biochimie végétale*, Ed. Masson.

LECOINTRE G. et LE GUYADER H., 2001 et 2013. - *Classification phylogénétique du vivant*, Ed. Belin.

MARGULIS L., 1993. - *Symbiosis in cell evolution*. 2nd Ed. Freeman, New-York.

MAYNARD SMITH J., 1992. - *The theory of evolution* ; Middlesex, 336 p.

NASH III T.H., 2008. - *Lichen biology*, Ed. Cambridge Univ.

SAUVION N, CALATAYUD P-A, THIERY D, MARION-POLL, 2013. - *Interactions insectes-Plantes*, Ed. Quae.

SÉLOSSE M.A., 2005. - *La symbiose*, Ed. Vuibert.

TEUVO A. et al., 2007 - *Nordic Lichen Flora*, vol.3 Cyanolichens, Ed. Uppsala Univ.

VAN HALUWYN C. et LEROND M., 1993. - *Guide des Lichens* Paris, Lechevalier.

Articles

- BATES S.T. *et al.*, 2011. - Bacterial communities associated with the Lichen Symbiosis Applied and Environment, *Microbiology*, vol.77, n°4 : 1309-1314
- ENGLER R. et LACOUX D., 2009. - Le thalle lichénique *Bull. Ass. Fr. Lichénologie* vol. 34, fasc. 1 : 20-26
- ENGLER R., 2013. - Lichens et azote atmosphérique *Bull. Ass. Fr. Lichénologie* vol. 38, fasc. 1 : 136-139
- GAVÉRIAUX J.-P., 2006. - Les lichens et l'évolution de la classification des êtres vivants. *Bull. Ass. Fr. Lichénologie* vol. 31, fasc. 2 : 65-74
- GAVÉRIAUX J.-P., 2102. - Les Glomeromycota *Bull.Soc.Mycol.Nord Fr.* 92 : 01-17
- GRUBE M. et al (2009) Specificity structural and functional diversity of bacterial communities in lichen symbiosis *The ISME Journal*, 3 : 1105-1115
- HODKINSON B.P. and LUTZONI F., 2009. - A microbiotic survey of lichens associated bacterial reveals anew lineage from Rhizobiales *Symbiosis* 49 : 163-180
- HONEGGER R. (1991) *Functional aspects of the lichen symbiosis*. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42 : 553-578
- HUNECK S., 1999. - The significance of lichens and their metabolites *Naturwissenschaften* 86 : 559- 570
- LAWREY J.D., 1986. - Biological role of lichen substances, *The Bryologist* 89 (2) : 111-122
- QUIOT J.B., 2013. - Lichens et Bactéries. *Bull. Ass. Fr. Lichénologie* vol. 38, fasc. 1 : 40-46.

En dehors de la symbiose lichénique, le texte de cette revue générale est inspiré des conférences de Marc André SÉLOSSE et de son livre : LA SYMBIOSE (Ed. Vuibert).