

Association
Française
de Lichénologie

UNIVERSITE
JOSEPH FOURIER
SCIENCES TECHNOLOGIE, MEDICINE



**ASSOCIATION FRANCAISE DE LICHENOLOGIE
LABORATOIRE ECE CENTRE DE BIOLOGIE ALPINE
UJF GRENOBLE I
VILLE DE GRENOBLE**

**COLLOQUE LICHENS ET ENVIRONNEMENT :
COLONISATION DE MILIEUX NATURELS ET PERTURBES"**

Grenoble, Jeudi 19 et Vendredi 20 Mai 1994

**Université Joseph Fourier Grenoble I Centre de Biologie Alpine
Laboratoire Ecosystèmes et Changements Environnementaux
Domaine Universitaire de Saint Martin d'Hères
38041 Grenoble Cedex-France**

Organisation et édition : Juliette ASTA



**L'Association Française de Lichénologie
adresse ses plus vifs remerciements à**

La Ville de Grenoble

**l'Université Joseph Fourier Grenoble I
pour leur soutien matériel et financier**

LISTE DES PARTICIPANTS

ASTA Juliette
Centre de Biologie Alpine BP 53X
F - 38041 GRENOBLE Cedex

AVNAIM Monique
53 Boulevard de Reuilly
F-75012 PARIS

BACHEREAU
Centre de Biologie Alpine BP 53X
F - 38041 GRENOBLE Cedex

BEGUINOT Jean-Paul
12 rue des Pyrénées
F - 71200 LE CREUSOT

BLIGNY Richard
Laboratoire de Physiologie Cel. Végétale
17 rue des Martyrs
F - 38054 GRENOBLE Cedex 09

BLUSSON Jean-Paul et Madame
Les Reys
F - 73250 SAINT JEAN DE LA PORTE

COURTOIS Florence
Laboratoire de Physiologie Cel. Végétale
17 rue des Martyrs
F - 38054 GRENOBLE Cedex 09

CUNY Damien
Laboratoire de Botanique
Faculté de Pharmacie BP 83
F - 59006 LILLE Cedex

DELCROS Philippe
CEMAGREF, Grenoble, division ENP
Domaine Universitaire BP 76
F - 48402 SAINT MARTIN D'HERES Cedex

DELVALLE Véronique
Laboratoire de Cryptogamie PARIS VI
7 Quai Saint Bernard
F - 75252 PARIS Cedex 05

EDOUARD Jean-Louis
Institut de Géographie Alpine
17 rue Maurice Gignoux
F - 38041 GRENOBLE Cedex

GALSOMIES Laurence
INRA, Route de Saint-Cyr
F - 78026 VERSAILLES Cedex

JACQUIOT Laurent
45 Rue du Berry
F - 01000 BOURG EN BRESSE

LETROUT Marie-Agnès
Laboratoire de Cryptogamie PARIS VI
7 Quai Saint Bernard
F - 75252 PARIS Cedex 05

MANNEVILLE Olivier
Centre de Biologie Alpine BP 53 X
F - 38041 GRENOBLE Cedex

MARIGO Gérard
Centre de Biologie Alpine BP 53 X
F - 38041 GRENOBLE Cedex

MARCOUX Nancy
Institut de Géographie Alpine
17 rue Maurice Gignoux
F - 38041 GRENOBLE Cedex

RICHARD Lucien
Centre de Biologie Alpine BP 53
F - 38041 GRENOBLE Cedex

RUOSS Engelbert
Natur Museum
Kasernenplatz 6
CH-6003 LUZERN

SELOSSE Marc-André
6771 Avenue Philippe Auguste
F - 75011 PARIS

SHULLER Jeanne
Centre de Biologie Alpine BP 53 X
F - 38041 GRENOBLE Cedex

SOUCHIER Bernard
Centre de Biologie Alpine BP 53 X
F - 38041 GRENOBLE Cedex

STOCKER-WÖRGÖTTER Elfie
Institut für Pflanzenphysiologie Univ. Salzburg Hellbrunner
Str. 34
A -5020 SALZBURG

THOMAS André
Institut de Géographie Alpine
17 rue Maurice Gignoux
F - 38041 GRENOBLE Cedex

VAN HALUWYN Chantal
Laboratoire de Botanique
Faculté de Pharmacie BP 53
F-59006 LILLE Cedex

EXCUSES : AHTI Teuvo, BOISSIERE Marie-Claude, DANIELS Fred, HASTINGS Gisèle, SEAWARD Mark R.D., SERUSIAUX Emmanuel

SOMMAIRE

COMMUNICATIONS

SELOSSE M.A. & LE TACON F. - Les stratégies symbiotiques de conquête du milieu terrestre par les végétaux.....	7
STOCKER - WÖRGÖTTER E. - Thallus formation and morphogenesis of selected alpine cyanobacterial and "green" <i>Peltigera</i> species (photosymbiodemes) in laboratory culture (resynthesis experiments, culture of vegetative diaspores and thallus fragments).....	13
LETROUT-GALINOU M.A., ASTA J. & AVMAIM M. - Morphogenèse du thalles de quelques lichens, rôle de la marge et de l'hypothalle.....	21
ASTA J. & SOUCHIER B. - Lichens et pédogenèse : dynamique de la végétation et études micromorphologiques de l'interface lichen-sol.....	29
GALSOMIES L., ROBERT M. & ORIAL G. - Interaction lichen-roche sur monument historique en granit.....	35
BEGUINOT J. - Brève introduction au langage de la micro-phytosociologie.....	43
BEGUINOT J. - La colonisation bryo-lichénique corticole comme révélateur de l'évolution physico-chimique des écorces. Etude de la sensibilité de la méthode.....	45
BEGUINOT J. - Suggestions méthodologiques pour le calcul des affinités écologiques des espèces à partir de leurs fréquences de colonisation.....	49
BACHEREAU F. & ASTA J. - Modes d'échanges ioniques à l'interface lichens-eau de pluie : protocole expérimental et premières expériences.....	53
BACHEREAU F. & ASTA J. - Les lichens, modèles d'étude des effets du rayonnement solaire (visible et UV) : aspects méthodologiques.....	65
DELCROS P., ASTA, J. & BRUN J.J. - Utilisation d'un système d'information géographique pour l'analyse de la dynamique spatiale des lichens.....	69
LETROUT-GALINOU M.A., FREDON F., DELVALLE V. & AVNAIM M. - Recolonisation des troncs d'arbres par les lichens à Paris (1991).....	81
ASTA J. & ROLLEY F. - Biodiversité et bioindication lichénique : qualité de l'air dans l'agglomération grenobloise.....	121

RESUMES DES POSTERS

STOCKER - WÖRGÖTTER E. - Laboratory cultures of lichens : thallus formation of <i>Cladonia fimbriata</i> from soredia and <i>Cl. furcata</i> from tissue fragments.....	129
ASTA J., JUGE C., GOUT E. & BLIGNY R. - Lichens : models to study the adaptation to extreme high mountain environment.....	131
ASTA J. - Lichens et colonisation.....	133
ASTA J. LETROUT M.A. & WAGNER J. - Colonisation de quartzites en milieu alpin par <i>Rhizocarpon geographicum</i> (L.) DC, lichen crustacé saxicole.....	135
ASTA J., BELANDRIA G. & LEGRAND I. - Lichens et écorces, bioindicateurs de pollution atmosphérique dans la région Rhône-Alpes.....	137
DERUELLE S., GUILLOUX F. & LETROUT M.A. - Enjeux et perspectives de l'utilisation des lichens pour la surveillance de la qualité de l'air : trois exemples dans le Bassin Parisien.....	139

LES STRATEGIES SYMBIOTIQUES DE CONQUETE DU MILIEU TERRESTRE PAR LES VEGETAUX

M.-A. SELOSSE et F. LE TACON

Equipe de Microbiologie Forestière
INRA, Centre de Nancy
54280 CHAMPENOUX

INTRODUCTION

Les principaux groupes de phototrophes pour le carbone, procaryotes ou eucaryotes, sont apparus en milieu marin. Lorsqu'ils ont conquis le milieu terrestre, à des époques diverses, ils ont été confrontés à des contraintes nouvelles et variées, nécessitant plusieurs adaptations simultanées. Nous nous proposons d'analyser ici le rôle des symbioses mutualistes dans la conquête du milieu terrestre et la diversification ultérieure des phototrophes au cours des temps géologiques. Nous illustrerons ce propos par deux constats :

1. de telles associations sont actuellement la règle générale en milieu terrestre pour tous les groupes de phototrophes (Algues, Archégoniotes,...) ;

2. ces associations, indépendantes phylogénétiquement, sont anciennes, voire contemporaines de la sortie des eaux des groupes concernés.

Nous tenterons d'expliquer en conclusion le rôle de ces associations et le "saut évolutif" que représente leur mise en place. (Une version détaillée de cette revue est parue après le colloque dans *Cryptogamie-Mycologie*, 16(3), 141-183 (1995), mais le texte présent a été remis à jour en septembre 1996, en vue de la parution des actes du colloque.)

PREMIER CONSTAT : GENERALITE DES ASSOCIATIONS VEGETAUX - CHAMPIGNONS EN MILIEU TERRESTRE

Les microalgues et leurs formes lichénisées

Les microalgues sont les algues microscopiques, unicellulaires ou filamenteuses, procaryotes ou eucaryotes, qui vivent en milieu aérien. Ce sont, essentiellement, des Cyanophytes ("Cyanobactéries") et des Chlorophytes (Tchermak-Woess, 1988). Certaines colonisent le milieu terrestre à l'état aposymbiotique, mais d'autres sont associées à des champignons pour former des lichens. Ces associations font intervenir des Ascomycètes (la plupart des cas) et des Basidiomycètes (2% des lichens). Dans cette association mutualiste, les capacités des partenaires sont "dopées" : le thalle, par exemple, est un stroma fongique, très différencié chez les lichens à thalle hétéromère (Honegger, 1993). L'amplitude écologique des partenaires se trouve aussi accrue, et les lichens colonisent des zones soumises à des conditions climatiques extrêmes, là où les autres végétaux terrestres atteignent leurs limites physiologiques (Topham, 1977).

Les lichens sont à la fois un succès évolutif, en raison de leur succès dans des conditions hostiles, et une impasse évolutive : en particulier, sur le plan morphogénétique, la stratégie poikilohydrique adoptée par ces organismes et les faux tissus du partenaire fongique limitent la complexification morphologique, et le plan d'organisation reste thallophytique.

Les macroalgues et le cas des mycophycobioses

Les macroalgues se rattachent aux Rhodophytes, aux Chlorophytes et aux Phéophytes : elles sont, par opposition aux précédentes, pluricellulaires et parenchymateuses. Certaines supportent une émergence prolongée qui en fait des végétaux sub-terrestres : ce sont les macroalgues de la zone intertidale. Quelques algues de la zone intertidale abritent des endophytes - c'est par exemple le cas d'*Ascophyllum nodosum* qui abrite un ascomycète, *Mycosphaerella ascophylli*. Le champignon est extracellulaire, utilise les polysaccharides et la biotine de l'algue, et fructifie dans les réceptacles de celle-ci (Kohlmeyer et Kohlmeyer, 1972, Fries, 1979). L'algue peut être cultivée axéniquement *in vitro* sans variation morphologique notable (Fries, 1988) : mais, sur le terrain, tous les thalles de plus d'un an présentent l'endophyte (Webber, 1967). D'autres algues possèdent des associations avec des Ascomycètes marins : des Rhodophytes, mais aussi des Chlorophytes (*Blidingia*, *Prasiola*... : Kohlmeyer et Kohlmeyer, 1979). Le rôle du partenaire fongique n'est pas évident, mais il pourrait être lié aux transferts de minéraux au sein du thalle, à un effet répulsif sur les herbivores et, surtout, à la résistance à la dessiccation (Kohlmeyer et Kohlmeyer, 1979). A l'appui de ce dernier point, des modifications du métabolisme des polyols ont été observées sur *P. canaliculata*, entre l'état axénique et l'état naturel, infecté par *M. ascophylli* (Kingham et Evans, 1986).

Qu'on y reconnaisse un "parasitisme sans symptôme" (Lewis, 1973) ou un mutualisme, de telles associations semblent fréquentes en zone intertidale. Kohlmeyer et Kohlmeyer (1972) ont proposé de les appeler "mycophycobioses". A la différence

des lichens, les mycophycobioses ont l'allure du partenaire algal, qui reste fertile (voir tableau 1). Ces associations paraissent moins coévoluées que les lichens, car elles ne présentent ni multiplication asexuée conjointe des partenaires, ni équivalent des acides lichéniques.

Les Bryophytes sont mutualistes ou non

Anthocérotes et Hépatiques présentent souvent des associations avec des partenaires fongiques : l'organe mixte formé est alors appelé mycothalle. Les partenaires des Anthocérotes seraient proches des champignons responsables des endomycorrhizes vésiculo-arbusculaires (Glomales ; Ligrone, 1988). Le tableau est plus complexe chez les Hépatiques (Pocock et Duckett, 1985a, Boullard, 1988) : les Marchantiales et les Metzgeriales adoptent des partenaires non septés, formant des arbuscules intracellulaires, proches des Glomales. Les Jungermaniales présentent des partenaires à hyphes septés, sans boucle, formant des pelotons intracellulaires qui rappellent les endomycorrhizes des *Orchidaceae*. Enfin, trois familles (*Lepidoziaceae*, *Calypogeiaceae* et *Cephaloziaceae*) possèdent des rhizoïdes renflés envahis par des champignons ascomycètes, probablement responsables de l'exploitation de la matière organique alentour pour le compte de l'association (Pocock et Duckett, 1985b, Duckett et Read, 1991).

En revanche, les mousses ne présentent aucun partenaire fongique dont on puisse supposer qu'il soit mutualiste. Ceci souligne bien le lien entre la présence du partenaire fongique et l'émergence d'une stratégie homéohydrique chez les Archégoniates. Les Hépatiques, à thalles massifs, pourvues d'une cuticule et de stomates rudimentaires, présentent de telles associations. Les Mousses, plus nettement poïkilohydriques, n'ont pas de partenaire. Les Trachéophytes, qui adoptent dans leur ensemble une stratégie homéohydrique, sont pratiquement tous pourvus de partenaires fongiques, comme nous allons le voir. Affranchies des contraintes liées à la poïkilohydrie (et, de plus, dotées d'un cycle diplophasique mieux à même d'exploiter le brassage génétique de la fécondation), les Trachéophytes vont connaître en milieu terrestre un réel succès écologique et évolutif.

Les Trachéophytes sont mutualistes dans leur ensemble

Les Ptéridophytes sont mutualistes dans leur ensemble, comme l'a montré la très belle et très complète étude de Boullard (1979) : leurs partenaires sont septés ou non, généralement intracellulaires. Harley et Harley (1987) identifient des partenaires fongiques dans 70% des Ptéridophytes de la flore anglaise. Les gamétophytes peuvent être atteints (mycothalles), comme les rhizomes (mycorrhizomes) et les racines (mycorrhizes) du sporophyte ; la régularité de l'infection varie selon les familles : elle est absente des formes aquatiques, ce qui confirme le lien entre milieu terrestre et présence d'un partenaire fongique. On notera aussi l'existence d'un partenaire non septé dans le sporophyte et le gamétophyte de *Psilotum nudum* (Peterson *et al.*, 1981), parfois considéré comme un Trachéophyte primitif.

Les Préspermaphytes et les Spermaphytes sont également concernés : Harley et Harley (1987) rapportent que 100% des Gymnospermes et 80% des Angiospermes de la flore anglaise forment des mycorrhizes. D'autres associations, comme les mycophylles (Carroll, 1988) ou l'endophytisme chez les *Poaceae* (Scott et Schardl, 1993), seraient aussi fréquentes, quoique mal connues, chez ces végétaux. Le type le plus répandu est l'endomycorhize de type vésiculo-arbusculaire (Harley et Harley, 1987), déjà entrevu chez les Archégoniates inférieures : le champignon, non septé, appartient à l'ordre des Glomales, dont la position systématique reste discutée. Il forme des arbuscules intracellulaires et des vésicules inter- ou intra-cellulaires, et aurait un rôle trophique (apport de phosphore) et phytosanitaire.

Mais d'autres types de mycorrhizes se sont développés au sein des Spermaphytes (Harley et Harley, 1987, Lewis, 1987) : l'ectomycorhize, par exemple, concerne les Spermaphytes ligneux. Dans ce cas, le champignon, un Ascomycète ou un Basidiomycète, reste extracellulaire, et forme un manchon (ou manteau) autour de la racine et un réseau (dit "de Hartig") entre les cellules corticales racinaires. Le champignon a, au sein de l'association, un rôle trophique (apport de phosphore et d'azote, à partir des formes minérales ou organiques de ces éléments) et phytosanitaire (protection contre le calcium, les agents pathogènes...). Par ailleurs, les *Orchidaceae* et les Ericales ont développé divers types d'ecto- et d'endo-mycorrhizes, dont la particularité commune est d'impliquer un ascomycète ou un basidiomycète, qui pénètre dans certaines cellules racinaires : le champignon pourvoit à l'apport phosphaté et azoté, voire carboné, de la plante.

DEUXIEME CONSTAT : POLYPHYLETISME ET ANCIENNETE DES ASSOCIATIONS VEGETAUX - CHAMPIGNONS

Les lichens, premiers colonisateurs ?

Au contraire d'une idée reçue, les lichens, potentiellement équipés pour avoir été les premiers colonisateurs du milieu terrestre, ne sont connus par des fossiles avérés qu'à partir du Tertiaire (Taylor et Taylor, 1993). Sous leur forme actuelle, ils n'ont pu être les premiers colonisateurs du milieu terrestre : certes, les Chlorophytes et les Cyanophytes existent avant l'apparition, au Silurien, d'une végétation terrestre, mais les fossiles Ascomycètes ne sont avérés qu'à partir du Carbonifère

(Stubbelfield et Taylor, 1988). Peut-on envisager que des lichens, avec un mycobionte différent, aient été les premiers colonisateurs ? Actuellement, le cas de *Geosiphon pyriforme* peut évoquer ce qu'auraient été de telles associations. Ce zygomycète (probablement un Glomale, Schüssler *et al.*, 1994) est associé à des Cyanophytes en une endosymbiose très originale, capable de fixer le diazote atmosphérique et le dioxyde de carbone (Mollenhauer et Kluge, 1994). Son ancienneté n'est pas prouvée, mais des lichens à cyanobactéries et mycobiontes non septés existèrent dès le Dévonien (Taylor *et al.*, 1995). Mais avant cette date, les traces de procaryotes phototrophes terrestres, connues dès le Précambrien, ne montrent aucun mycobionte (Horodyski et Knauth, 1994).

Il nous semble donc que l'état lichénisé est secondaire au sein des microalgues, probablement sorties des eaux à l'état aposymbiotique. Reconnu chez les Chlorophytes, les Cyanophytes, mais aussi les Xanthophytes et les Phéophytes, l'état lichénisé a été acquis de façon polyphylétique par le mycobionte également (Gargas *et al.*, 1995). L'état lichénisé semble intervenir pour beaucoup dans le succès ultérieur des microalgues en milieu terrestre, et a peut-être été décisif dans la sortie des eaux des Ascomycètes.

Les mycophycobioses récapitulent-elles l'origine des Archégoniates ?

Sous leur forme actuelle, les mycophycobioses sont polyphylétiques (on les connaît au sein des Chlorophytes, des Rhodophytes et des Phéophytes) et probablement d'origine récente, impliquant des Ascomycètes retournés à la vie aquatique (le genre *Mycosphaerella* comporte par exemple des phytoparasites terrestres). Toutefois, l'hypothèse est séduisante qu'une telle association soit à l'origine des Archégoniates (Jeffrey, 1962 ; Pirozynski et Malloch, 1975) : cette association aurait été constituée d'une charophycée (groupe de Chlorophytes, ancêtre supposé des Archégoniates) et d'un champignon non septé proche des Glomales, actuellement associés à tous les groupes d'Archégoniates. Aucun fossile ne demeure d'une telle association, même si de nombreux fossiles de végétaux terrestres primitifs, au Silurien puis au Dévonien, présentent des structures curieuses et des affiliations systématiques douteuses (Taylor et Taylor, 1993) qui laissent une place à cette hypothèse. Cette proposition reste donc purement spéculative.

Les Archégoniates sont-elles mutualistes depuis leur origine ?

Les Bryophytes ne paraissent pas non plus, contre une idée également reçue, appartenir aux premiers végétaux terrestres, puisque les premiers fossiles sont plus tardifs (fin du Silurien pour les Hépatiques, Secondaire pour les Anthocérotes) : leur état à cet époque, mutualiste ou non, est inconnu, et elles auraient grandement profité d'un couvert pré-existant de Trachéophytes (Schuster, 1981).

Le tableau est plus clair pour les Trachéophytes : si aucun endophyte n'a été décrit dans les premiers Trachéophytes connus (*Cooksonia*), les végétaux de la flore de Rhynie (écosystème lacustre du début du Dévonien) en présentent de nombreux. Boullard et Lemoigne (1971) ont reconnu des champignons formant des vésicules au sein des tissus silicifiés de *Rhynia gwynne-vaughanii* et *R. major*, que ces auteurs considèrent comme respectivement le gamétophyte et le sporophyte de la même espèce. D'après eux, il s'agirait de symbiotes mutualistes - c'est une conclusion semblable que suggère l'observation plus récente d'arbuscules très bien conservés dans le même matériel (Remy *et al.*, 1994). Sur la base d'observations nouvelles, Edwards (1986) a proposé de reclasser *Rhynia gwynne-vaughanii* dans un genre nouveau, *Aglaophyton* : pour cet auteur, cette espèce n'est pas vasculaire mais proche du stock ancestral commun aux Archégoniates (Bryophytes et Trachéophytes) dans leur ensemble. Si l'on admet cette modification, elle implique *ipso facto* de considérer l'état mutualiste comme ancestral pour les Archégoniates : c'est ce que nous proposons, par opposition aux microalgues terrestres (voir aussi Pirozynski, 1981).

Les fossiles des périodes ultérieures ne démentent pas l'importance du mutualisme au sein des Trachéophytes (Stubbelfield et Taylor, 1988) : en particulier, les premiers arbuscules sont reconnus au Trias, dans les racines d'un préspermaphyte (Stubbelfield *et al.*, 1987).

L'ancienneté des Glomales

Ce groupe, d'affinité systématique discutée, est connu dès le Dévonien, voire plus tôt, par des fossiles (Pirozynski et Dalpé, 1989, Taylor *et al.*, 1995). Il est responsable, actuellement, d'associations mutualistes avec tous les Archégoniates actuelles, hormis les Mousses. De nombreux critères (régression de la sexualité, impossibilité de les cultiver *in vitro*) laissent supposer que la biotrophie de ce groupe est ancienne. La difficulté même de les rapprocher de groupes actuels est cohérente avec l'hypothèse de fossiles vivants, préservés au sein de la niche extrêmement stable que représente l'organisme végétal.

En supposant que les Glomales appartiennent aux Zygomycètes, on a cherché à dater à l'aide d'une horloge moléculaire la divergence des Glomales d'avec les autres Zygomycètes (Simon *et al.*, 1993). La date obtenue (460 à 355 millions d'années) coïncide avec la sortie des eaux des Archégoniates. Si l'étalonnage d'une horloge moléculaire est toujours délicat, et si rien n'indique le mode de vie des ancêtres des Glomales lors de cette divergence, ces dates sont cohérentes avec l'hypothèse d'un rôle des Glomales dans l'émergence des Archégoniates. Dans tous les cas, les Glomales semblent avoir accompagné la diversification des Trachéophytes.

Récurrence du mutualisme chez les Spermaphytes

Les mycorhizes spécifiques des Spermaphytes (ectomycorhizes, endomycorhizes des Ericales et des *Orchidaceae*) sont probablement postérieures au Crétacé, où l'émergence des Angiospermes aurait permis leur apparition (Malloch *et al.*, 1980). Les ectomycorhizes seraient apparues de façon polyphylétique : elles touchent certaines Gymnospermes comme certaines Angiospermes, et impliquent des Ascomycètes comme des Basidiomycètes. Les partenaires fongiques sont proches de certains genres de saprophytes, et exploitent pour le végétal des sols assez mal minéralisés : les ectomycorhizes se seraient substituées aux endomycorhizes vésiculo-arbusculaires dans des conditions écologiques mal tolérées par ces dernières. Les mycorhizes des *Orchidaceae* et des Ericales sont également polyphylétiques : les champignons sont des Ascomycètes ou des Basidiomycètes, proches de genres parasites. L'association dériverait donc, pour ces deux groupes d'Angiospermes, d'associations hôte-parasite.

Globalement, ces associations plus récentes montrent la tendance à l'apparition du mutualisme, récurrente au cours de l'évolution des végétaux terrestres, et le remplacement progressif des partenaires non septés par des partenaires septés. Toutefois, certains Spermaphytes (Angiospermes comme les *Brassicaceae*, les *Chenopodiaceae*,...) n'ont aucun partenaire fongique : elles sont aposymbiotiques, pourvues d'abondants poils absorbants qui se substituent au symbiote (Baylis, 1972). L'évolution des Trachéophytes permet donc l'émergence de groupes complètement autonomes (Pirozynski, 1981), quoiqu'homéohydriques : leur succès reste néanmoins limité au sein des écosystèmes. Parmi les Trachéophytes, à l'inverse des microalgues, l'état aposymbiotique serait donc secondaire.

CONCLUSION : $1 + 1 > 2$

Règle générale en milieu terrestre, le mutualisme entre champignons et végétaux doit pouvoir être interprété en termes d'adaptation à la vie émergée. L'organisme phototrophe aquatique vit dans un milieu qui pourvoit à son alimentation hydrique, gazeuse, minérale et photonique. La sortie des eaux représente le passage à un milieu peu porteur, desséchant, où la présence d'eau (et donc l'apport hydrique) fluctue, où la lumière est plus riche en ultraviolets et où la température peut varier beaucoup. En quoi le mutualisme pourrait-il répondre à ces problèmes ?

L'apparition d'une association mutualiste correspond à l'émergence quasi-instantanée d'une espèce nouvelle : c'est un saut macroévolutif (Pirozynski, 1981). Cette "espèce" réunit les potentialités des deux partenaires :

- le partenaire autotrophe est déjà sélectionné pour maximiser les échanges gazeux et photoniques en milieu aquatique : ces caractéristiques, maximisant la surface d'échange, en font un bon candidat pour exploiter les ressources atmosphériques ;
- complémentairement, le champignon, par sa forme filamenteuse et la production d'exoenzymes, maximise le volume exploré et peut donc exploiter au mieux les ressources édaphiques.

Le champignon peut aussi contribuer aux transferts au sein de l'autotrophe ; ce dernier peut aussi amener les possibilités morphogénétiques liées aux parenchymes.

L'association ne se réduit pas à l'addition des potentialités préexistantes : en ce sens, l'association vaut plus que les deux partenaires isolés ($1+1>2$). De nouvelles propriétés apparaissent avec elle : l'amplitude écologique est ainsi accrue (résistance au froid et à la sécheresse des lichens, par exemple). Les partenaires se trouvent modifiés, tant au niveau morphologique (prolifération des organes colonisés, altérations morphologiques liées à des modifications hormonales) qu'au niveau biochimique. On peut illustrer ce dernier point avec l'exemple des acides lichéniques, synthétisés par le champignon lichénisé, mais uniquement en présence de l'algue : un caractère inductible, induit en permanence dans l'association, devient constitutif. Nous proposons un parallèle entre les acides lichéniques et les phytoalexines, produites par les végétaux supérieurs en réponse à des agressions, mais aussi en présence de mutualistes (Volpin *et al.*, 1994). Comme les acides lichéniques, ces substances ont été impliquées dans la détoxification des ultraviolets : la stimulation du métabolisme des produits de la phénylalanine ammonio-lyase par le champignon a pu jouer un rôle dans l'adaptation aux conditions photoniques du milieu aérien. Plus tard, elle a pu jouer un rôle dans l'apparition de la lignine. Globalement, en induisant un état de stress peu spécifique chez son partenaire, le champignon le prépare à affronter le milieu terrestre.

L'approche classique des végétaux terrestres, étudiés comme aposymbiotiques, a longtemps caché leur nature mutualiste, et a conduit à sous-estimer l'importance des champignons dans la vie en milieu terrestre. Par provocation, on est tenté d'écrire... que la majorité des Archégoniates terrestres sont des lichens, dont l'algue est pluricellulaire, et occupe la partie aérienne et visible.

REMERCIEMENTS : Nous tenons à remercier B. Boulard, R. Honegger et J. Kohlmeyer pour les documents et les indications qu'ils nous ont fait parvenir, ainsi que J. Asta, J. Cabioch, J.C. Leclerc et toute l'équipe du laboratoire de Microbiologie Forestière de l'INRA à Nancy pour les riches discussions que nous avons eues avec eux sur ce sujet.

BIBLIOGRAPHIE

- BAYLIS G.T.S., 1972 - Fungi, phosphorus and the evolution of root systems. *Search*, 3(7), 257-258.
- BOULLARD B., 1979 - Considérations sur la symbiose fongique chez les Ptéridophytes. *Syllogeus*, 19, 1-58.
- BOULLARD B., 1988 - Observations on the coevolution of fungi with hepatics In : *Coevolution of fungi with plants and animals*, K.A. Pirozynski et D.L. Hawksworth ed., Academic Press, London, 107-124.
- BOULLARD B. & LEMOIGNE Y., 1971 - Les champignons endophytes du *Rhynia Gwynne-Vaughanii* : étude morphologique et déductions sur leur biologie. *Le Botaniste ser. LIV* (1-6) : 49-89.
- CAROLL G., 1988 - Fungal endophytes in stems and leaves : from latent pathogen to mutualistic symbiont. *Ecology*, 69, 2-9.
- DUCKETT J.G. & READ D.J., 1991 - The use of the fluorescent dye, 3,3' dihexyloxycarbocyanine iodide, for selective staining of ascomycetes fungi associated with liverwort rhizoids and ericoid mycorrhizal roots. *New Phytol.*, 118 : 259-272.
- EDWARDS D.S., 1986 - *Aglaophyton major*, a non-vascular land-plant from the devonian Rhynie chert. *Bot. J. Linn. Soc.*, 93, 173-204.
- FRIES L., 1988 - *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyta) in axenic culture and its response to the endophytic fungus *Mycosphaerella ascophylli* and epiphytic bacteria. *J. Phycol.* 24, 333-337.
- FRIES N., 1979 - Physiological characteristics of *Mycosphaerella ascophylli*, a fungal endophyte of the marine brown alga *Ascophyllum nodosum*. *Physiol. Plant.* 45, 117-121.
- GARGAS A., DEPRIEST P.T., GRUBE M. & TEHLER A., 1995 - Multiple origins of lichen symbioses in fungi suggested by SSU rDNA phylogeny. *Science*, 268, 1492-1495.
- HARLEY J.L. & HARLEY E.L., 1987 - A check-list of mycorrhiza in the british flora. *New Phytol.* (suppl.), 105, 1-102.
- HONEGGER R., 1993. Developmental biology of lichens. *New Phytol.*, 125, 659-678.
- HORODYSKI R.J. & KNAUTH L.P., 1994 - Life on land in the Precambrian. *Science*, 263, 494-498.
- JEFFREY C., 1962 - The origin and differentiation of the Archegoniate land-plants. *Bot. Not.*, 115, 446-454.
- KINGHAM D.L. & EVANS L.V., 1986 - The *Pelvetia-Mycosphaerella* interrelationship In : *The biology of marine fungi*, S.T. Moss ed. Cambridge University Press, Cambridge, 177-187.
- KOHLMEYER J. & KOHLMEYER E., 1972 *nodosum* lichenised? *Bot. Mar.*, 15, 109-112.
- KOHLMEYER J. & KOHLMEYER E., 1979 - *Marine mycology : the higher fungi*. Academic Press, N. Y.
- LEWIS D.H., 1973 - Concepts in fungal nutrition and the origin of biotrophy. *Biol. Rev.*, 48, 261-278.
- LEWIS D.H., 1987 - Evolutionary aspects of mutualistic associations between fungi and photosynthetic organisms In : *Evolutionary biology of the fungi*, Rayner A.D.M., Brasier C.M. et Moore D.M. ed., Cambridge University Press, Cambridge, 161-178.
- LIGRONE R., 1988 - Ultrastructure of a fungal endophyte in *Phaeoceros laevis* (L.) Prosk. (Anthocerotophyta). *Bot. Gaz.*, 149 (1), 92-100.
- MALLOCH D.W., PIROZYNSKI K.A. & RAVEN P.H., 1980 - Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbioses in vascular plants (a review). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 77, 2113-2118.
- MOLLENHAUER D. & KLUGE M., 1994 - *Geosiphon pyriforme*. *Endocytobiosis & Cell Res.*, 10, 29-34.
- PETERSON R.L., HOWARTH M.J. & WHITTIER D.P., 1981 - Interactions between a fungal endophyte and gametophyte cells in *Psilotum nudum*. *Can J. Bot.*, 59, 711-720.
- PIROZYNSKI K.A., 1981 - Interactions between fungi and plants through the ages. *Can. J. Bot.*, 59, 1824-1827.
- PIROZYNSKI K.A. & DALPE Y., 1989 - Geological history of the *glomaceae* with particular reference to mycorrhizal symbiosis. *Symbiosis*, 7, 1-36.
- PIROZYNSKI K.A. & MALLOCH D.W., 1975 - The origin of land plants : a matter of mycotrophism. *Biosystems*, 6, 153-164
- POCOCK K. & DUCKETT J.G., 1985a - Fungi in hepatics. *Bryol. Times*, 31, 2-3.
- POCOCK K. & DUCKETT J.G., 1985b - On the occurrence of branched and swollen rhizoids in british hepatics : their relationships with the substratum and associations with fungi. *New Phytol.*, 99, 281-304.
- REMY W., TAYLOR T.N., HASS H. & KERP H., 1994 - Four-hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 91, 11841-11843.
- SCHUSSLER A., MOLLENHAUER D., SCHNEPF E. & KLUGE M., 1994 - *Geosiphon pyriforme*, an endosymbiotic association of fungus and cyanobacteria : the spore structure resembles that of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi. *Bot. Acta*, 107, 36-45.
- SCHUSTER R.M., 1981 - Paleocology, origin, distribution through time and evolution of Hepaticae and Anthocerotae In : *Paleobotany, paleoecology and evolution*, vol. 2, K.J. Niklas ed., Praeger, New York, 129-191.
- SCOTT B. & SCHARDL C., 1993 - Fungal symbionts of grasses : evolutionary insights and agricultural potential. *Trends in Microbiology*, 1(5), 196-200.
- SIMON L., BOUSQUET J., LEVESQUE R.C. & LALONDE M., 1993 - Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular plants. *Nature*, 363, 67-69.
- STUBBLEFIELD S. & TAYLOR T.N., 1988 - Recent advances in palaeomycology. *New Phytol.*, 108, 3-25.
- STUBBLEFIELD S.P., TAYLOR T.N. & TRAPPE J.M., 1987 - Fossil mycorrhizae : a case for symbiosis. *Science*, 237, 59-60.
- TAYLOR T.N., HASS H., REMY W. & KERP H., 1995 - The oldest fossil lichen. *Nature*, 378, 244.

- TAYLOR T.N & TAYLOR E.L., 1993 - *The biology and evolution of fossil plants*. Prentice Hall, Englewood Cliffs (New Jersey).
- TSCHERMAK-WOESS E., 1988 - The algal partner In : *Handbook of lichenology*, M. Galun ed., CRC Press Boca Raton, 39-92.
- TOPHAM P.B., 1977 - Colonization, growth, succession and competition In : *Lichen ecology*, M.R.D. Seawards ed., Academic Press, London, 31-68.
- VOLPIN H., ELKIND Y., OKON Y. & KAPULNIK Y., 1994 - A vesicular arbuscular mycorrhizal fungus (*Glomus intraradix*) induces a defense response in alfalfa roots. *Plant Physiol.*, 104, 683-689.
- WEBBER F.C., 1967 - Observations on the structure, life history and biology of *Mycosphaerella ascophylli*. *Trans. Br. mycol. Soc.*, 50 (4), 583-601.

TABLEAU Comparaison des associations mutualistes réalisées avec un partenaire fongique par les microalgues (lichens) et les macroalgues (mycophycobioses).

	LICHENS	MYCOPHYCOBIOSES
PHOTOBIONTES	unicellulaires ou filamenteux stériles Cyanophytes Chlorophytes (Chromophytes)	pluricellulaires et pseudoparenchymateux fertiles (Rhodophytes) Chlorophytes Chromophytes
MYCOBIONTES	Ascomycètes (Basidiomycètes) (Zygomycètes) inter- et parfois intracellulaires (suçoirs)	Ascomycètes intercellulaires stricts
HABITANT EXTERNE	fongique	algal
MILIEUX COLONISES	terrestres ou subaquatiques	zone intertidale
METABOLISME	échange de polyols acides lichéniques	« échange réciproque échange d'oses (?) de vitamines » ?
REPRODUCTION	asexuée et conjointe (reproduction sexuée du champignon)	sexuée et disjointe

DISCUSSION

C. Van Haluwyn rappelle la définition de De Bary du terme symbiose, qui ne préjuge pas du bénéfique, réciproque ou unilatéral, que tirent les partenaires de l'association. A la suite de cette remarque, le terme mutualisme a été utilisé dans la note de M.-A. Selosse et F. Letacon pour éviter toute ambiguïté. C. VanHaluwyn et M.A. Selosse reviennent ensuite sur le parallèle entre acides lichéniques et phytoalexines : ces substances ont non seulement des fonctions communes (photoprotection, rôle déterrent, régulation de la symbiose), mais également des structures proches (présence de cycles aromatiques dans les deux cas). D'autre part, C. Van Haluwyn souligne que les acides lichéniques ressemblent beaucoup à certaines toxines fongiques : la capacité de certains phytopathogènes à les synthétiser (Conover *et al.*, *Phytochemistry*, 31, 2999-3001, 1992) est cohérente avec les observations d'Ahmadjian, qui obtient ces substances à partir de cultures pures de certains mycobiontes (cas de *Xanthoria parietina*). Enfin, B. Souchier s'interroge sur la légitimité de l'appellation "acide lichénique" - et l'on s'accorde sur l'appellation "substance lichénique".

M.A. Letrouit aborde ensuite le problème de l'ancienneté des lichens, étonnée par les dates qui ont été données. Certains auteurs font dériver les Ascomycètes de groupes d'Algues (comme les Rhodophytes : origine parafloridienne proposée par Chadefaud). L'ancienneté des algues autoriserait une origine plus précoce des Ascomycètes - en particulier, les Ascomycètes lichénisés paraissent, notamment par leur morphologie, à la fois proches des algues et très archaïques parmi les autres Ascomycètes. M.-A. Selosse répond en signalant les travaux de Sherwood-Pike et Gray (*Lethaia*, 18, 1-20, 1985) qui rapportent des fossiles du Silurien : mais ce témoignage reste isolé. Bien plus, c'est l'absence de fossiles lichéniques avant le Tertiaire (alors qu'on possède des paléosols fossiles anciens) qui pose problème. Le lichen dévonien de Taylor *et al.* (1995) à cyanobactéries et mycobiontes non septés est très différent des formes actuelles. Enfin, l'origine des champignons paraît actuellement à rechercher plus près des animaux (Choanoflagellés) que des algues, exception faite du groupe très particulier des Oomycètes, proches des Chromophytes (Cavalier-Smith, in *Evolutionary Biology of the Fungi*, Cambridge University Press). L'ancienneté des lichens, quel que soit le mycobionte, reste un sujet ouvert, même s'ils ne paraissent pas avoir été déterminants dans la conquête du milieu aérien.

THALLUS FORMATION AND MORPHOGENESIS OF SELECTED ALPINE CYANOBACTERIAL AND "GREEN" *PELTIGERA* SPECIES (PHOTOSYMBIODEMES) IN LABORATORY CULTURE (RESYNTHESIS EXPERIMENTS, CULTURE OF VEGETATIVE DIASPORES AND THALLUS FRAGMENTS).

Elfie STOCKER - WÖRGÖTTER

University of Salzburg, Institute of Plant Physiology
A-5020 SALZBURG, Austria/Autriche

Abstract

The photosymbiodeme *Peltigera leucophlebia* was artificially resynthesized from its three bionts, the mycobiont, the green photobiont and the cyanobiont.

After isolation, the mycobiont of *P. leucophlebia* was grown without contact to the photobionts in a medium containing carbohydrates, soil extract and nitrogenous compounds.

The morphogenesis of the thalli and the cephalodia under laboratory conditions were investigated. The results indicate that in many aspects the differentiation of the cephalodia resembled the formation of a young cyanobacterial thallus; in laboratory culture the green parent thallus was colonized by fungus infected *Nostoc* during watering.

Further culture experiments were conducted with fragments of the related *Peltigera aphthosa* in laboratory and field experiments. In both cases the formation of the initial stages occurred very slowly. Small corticated green thalli without cephalodia were formed after 6 months. The thalli grown in the field were more cup-shaped and a little larger than thalli maintained in the laboratory. Thalli with cephalodia were first obtained after 12-24 months.

In another experiment juvenile *Peltigera - praetextata* - thalli redifferentiated from mature wound isidia on the margin of adult cultivated thalli as well as from isolated wound isidia. Furthermore it was shown that wound isidia were formed by adult thalli without any hurting and that they function as vegetative diaspores for a more effective reproduction of the lichen.

INTRODUCTION

A very fascinating feature of mycobionts of the lichen genus *Peltigera* is the formation of morphologically nearly uniform thalli with two not related genera of photobionts. Both procaryotic cyanobacteria and eucaryotic green algae are lichenized and involved in a thallus forming process. This means that with both types of photobionts a foliose thallus is formed.

Most of the alpine *Peltigera* species house cyanobacteria of the *Nostoc* type (e.g. *Peltigera praetextata*, *P. horizontalis*), but a few species like *P. aphthosa*, *P. venosa* and *P. leucophlebia* have green thalli with *Coccomyxa* as the photobiont.

The green *Peltigera* species are examples of a triple symbiosis or in the modern terminology after Renner and Galloway (1982), Ott (1988), Armaleo and Clerc (1991) a phyco- or photosymbiodeme. The definition of Renner and Galloway (1982) includes both lichen species forming dimorphic thalli (e.g. *Pseudocyphellaria*, *Sticta*, *Lobaria*) and also cephalodiate lichens like the green *Peltigera* species. An overview of the distribution of cephalodiate lichens was given by James and Henssen (1976). In 1978, Brodo and Richardson described also a green *Peltigera* forming two morphotypes, now given the name *P. britannica* after the terminology of Tonsberg and Holtan-Hartwig (1983).

The fact that bacteria and cyanobacteria play an important role in the nitrogen metabolism of various plants had been proved by a large number of studies (e.g. the *Cycad-Nostoc*, the *Fabales-Rhizobium*-, the *Alnus-Frankia*-symbiosis, etc.).

So the cephalodia of the alpine *P. aphthosa* had been studied first for physiological interest. All these investigations (e.g. Millbank and Kershaw, 1969; Hitch and Itch and Millbank, 1974; Englung 1977, 1978; Feige 1976 a, b; Rai *et al.* 1980, Rai, 1988) confirmed that the cephalodia function as nitrogen fixing organs and that one adaptation of this function is expressed by and increased number of heterocysts. As the nitrogenase-enzyme system is localized in a higher quantity of nitrogenous compounds available for the lichen. This may allow the lichen to survive on a nutrient deficient substrate (Honegger, 1982) and also to produce a high amount of biomass. It is well known that *Peltigera* and *Nephroma* species form very large thalli.

Encouraged by all these investigations and our successful resynthesis of *Peltigera praetextata* in 1991 we now tried to cultivate the cephalodiate *Peltigera leucophlebia* from its isolated mycobiont and the two different photobionts *Nostoc* and *Coccomyxa* (Stocker-Wörgötter and Turk, 1994).

The first part of my talk today will draw your attention to the resynthesis of *Peltigera leucophlebia*. The second part will show you very new results on the culture of fragments of *Peltigera aphthosa* and the last part will deal with the regeneration of lobes and thalli of the cyanobacterial *Peltigera praetextata* from the so-called wound isidia.

MATERIALS AND METHODS

Thalli with apothecia were collected in the Umbal- and Virgen-Valley, Eastern Tirol, Austria at 1500 m elevation. Fresh and stored lichen material (at -23°C in the refrigerator) was used.

MYCOBIONT

Apothecia were cut off and washed in PBS (= phosphate buffered saline + Tween 80; Bublrick and Galun, 1986). Additional washing was done under running tap water for one hour. For discharge of the spores the apothecia were fixed to the top cover of a petridish containing BBM-Agar (2 %) and soil extract (Esser, 1976). Germinated spores or mycelia were transferred to LBM (altered by Lallemand, 1985) and 0,25 g/l KNO₃ (after Kershaw and Millbank, 1970). LBM and the additional substances were sterilfiltered and filled into petridishes. The mycobiont cultures were maintained in the culture chamber at 20°C without light.

PHOTOBIONTS

Cyanobiont : the cyanobiont was isolated from fresh lichen material. Small *Nostoc* chains were scratched off the cephalodia with a needle. Purification from bacteria was done after Boissière *et al.* (1987) on 2 % BBM-Agar and soil extract. **Green photobiont :** *Coccomyxa* was isolated from small thallus fragments (Ahmadjian, 1973) and cultured on BBM-Agar and soil extract. The photobiont cultures were maintained at 20+2°C under a light-dark regime of 14:10 h. The proton flux intensity was 60-100 mEm-2s-1.

RESYNTHESIS CULTURES

The resynthesis was conducted only on soil substrates. Soil from the habitat of the lichens was dried and sieved. 500 g soil was soaked for 3-4 hours with 300 ml bidistilled water. The soil was distributed in glass petridishes (100x15 mm) and autoclaved for 3-4 hours on two successive days.

The soil substrates were first inoculated with *Nostoc* from liquid BBM, beside *Coccomyxa* was placed. The two photobionts were incubated together for 2-3 weeks. After this time span mycobiont spores and hyphal colonies from the mycelia were added. Incubation of the resynthesis cultures occurred under similar conditions as the isolated photobionts. First watering of the cultures was done after 6-7 weeks. Photographic methods are described in Stocker-Wörgötter and Turk, (1990).

TISSUE CULTURE METHOD (altered, after Yamamoto 1990; see fig. 1)

Well developed thalli of *Peltigera aphthosa* were selected under a binocular microscope and cut into pieces of 0,5 cm². Afterwards these fragments were first washed with PBS (Bublrick and Galun, 1986) and later on in a vial with bidistilled water for 2 hours. During this washing procedure the water was changed several times. Then the very clean fragments were again suspended in sterile bidistilled water and gently treated in a homogenizer at 5000-10000 rpm for 15 seconds. Finally the suspensions with the small fragments were filtered through a sieve with a mesh width of 500 µm.

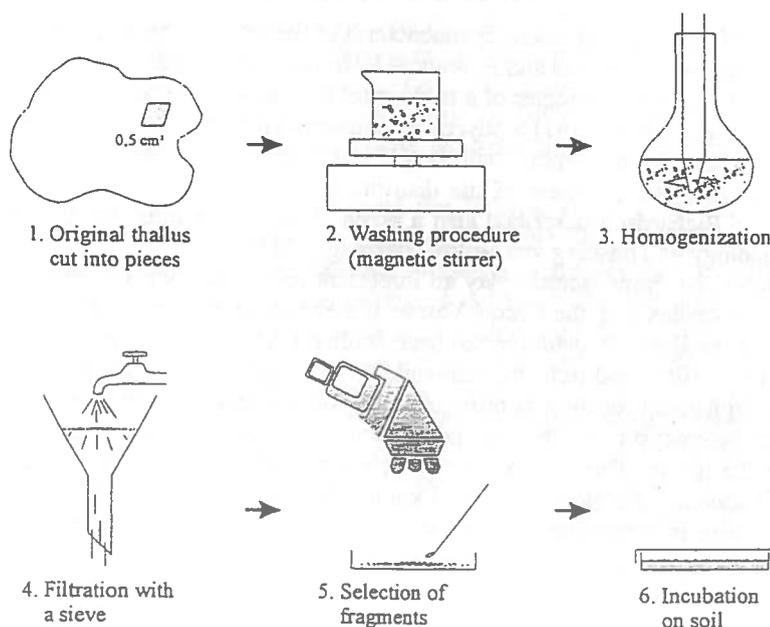


Figure 1 - Tissue Culture Method (altered, after Yamamoto 1990)

CULTURE OF THE FRAGMENTS

First contamination-free *Nostoc* colonies, isolated from the cephalodia (see cyanobiont culture method above) were transferred to sterile soil substrates (in petridishes and flowerpots) and incubated for three weeks. Then the small "green" segments were inoculated beside or on the cyanobacteria and maintained under similar culture conditions as described above for the resynthesis cultures.

The cultures in the flowerpots were exposed in the natural environment in one of the habitats of the lichen (Austria, Carinthia, Rottensteiner Valley at 1300 m elevation).

RESULTS AND CONCLUSIONS

Peltigera leucophlebia

Mycobiont : Lets begin with a problem, it is very hard to get enough mycobiont material from green *Peltigera* species. In our alpine valleys *Peltigera aphthosa* and *Peltigera leucophlebia* is rarely found with fruiting bodies and often the few apothecia do not give enough spores. The contamination rate is mostly very high. When isolated without contamination (fig. 2; 2) the fungus grows very slowly; the average size of a mycelium was 0,5 to 2 mm after 3-4 months in culture. After one year I had enough mycelial material for the resynthesis experiment.

Resynthesis (fig.2)

The fungus as spores or mycelia was transferred to a sterilized soil substrate and inoculated on a mixture of *Nostoc* and *Coccomyxa* cells that had been maintained in culture for almost three weeks.

The first lichenized stages were formed after 4 months (fig. 2; 4). Green initiation stages differentiated directly on a cyanobacterial layer now covering the soil substrate or emerged marginally from cyanobacterial lobules formed by the lichen fungus with cyanobacteria. The fact that in our cultures green primordia differentiated from cyanobacterial lobules or a cyanobacterial crust agrees very well with field observations of Brodo and Richardson (1978) with *P. britannica* and by Ott (1988) with *P. venosa*.

In our cultures four different types of primordia were found (fig. 2; 4): pure cyanobacterial primordia, pure green initiation stages, cyanobacterial lobules carrying green developments and also stages composed of a mixture of the fungus and the two photobionts. The "composite" lobules disintegrated very soon, during the following 2 months. Perhaps they may be interpreted as laboratory artefacts. Surprisingly also the cyanobacterial primordia did not develop beyond a homeomeric thallus structure; they did not form heteromeric thalli known from cyanobacterial *Peltigera* species.

Now let's return to the next picture : initially the first green lichenized stages are globules; later on the globules differentiate into more flattened and fingerlike primordia (fig. 2;5). The young prothalli as you can see on the picture are products of merged neighbouring stages. So small joint lobules of different size developed (fig. 2; 5,6). Prothallus formation occurred after a similar pattern already found in former studies with the cyanobacterial *Peltigera didactyla* and *Peltigera praetextata*.

By further growth and differentiation the juvenile thalli became more cup-and shell-shaped (fig. 2; 6).

Finally our cultures were dominated by well developed green thalli arising from a cyanobacterial layer. Corticated thalli with an average size of 2-3 mm were obtained after 6-8 months in culture. After one year the largest thalli measured 5-7 mm.

After 14 months of cultivation (fig. 2; 7,8) the first cyanobacterial colonies were found on the upper side (within the cup of the green thalli). Most of the cyanobacteria reached the thallus surface by watering and entered at that side of the cup where it had been attached to the substrate. After the next desiccation of the cultures, *Nostoc* colonies were preferentially found in slight depressions of the thallus surface. Such microforms of the thalli are very fitted to house a second symbiotic partner. The green thalli seem to be colonized by the cyanobacteria after the thalli had differentiated small concavities (fig. 2; 7).

Microscopical examination showed that the *Nostoc* colonies, before they enter the cup had been almost infected by the fungus outside. Mycobiont-free *Nostoc* chains were rarely present. In laboratory culture only the fungus infected *Nostoc* became attached were rapidly and differentiated into cephalodia.

From these results we conclude that the fungus infected cyanobacteria may be interpreted as normal colonization stages of a cyanobacterial thallus. From our point of view these stages colonize the depressions of the green thalli in the same way as they would attach to any other substrate. Under laboratory conditions the cyanobacteria were not lichenized by hyphae originating from the cortex of the green thally; they became attached to the parent thallus by hyphae belonging to the cyanobacterial primordia. During attachment both primordial hyphae and nortical hyphae fuse. As long as the thalli were kept wet, *Nostoc* colonies were released from the cephalodial primordia, obviously for the enlargement of the cyanobacterial thallus. During the next desiccation phase the *Nostoc* filaments were integrated into the fungal network of the primordial cephalodium or motile filaments may be a source for the development of a cephalodium in another concavity of the green thallus.

It was found that the cephalodia follow a similar developmental sequence as a young cyanobacterial thallus. Finally the growth of the cephalodia was stopped after the formation of a protective cortex. The growth of the cephalodia is probably also restricted by nutrient deficient conditions on the green parent thallus. In the end, one green thallus carried many cephalodia representing different cephalodial developmental stages.

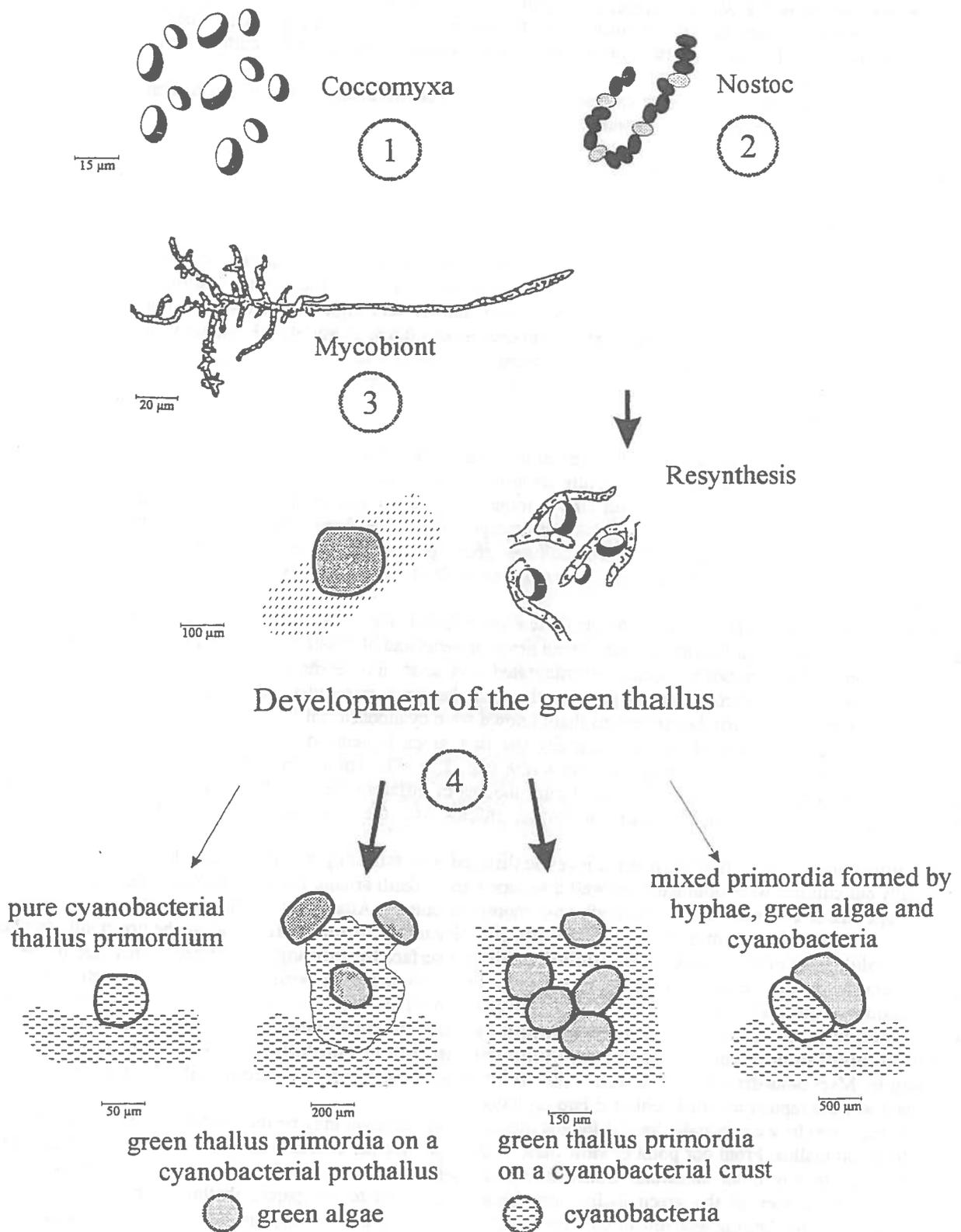


Figure 2 - Artificial resynthesis of the photosymbiodeme *Peltigera leucophlebia* (beginning)

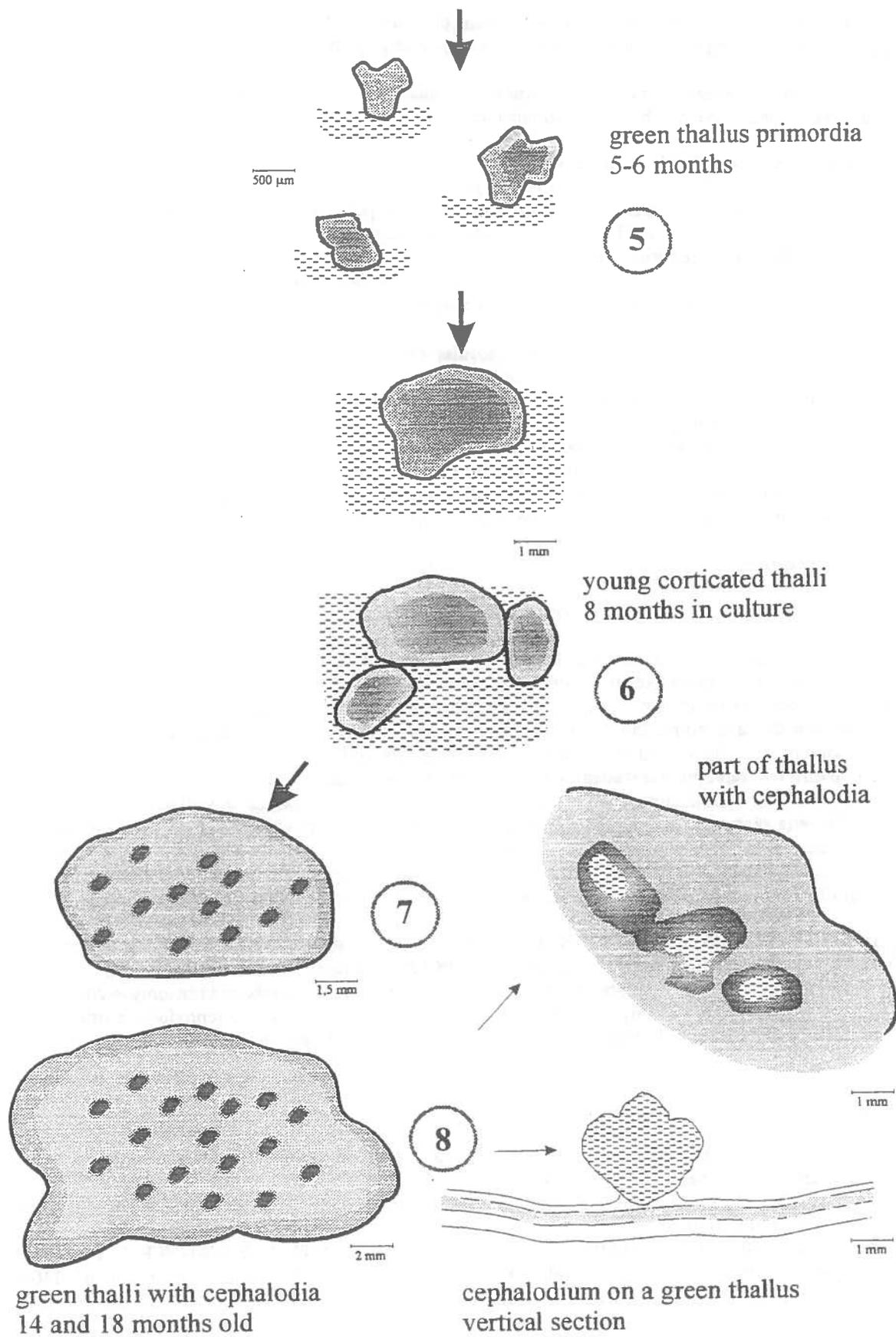


Figure 2 - Artificial resynthesis of the photosymbiodeme *Peltigera leucophlebia* (end)

The increase of the heterocyst frequency within the *Nostoc* filaments may occur as a second adaptation to its function as a nitrogen fixing organ. The main factor influencing increase of the heterocysts within the cephalodium is not known.

After 1 1/2 years in culture most of the obtained green thalli carried well developed cephalodia. It was found that after the green thalli had a representative number of cephalodia their growth accelerated.

Culture of fragments of *Peltigera aphthosa*

In both cases (laboratory cultures, field cultures in the flowerpots) the de-novo-regeneration of the fragments into primordia occurred very slowly. As found in all former studies, the fragments first disintegrated in soredialike agglomerations and afterwards new primordia were formed (fig. 3; 1,2).

After 3-4 months small thallus primordia had differentiated. The field cultures are always endangered to be overgrown by mosses as is shown on the picture (fig. 3; 1). After 5-6 months in both laboratory and field cultures small prothalli were present (fig. 3; 5,6).

Generally the sequence of development was very similar with the stages formed by resynthesis as shown before with *Peltigera leucophlebia*.

After 8 months the stages in the field seem to be further developed than the thalli in the laboratory. In both cases the young lobes are first found without cephalodia.

As reported before with *Peltigera leucophlebia* the cyanobacteria entered the green thalli by watering after an incubation time of more or less 1 year. After further 2 months (12-14 months) many cephalodia can be found within the young green thalli (fig. 3; 5). In the last figure (fig. 3; 6) of these series you can also see *Nostoc* filaments (hormogonia) that are released by a developing cephalodium.

Peltigera praetextata

The last part of my talk will show you some details how *Peltigera praetextata* thalli are regenerated by the so-called wound isidia.

In former investigations Lallemand and Savoye (1985) reported that thallus lobes often differentiated from these structures, an observation that agrees very well with our studies. However, the opinion of these authors a are mainly formed after cutting or wounding the thalli is in contrast to our findings. Our cultures show that these structures emerge after the thalli had reached a minimal 1 cm and an age of more than one year, independent on any wounding of the thalli. From our point of view, the wound isidia are vegetative diaspores, additionally formed by the lichen for a more effective reproduction. Two different reproductive strategies are also found by the related *Peltigera didactyla*.

My first experiments shall document the regeneration of small lobes at the margin of well established parent thalli.

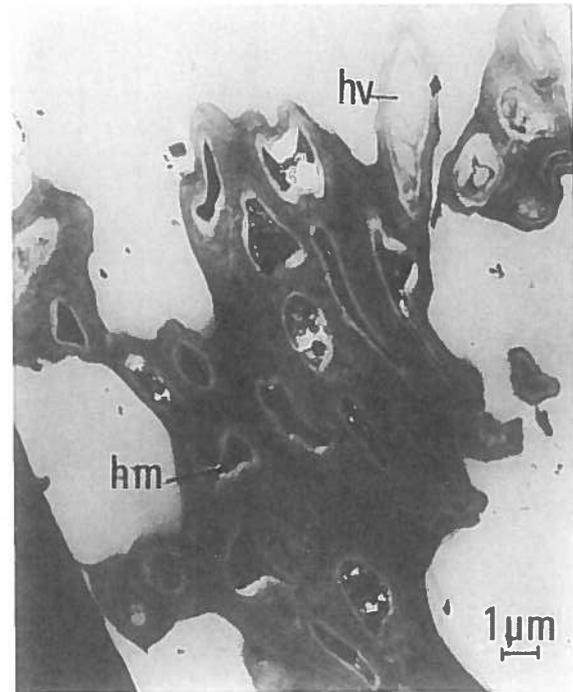
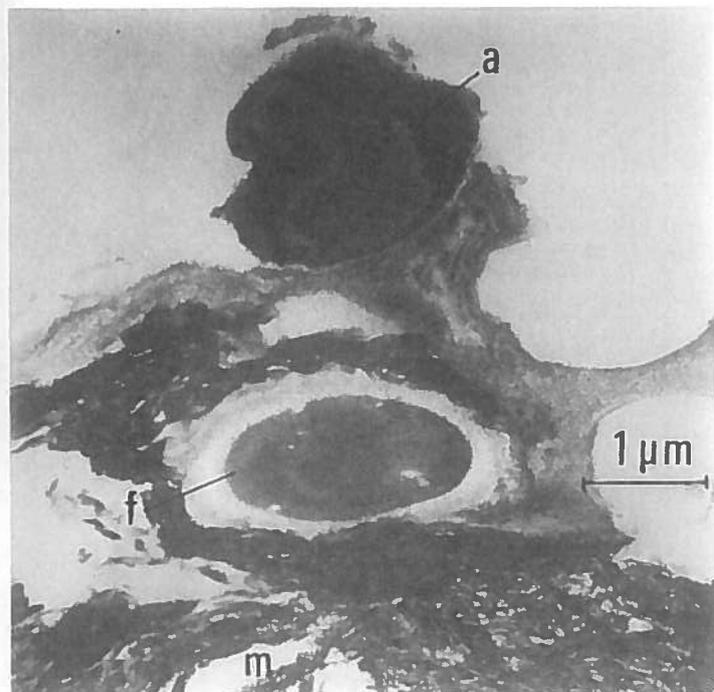
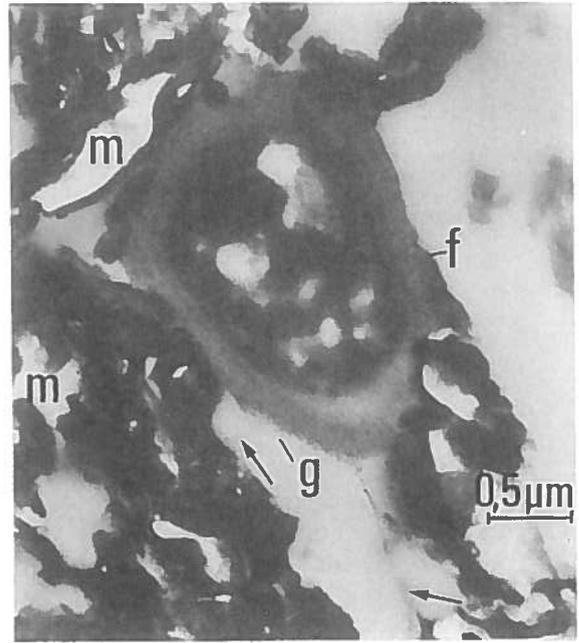
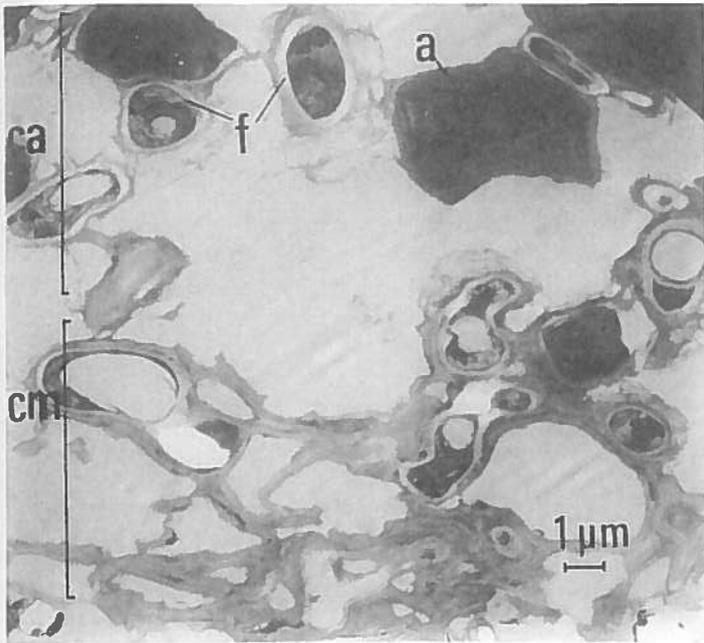
On the following picture series you can see that at the beginning of development the "isidia" again transform into soredialike primordia and that these developments directly differentiated into small lobules (fig. 4; 5). Furthermore I want to indicate that the lobe development by wound isidia occurred more rapidly than by resynthesis of spores and cyanobacteria. In this case lobes of different size developed after 2 and 4 months (fig. 4; 6). Larger lobes were formed after a half and one year (fig. 4; 7,8).

The last figures will show you wound isidia having become free of the mother thallus (fig. 4; 1) - in this case - they directly serve as vegetative diaspores (fig. 4;2). Juvenile thalli differentiated after 3-4 months (fig. 4; 3,4).

From these experiments it became obvious that *Peltigera praetextata* is reproduced not only sexually by spores and resynthesis with the cyanobiont, but also by their vegetative, isidioid diaspores. These two reproductive strategies may give an explanation for the frequent and wide distribution of *Peltigera praetextata* in our alpine valleys.

REFERENCES

- AHMADJIAN V., 1973 - Methods of isolating lichen symbionts and thalli. In : AHMADJIAN V. and HALE M.E., eds. : *The Lichens*, Academic Press, New-York, 653-659.
- ARMALEO D. & CLERC P., 1991 - Lichen chimeras : DNA analysis suggests that one fungus forms two morphotypes. *Experiment. Mycol.*, 15, 1-10.
- BOISSIERE J.C., BOISSIERE M.C., CHAMPION-ARNAUD P., LALLEMANT R. & WAGNER J., 1987 - Le cycle des *Nostoc* des genres *Peltigera* et *Collema* en cultures in vitro et dans le thalle lichénique. *Can. J. Bot.*, 65, 1468-1477.
- BRODO I.M. & RICHARDSON D.H.S., 1978 - Chimeroid associations in the genus *Peltigera*. *The Lichenologist*, 10, 157-170.
- BUBRICK P. & GALUN M., 1986 - Spore to spore resynthesis of *Xanthoria parietina*. *The Lichenologist*, 18, 47-49.
- ENGLUND B., 1977 - The physiology of the lichen *Peltigera aphthosa*, with special reference to the blue-green phycobiont (*Nostoc* sp.). *Physiol. Plant.*, 41, 298-304.
- ENGLUND B., 1978 - Effects of environmental factors on acetylene reduction by intact thallus and excised cephalodia of *Peltigera aphthosa* Willd. *Ecol. Bull.*, Stockholm, 26, 234-246.



A

C

B

D

plus précisément dans l'évolution écosystémique vers le climax stationnel et édaphique (Rameau, 1987) représenté par la Pinède de Pins à crochets et lande à Rhododendron ferrugineux en équilibre avec l'humus épais et stratifié, orthotype du Tangel (ou mor calcaïque épais) sur éboulis à réserve de glace.

Ce milieu, aux conditions stationnelles extrêmes, fait exception dans le cadre régional de l'étage montagnard moyen des Alpes dites "intermédiaires" méridionales et représente un site d'un grand intérêt floristique et écosystémique (Frapna, 1991) au même titre que d'autres stations abyssales comme celle de Pellafol, Isère (Asta, 1986, Garti, 1980).

Le cycle biogéochimique très ralenti de cette station "abyssale" se manifeste par une productivité de biomasse ligneuse très faible (Pins à crochets dominants, hauteur: 4 m, diamètre: 10 cm, âge: 330 ans) et en même temps par une accumulation humique remarquable.

Soulignons la différenciation d'horizons holorganiques dont l'horizon humoargilique inférieur où le temps de résidence moyen du Carbone (âge relatif) atteint 2300 ans.

Tableau 1 - Tableau synthétique des relevés phytosociologiques effectués dans les stades de colonisation (les strates arborées et herbacées ne sont pas figurées)

	stades 2-3	stade 4	stade 5
	40%	40%	40%
STRATE CHAMAEPHYTIQUE			
<i>Empetrum nigrum</i>	2	+	
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	1-2	2	1
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	1	1-2	+
<i>Vaccinium uliginosum</i>	+	1-2	+
<i>Vaccinium myrtillus</i>	+	1	+
<i>Salix retusa</i>	1	+	
<i>Juniperus communis</i>	+	+~1	
<i>Sorbus chamaemespilus</i>	+		
<i>Arctostaphylos alpinus</i>	+		
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	+		
<i>Lonicera nigra</i>	+		
<i>Rubus</i> sp (régénérations)			+
STRATE MUSCINALE			
	25%	20%	1%
<i>Rhytidiadelphus triquetus</i>	1	2	+
<i>Hylocomium splendens</i>	1	2	+
<i>Dicranum scoparium</i>	1	1	+
<i>Tortella tortuosa</i>	+	+	+
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	1	+	+
<i>Pleurozium schreberi</i>	1		
<i>Polytricum alpinum</i>	1		
<i>Rhytidiadelphus loreus</i>	1		
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	+		
<i>Hypnum cupressiforme</i>	+		
<i>Ptilium pulcherrimum</i>	+		
<i>Polytricum formosum</i>	+		
<i>Rhytidium rugosum</i>		+	
<i>Schistidium apocarpum</i>		+	
<i>Abietinella abietina</i>		+	
<i>Barbilophozia lycopodioides</i>		+	
<i>Plagiochila asplenioides</i>			+
<i>Eurhynchium praelongum</i>			+
<i>Eurhynchium striatum</i>			+
STRATE LICHENIQUE			
	5%	< 5%	< 5%
<i>Cladonia mitis</i>	+~1		
<i>Cladonia rangiferina</i>	+~1		
<i>Cladonia arbuscula</i>	+~1		
<i>Cladonia gracilis</i>	+		
<i>Cladonia pyxidata</i>	+		
<i>Cladonia grayi</i>	+		
<i>Solorina saccata</i>	+		
<i>Cladonia coniocraea</i>	+		
<i>Cetraria islandica</i>	+~1	+	
<i>Cladonia chlorophaea</i>	+	+	
<i>Cladonia furcata v.pinnata</i>	+	+	
<i>Cladonia fimbriata</i>	+	+	
<i>Peltigera aphthosa</i>	+	+	
<i>Peltigera leucophlebia</i>	+	+	
<i>Cladonia macroceras</i>	+	+	
<i>Cladonia ochrochlora</i>		+	
<i>Cladonia pocillum</i>			+

CONCLUSION:

Dans les milieux climatiques extrêmes où ils sont abondants, les lichens exercent sur les supports minéraux une action d'altération biologique non négligeable à l'échelle d'un microsite, en relation avec l'incorporation de composés humiques au milieu minéral. Sur roches dures, sous pédoclimats paraglaciacaires, les processus de colonisation se réalisent à vitesse très lente mais significative grâce à l'adaptation des lichens à ces conditions marginales et à leur rôle déterminant dans la colonisation initiale des substrats minéraux et la facilitation, c'est-à-dire l'installation des végétaux supérieurs.

Les capacités d'adaptation des lichens dans des conditions extrêmes posent obligatoirement la question de savoir comment se réalise leur fonctionnement physiologique et biochimique ce qui a incité notre laboratoire à envisager d'autres études. En premier lieu, les mécanismes d'échanges ioniques entre les solutés atmosphériques ou lithosphériques et les lichens ont un grand intérêt théorique et appliqué. Ces mécanismes passifs ou au contraire actifs sont à mettre en relation avec l'état structural des membranes et le fonctionnement physiologique de ces organismes symbiotes. De plus, les lichens présentent des particularités physiologiques du métabolisme susceptible d'expliquer leurs réactions aux modifications du rayonnement solaire dont on perçoit les conséquences multiples et en particulier la valeur bioindicatrice des lichens dans les changements environnementaux, qu'il s'agisse des hautes altitudes ou latitudes extrêmes, comme des milieux urbanisés.

BIBLIOGRAPHIE

- AIRES-BARROS L. BASTO J., GRACA R.C., ALVES L.M., ESTEVES L., CARMO A. & RIBEIRO I., 1989 - The decay of limestone caused by saxicolous lichens : the case of the Monastery of Jeronimos (Lisbon, Portugal). In *Proceedings Ist International Symposium La conservazione dei monumenti nel bacino del Mediterraneo*. Bari : Grafo Edizioni, 225-229.
- ASCASO C., GALVAN J. & ORTEGA C., 1976 - The pedogenic action of *Parmelia conspersa*, *Rhizocarpon geographicum* and *Umbilicaria pustulata*. *The Lichenologist*, 8: 2: 151-171.
- ASTA J., 1985 - Colonisation par les lichens et les mousses. L'aménagement de la haute-montagne et ses conséquences sur l'environnement. Le Canton d'Aime (Savoie). *CNRS - PIREN - MAB*, 266-276.
- ASTA J., 1986 - Flore et végétation lichéniques de la pinède à crochets du bois du Sapey (Pellafol, Isère). *Bull. Féd. Myc. Dauph-Savoie*, 101: 9-12.
- ASTA J., AVNAIM M. & LETROUIT M.A., 1986 - Colonisation d'un sol vierge par *Baeomyces rufus* (Huds) Rebert. (lichen) et *Pogonatum urnigerum* (Hedw.) P. Beauv. (mousse) : aspects morphologique et structural. *Trav. sc. Parc nat. Vanoise*, XV: 83-101.
- ASTA J., ORRY F., TOUTAIN F., SOUCHIER B. & VILLEMEN G.- Micromorphological and ultrastructural investigations on the lichen-soil interface. *Soil Biol. Bioch.* (à paraître).
- BERTHELIN J. & ROBERT M., 1986 - Role of biological and biochemical factors in soil mineral weathering. *Soil Sc. Soc. America*. In *Interactions of soil minerals with natural organics and microbes*, SSSA Spec. 17: 453-495.
- BERTHELIN J., LEYVAL C. & TOUTAIN F., 1994 - Biologie des sols : rôle des organismes dans l'altération et l'humification. In : *Pédologie. 2. Constituants et propriétés du sol*. eds, M. BONNEAU and B. SOUCHIER, Masson, 143-237.
- BERTINELLI F. & PETTICOLAS V. 1992 - *Etude du site de Combe Obscure (Drôme). Proposition de mesures de protection (arrêté de biotope)*. Rapport pour le Conseil Général de la Drôme et l'Université Joseph Fourier Grenoble I, 93 p.
- BERTINELLI F., PETTICOLAS V., ASTA J. RICHARD L. & SOUCHIER B., 1993 - Relations dynamiques entre la végétation et le sol sur éboulis froid dans les Alpes françaises méridionales. *Rev. Ecol. Alp.*, II, 93-104.
- DUCHAUFOR P. & SOUCHIER B., 1994 - *Pédologie*. Masson, Paris Milan Barcelone. Tome I (510p). Tome II (692p).
- FRAPNA Drôme, 1991 - *Combe obscure. Proposition d'arrêté préfectoral de conservation de biotope*. FRAPNA Drôme, 5p
- FRY E.J., 1924 - A suggested explanation of the mechanical action of lithophytic lichens on rock (shale). *Ann. Bot.*, 38:149-175-196.
- FRY E.J., 1927 - The mechanical action of crustaceous lichens on substrata of shale, schist, gneiss, limestone and obsidian. *Ann. Bot.*, 41:158 : 437-460.
- GARTI C. 1980 - *Gorges de la Souloise et contreforts du Massif de l'Obiou. Etude préliminaire à la protection du site*. DDA de l'Isère, 2 tomes.
- HALLBAUER D.K. & JAHNS H.M., 1977 - Attack of lichens on quartzitic rock surfaces. *The Lichenologist*, 9: 119-122.
- INNES J.L., 1985 - Lichenometry. *Prog. Phys. Geogr.*, 9, 187-254.
- ISKANDAR I.K. & SYERS J.K., 1971 - Solubility of lichen compounds in water : pedogenic implications. *The Lichenologist*, 5 : 45-50.
- ISKANDAR I.K. & SYERS J.K., 1972 - Metal complex formation by lichens compounds . *Journal of Soil Science*, 23 : 3 : 255-265.
- LAWREY J.D., 1986 - Biological role of lichen substances. *The Bryologist*, 89, 2 : 111-122.
- OLAH G.M., RESINGER O. & KILBERTUS G., 1978 - *Biodégradation et humification, atlas ultrastructural*. Presses de l'Université Laval, Québec, 331p.

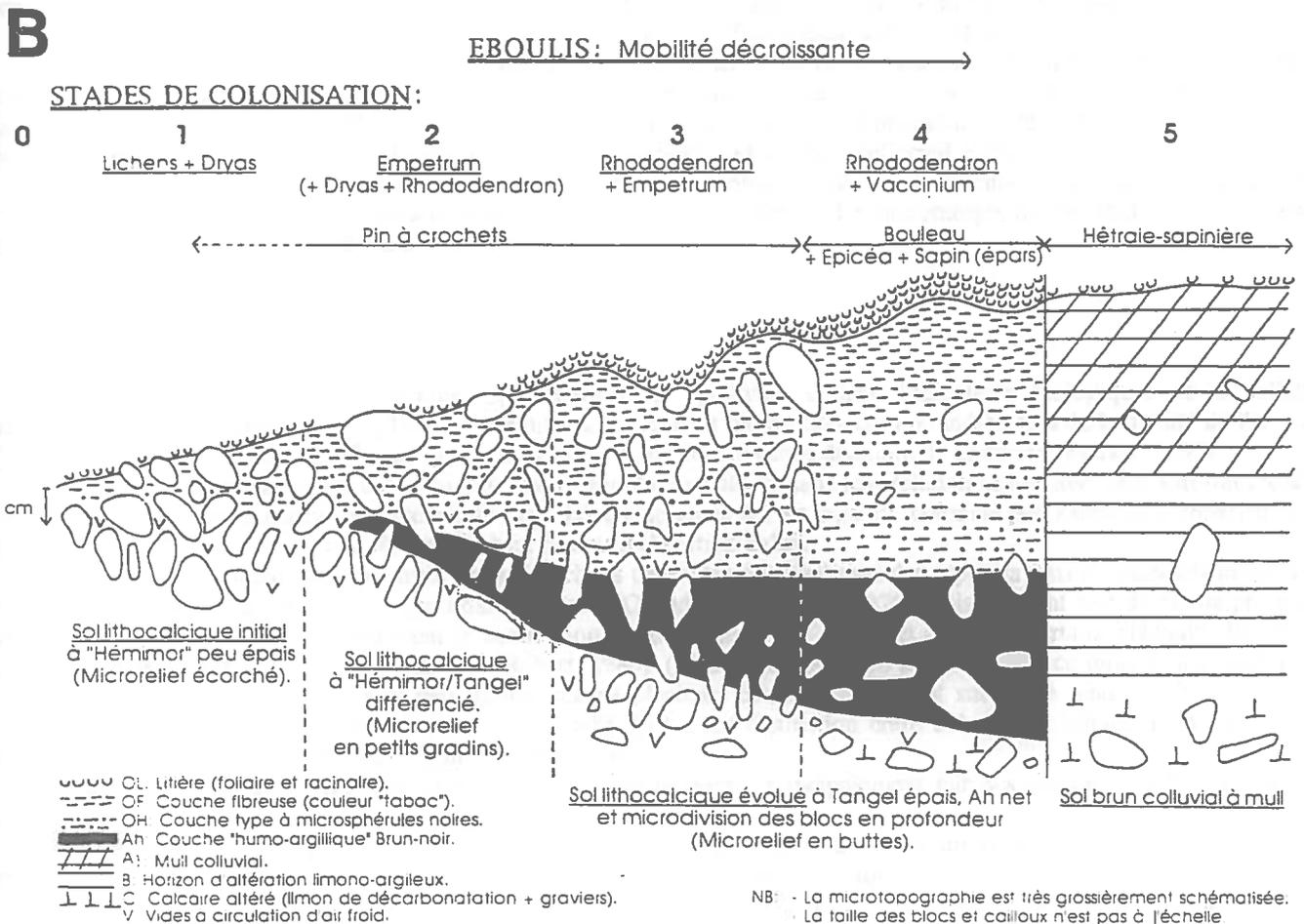
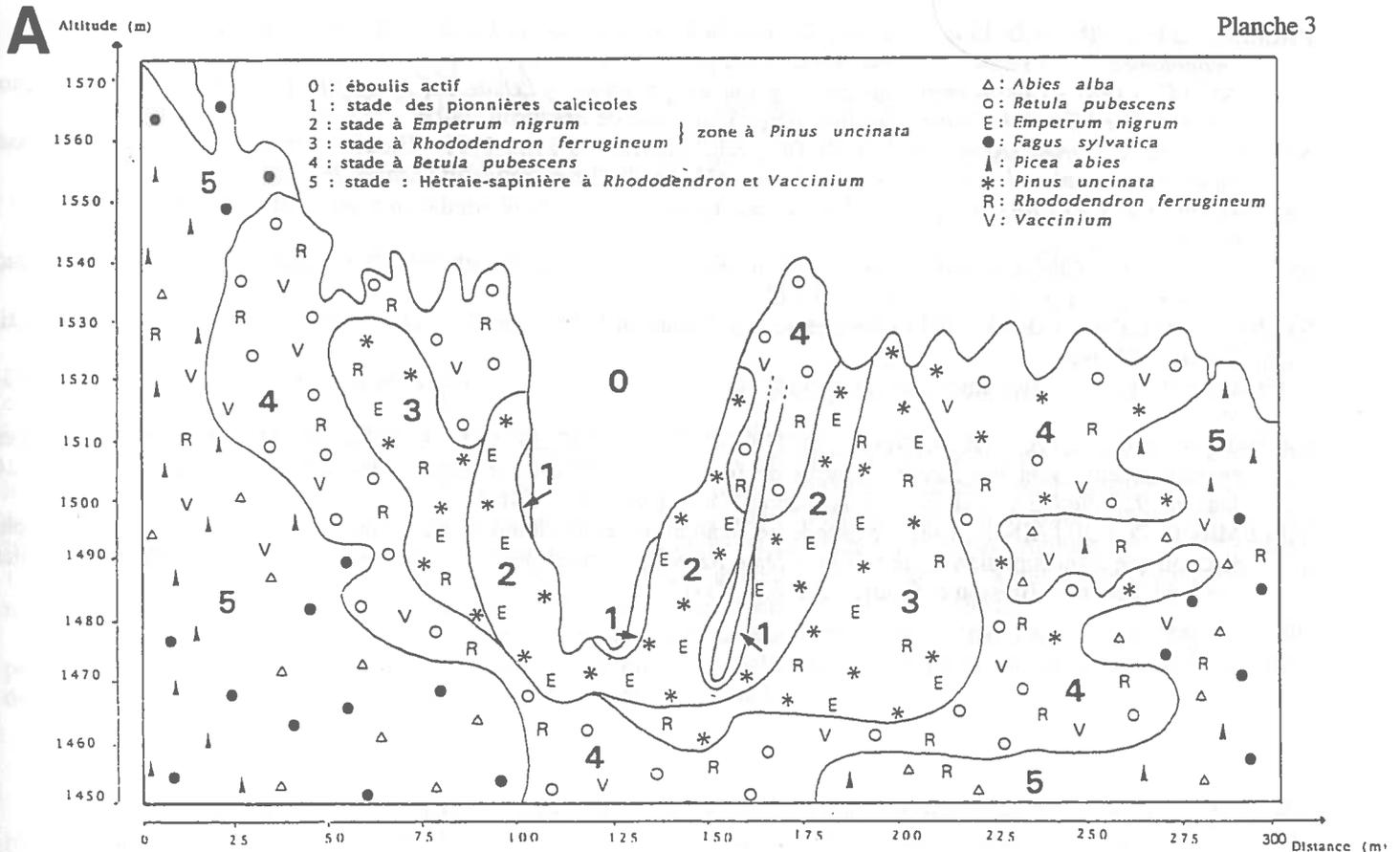


Figure A- Végétation et stades de colonisation du site (vue de dessus); Figure B- Sols et stades de colonisation (séquence schématique en coupe) (extrait de Bertinelli *et al.*, 1993);

- PALLECCHI P. & PINNA D. 1988 - Azione della crescita dei licheni sulla pietra nell'area archeologica di Fiesole. *Studia Geobotanica*, 8 : 113-124.
- RAMEAU J.C. - 1987 - *Contribution phytosociologique et dynamique à l'étude des écosystèmes forestiers. Application aux forêts du Nord-Est de la France*. Doctorat d'Etat Université de Besançon, 340 p.
- SAIL-JIMENEZ C., GARCIA-ROWE J. & RODRIGUEZ-HIDALGO J.M., 1991 - Biodeterioration of polychrome Roman mosaics. *International Biodeterioration* 28, Special Issue *Biodeterioration of Cultural Property* : 65-79.
- SALVADOR O. & LAZZARINI L., 1991 - Lichens deterioration on stones of Aquileian monuments. *Botanika Chronika*, 10 : 961-968.
- SCHATZ A., 1963 - Chelation and nutrition. Soil microorganisms and soil chelation. The pedogenic action of lichens and lichen acids. *J. Agri. and Food chem.* , 11:112-118.
- SYERS J.K. & ISKANDAR I.K., 1973 - Pedogenic significance of lichens. In *The Lichens* , Eds, V. AHMADJIAN and M.E. HALE : 225-248.
- TOPHAM P.B., 1977. Colonization, growth, succession and competition. In : Seaward, M.R.D. (Ed.), *Lichen Ecology*, pp. 30-59.
- VA HALUWYN C., ASTA J., BEGUINOT J., BOTINEAU M., DERUELLE S., LEROND M. & ROUX C., 1986 - Lichens et environnement. Quelques travaux français depuis 1970. In *Progrès récents en lichénologie*. Journée d'Etude du 24 Janvier 1986. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 133, Actualités Botaniques, 1986-2, 81-112.
- VILLEMIN G. & TOUTAIN F., 1987 - Méthode de fixation des échantillons organo-minéraux de sols pour la microscopie électronique à transmission. *Actes de la VIIème Réunion Internationale de Micromorphologie des Sols*. Paris, Juillet 1985. éd. Fédoroff, Bresson et Courty , A.F.E.S., 43-47.

INTERACTION LICHENS-ROCHE SUR MONUMENT HISTORIQUE EN GRANITE

Laurence GALSOMIES *, Michel ROBERT * et Geneviève ORIAL **

* INRA, Station de Sciences du Sol, route de St Cyr, 78026 Versailles cedex

** Laboratoire de Recherches des Monuments Historiques, 29 rue de Paris, 77420 Champs-sur-Marne

Résumé

L'interface lichens-roche granitique a été étudiée chez neuf espèces de lichens saxicoles (*Caloplaca* sp., *Catillaria chalybeia*, *Diploicia canescens*, *Ochrolechia parella*, *Pertusaria* sp., *Tephromela atra*, *Verrucaria tectorum*, *Verrucaria* sp., lichen endolithique) colonisant l'église de Penmarc'h (Finistère) en Bretagne.

Cette étude a été réalisée par une méthode micromorphologique sur lames minces, qu'il a été nécessaire d'adapter pour la préparation d'échantillons biologiques de la pierre. Avant l'étape d'imprégnation, les échantillons biologiques subissent des étapes pour la conservation de leurs structures, notamment par une fixation au glutaraldéhyde, une coloration par le Calcofluor White M2R (colorant fluorochrome) et une déshydratation à l'acétone. Deux résines différentes (Araldite AY 103 et Vestopal 110) sont testées pour l'imprégnation des échantillons. Les lames minces sont observées à la loupe binoculaire selon trois modes d'éclairage (lumière naturelle, lumière polarisée et sous rayonnement (340-380) ultraviolet).

Les résultats ont montré une altération importante des minéraux de la roche par l'action des lichens et plus particulièrement au travers du partenaire fongique. L'étude micromorphologique donne des valeurs moyennes (millimétriques) de pénétration des différentes espèces de lichens dans le substrat granitique.

Abstract

Using the micromorphological method (thin sections), the lichen-rock interface was studied in nine saxicolous lichens (*Caloplaca* sp., *Catillaria chalybeia*, *Diploicia canescens*, *Tephromela atra*, *Ochrolechia parella*, *Pertusaria* sp., *Verrucaria tectorum*, two unknown crusting lichens) from the Penmarc'h church in granite located in Brittany (Finistere department).

First, we had to establish a new methodology for preparation of biological samples of rock.

Before embedding, biological samples were prepared to better preserve the structures. Samples stones with lichen on the surface were fixed (Glutaraldehyde), coloured with a fluorochrome stain (Calcofluor white M2R) and dehydrated with acetone. Two different resins (Araldit AY 103 and Vestopal 110) were used for impregnation. Thin sections were observed at binocular scale, using both transmitted lights (natural and polarised) and incident (reflected) ultraviolet (UV 340-380) light.

All the results have shown that lichens exert considerable biological alteration on mineral substrates. It appears that contacts between lichens and substrate are mainly due to the fungic symbiot. The micromorphological study gives an average rate (millimetric) of lichenic penetration.

INTRODUCTION

Les lichens sont déjà bien connus, spécialement les épiphytes, comme indicateurs biologiques de la pollution atmosphérique (Van Haluwyn *et al.*, 1986). Récemment, ils seraient même cités comme indicateurs de la qualité de l'air : une flore lichénique riche indique une bonne qualité de l'air alors que leur absence démontre le contraire (Market, 1993).

Mais, les lichens saxicoles ont aussi intéressé de nombreux auteurs dans leur relation intime avec leur substrat rocheux. Dès 1880, Sollas avait constaté la présence de puits hémisphériques sur un calcaire colonisé par *Verrucaria rupestris*. Leur présence sur roche a donc été assez tôt associée à un facteur d'altération induit.

Il est classiquement distingué trois types de lichens encroûtants, définissant des rapports plus ou moins étroits avec la roche. (i) Les épilithiques ne pénétrant pas dans la roche (Ozenda et Clauzade, 1970) mais pouvant tout de même provoquer une altération superficielle du substrat par la contraction de leur thalle (Fry, 1924), et dissocier certains éléments de la roche tels quartz et feldspath (Fry, 1927 ; Berthelin et Robert, 1986). (ii) Les endolithiques sont reconnus comme faisant entièrement corps avec la roche. Leur capacité de pénétration jusqu'à plusieurs centimètres surtout sur roche tendre a été citée par de nombreux auteurs (Smith, 1921; Gehrmann *et al.*, 1988). (iii) Cette distinction entre lichens encroûtants n'est pas toujours évidente et il sera parfois fait mention d'hémi-endolithiques.

Les lichens saxicoles ont une action d'altération de la pierre, principalement par des mécanismes biochimiques et physiques.

L'altération biochimique du substrat est de loin le processus le plus important et intègre en fait trois types de mécanismes : la production d'acide et en particulier d'acide carbonique (Mellor, 1923), la sécrétion d'acides lichéniques (Ascaso *et al.*, 1976 ; Jones *et al.*, 1980 ; Wilson *et al.*, 1981) et la complexation par des agents organiques d'éléments libérés par l'altération (Schatz, 1983 ; Iskandar et Syers, 1972 ; Syers et Iskandar, 1974)

L'action physique des lichens saxicoles est surtout connue par l'action mécanique qu'exerce l'hyphes fongique sur le substrat. Cette action est d'ailleurs dépendante de la nature chimique et physique de la roche. Les roches carbonatées sont plus

facilement pénétrées que les roches siliceuses par une majorité de lichens endolithiques. La colonisation de fissures pré-existantes dans la roche permet en outre une pénétration plus rapide et plus en profondeur du symbiote fongique.

De nombreuses études ont été menées sur les lichens et leur rôle dans l'altération de la roche. Mais elles conduisaient en général à une observation qualitative des divers phénomènes d'altération engendrés par les lichens. Il y a très peu de données quantitatives précisant en particulier la pénétration lichénique par rapport à son substrat. Or, la connaissance de l'état d'altération d'un monument colonisé par des lichens passe par une connaissance très précise des valeurs de pénétration des différentes espèces. Ceci permet de répondre aux questions particulières qui sont souvent posées concernant la dégradation des monuments historiques : Quel est l'impact de leur présence sur l'altération du monument ? Faut-il garder ou enlever les lichens sur un monument ?

L'objectif de cette étude est d'acquérir des connaissances sur les lichens saxicoles et leur interaction avec leur substrat granitique mis en oeuvre dans les monuments historiques bretons.

L'originalité de l'étude est d'adapter une méthodologie révélant la présence biologique sur lame mince de roche, et de comparer trois modes d'observations à la loupe binoculaire (lumières naturelle, polarisée, ultraviolette). L'étude met l'accent sur les transformations biophysico-chimiques à l'interface lichen-roche par l'observation micromorphologique sur lames minces.

MATERIEL ET METHODES

Présentation du monument et du matériel lichénique

L'église de Penmarc'h est localisée en Bretagne dans le Finistère Sud.

L'église Saint Nonna de Penmarc'h a été édifée au XVI^{ème} siècle. Elle est construite principalement en granite local extrait d'une zone de jasant située à Kéridy, un hameau de la commune de Penmarc'h (Hallegouet, 1992).

L'église est soumise au climat océanique qui se caractérise par des températures moyennes relativement douces (12° C) et par une pluviométrie importante (644,5 mm/an) (Météo France, station de Penmarc'h 1961-1990). Elle se situe en zone rurale et proche de la mer, plus précisément à l'extrémité sud-ouest de la Bretagne à un kilomètre de l'océan atlantique.

L'influence maritime et la pollution azotée atmosphérique (due aux engrais chimiques et essentiellement aux épandages de lisiers de porcs) peuvent dans une certaine mesure favoriser la colonisation de diverses espèces lichéniques.

Les lichens étudiés sont saxicoles et colonisent majoritairement le monument.

Neuf lichens saxicoles sont étudiés : *Caloplaca* sp., *Catillaria chalybeia*, *Diploicia canescens*, *Ochrolechia parella*, *Pertusaria* sp., *Tephromela atra*, *Verrucaria tectorum*, *Verrucaria* sp. et un lichen endolithique non déterminé. Ce sont tous des lichens de type encroûtant, à l'exception de *Diploicia canescens*.

Etude morphologique in situ et en laboratoire

Les prélèvements de lichens sont effectués par carottages grâce à une foreuse à jet d'eau sous pression. Cette technique de prélèvement évite l'échauffement de la pierre, tout en ne perturbant pas trop l'implantation du lichen sur la roche. Les carottes de granite ont un diamètre de 40 mm environ et une profondeur variant de 4 à 8 centimètres selon le point de cassure du granite.

Les échantillons sont conservés au froid (4° C) avant leur préparation et la fabrication des lames minces.

Les lichens sont échantillonnés pour permettre en laboratoire leurs déterminations.

Etude micromorphologique

- Méthodologie

La technique classique de fabrication des lames minces est celle mise au point par Guilloché (1980) au laboratoire de géologie pédologie de L'Institut National Agronomique-Paris Grignon. Mais auparavant, les échantillons subissent un protocole particulier de préservation et de mise en évidence des structures biologiques présentes en surface et au sein de la roche. Seules ces étapes spécifiques sont décrites ci-dessous, ou citées de façon plus détaillées par Galsomies (1995).

1- Fixation

L'échantillon (granite + lichen) est plongé dans un bain fixant les structures biologiques (glutaraldéhyde 2,5% dans un tampon phosphate de Sørensen 0,1M-pH 7,2) pendant 6 heures. L'échantillon est mieux immergé (porosité de la pierre et thalle du lichen en surface emprisonnent des bulles d'air) si un léger vide est appliqué à l'échantillon (une heure environ) afin de permettre à l'air piégé de s'en échapper.

Cette étape est suivie par un bain de rinçage (tampon phosphate de Sørensen 0,1M-pH 7,2) pendant au moins une heure.

2- Coloration

La présence biologique dans l'échantillon est révélée par un bain de coloration (solution à 1 g/l de Calcofluor White M2R dans de l'eau milliQ) pendant 18 heures. La première demi-heure peut être effectuée sous vide pour chasser les dernières bulles d'air de l'échantillon.

3 - Rincages

Il est nécessaire après l'étape de fixation et celle de coloration, de rincer à chaque fois les échantillons dans deux bains d'eau milliQ pendant au moins une heure.

4 - Déshydratation

Cette étape permet d'éliminer toute trace d'eau dans l'échantillon (granite + lichen). C'est une étape traumatisante pour les structures biologiques qui doivent impérativement avoir été fixées.

La déshydratation s'effectue grâce à deux bains successifs d'acétone à 100%, pendant 2 heures puis 12 heures.

5 - Imprégnation

Deux essais d'imprégnation ont été réalisés en utilisant deux types de résines.

-par méthode rapide d'imprégnation sous vide, avec une résine epoxy ARALDITE AY 103 (Ciba-Geigy) et un durcisseur triéthylènetétramine HY 951 (Ciba-Geigy).

-par méthode d'imprégnation par capillarité, avec une résine polyester VESTOPAL 110 (Aldrich), un catalyseur Tertio butylperbenzoate (Fluka) et l'accélérateur naphtéate de cobalt (Fluka).

-Microscopie et photographie

Les lames minces (granite-lichens) sont observées à la loupe binoculaire en lumières transmises naturelle et polarisée, et en lumière réfléchie ultraviolette (3 lampes watts).

Les photographies sont réalisées en utilisant des films Agfacolor optima 200 ASA pour les vues en lumière polarisée et Fuji reala 100 ASA pour les vues en lumières naturelle et ultraviolette.

-Mises au point méthodologiques

Test d'imprégnation des échantillons

Les deux essais d'imprégnation ont donné de bons résultats d'inclusion des échantillons, essentiellement en raison du faible volume des échantillons et d'un vide assez poussé. Toutefois l'imprégnation sous vide par la résine Araldite AY 103 est plus rapide que l'imprégnation par capillarité avec la résine Vestopal 110.

Choix des films photographiques

Une étude portant sur l'observation optique de lames minces, formées à la fois de matériels minéral et biologique, doit prendre en compte cette hétérogénéité dans le choix des films photographiques utilisés. En effet, l'observation des caractéristiques biologique ou minérale des échantillons se fait selon des modes d'éclairage différents. La qualité des films photographiques avait déjà été évoquée par Postma et Altemüller (1990) pour l'observation en lumière ultraviolette de matériel biologique d'un sol coloré au Calcofluor White M2R. L'étude présentée ici, a montré qu'en lumière UV il était préférable de choisir une pellicule Fuji color 100 ASA, même si les temps de pause sont parfois assez longs, plutôt qu'une pellicule Agfacolor optima 200 ASA. Par contre, une pellicule Agfacolor optima 200 ASA permet d'obtenir de meilleurs clichés en vue polarisée. En lumière naturelle, il n'est pas nécessaire de choisir une qualité de pellicule à fort ASA. C'est pourquoi le film Fuji color 100 ASA a été utilisé préférentiellement.

RESULTATS

Les échantillons prélevés permettent d'observer les différents types de relation entre les lichens saxicoles (épilithiques, endolithiques) et leur substrat.

En lumière naturelle, la distinction entre la structure fongique du lichen colonisant la roche et ses fissures n'est pas toujours évidente. Toutefois, la matière biologique tend vers une couleur un peu plus brun foncé.

Des observations en lumière polarisée permettent de préciser dans une certaine mesure la présence lichénique à l'intérieur d'une roche, puisque les minéraux seront réfringents à la lumière polarisée alors que les éléments biologiques ne seront jamais réfringents. Par différence il est donc possible de visualiser le lichen. Mais ce mode d'éclairage ne permet pas d'observer les hyphes fongiques du lichen colonisant des fissures. La lumière polarisée est surtout utilisée pour caractériser les minéraux qui constituent une roche et permet d'effectuer une étude pétrographique précise.

Le colorant fluorochrome Calcofluor White M2R apparaît fluorescent à certaines longueurs d'ondes du visible. Sous rayonnement UV (340-380), il est principalement bleu violet pour le champignon du lichen (Postma et Altmüller, 1990). L'ultraviolet permet d'obtenir un meilleur contraste avec les résines utilisées; ce sera donc dans ces conditions que le lichen est le mieux distingué de la fraction minérale.

Seuls les exemples de l'interaction lichen-roche pour *Ochrolechia parella* et *Tephromela atra* sont illustrés par des photographies en couleur pour les observations sur lame mince en lumières naturelle, polarisée et ultraviolette.

Caloplaca sp.

Le thalle des *Caloplaca* est dit encroûtant, épilithique.

Le rayonnement UV révèle très bien ce caractère épilithique, puisque la fluorescence reste limitée à la structure externe du thalle, sans aucun signe de pénétration en profondeur dans la roche. La couche gonidiale reste distincte de l'ensemble du thalle fluorescent. Les amas de feuillettes des micas situés à l'interface lichen-roche ne sont pas colonisés par le lichen.

Catillaria chalybeia (Borr.) Massal.

Le thalle est très fin, inférieur au dixième de millimètre d'épaisseur, parfois même très peu développé à l'interface de la roche. Dans ce cas, seule la présence d'apothécies noires (0,2 mm de diamètre) permet d'indiquer sa colonisation sur la roche.

Les feldspaths et les quartz associés en plages ne semblent pas altérés. La présence de quelques muscovites est observée. La roche présente de nombreuses fissures avec en particulier des macrofissures de 0,1 mm de large.

L'observation sous UV révèle une fluorescence du thalle et pas des apothécies. L'épaisseur du thalle très fine par endroit est ainsi d'autant mieux mise en évidence. Les hyphes fongiques ne pénètrent pas entre les paquets de feuillettes des muscovites se trouvant à l'interface de la roche. Par contre, leur présence est visible par fluorescence dans la porosité microfissurale jusqu'à 1,2 mm de profondeur dans le granite. La couleur ocre (fer endogène) de ces fissures atteste du caractère endémique de la fissuration. Il est à noter que le thalle ne semble pas pour autant coloniser les macrofissures de la roche.

Diploicia canescens (Dicks.) Massal.

Son thalle est dit placodioïde et il recouvre la surface externe du granite. En lumière naturelle, la structure phylliteuse des micas est facilement observée. Les paquets de feuillettes des micas orientés parallèlement à la surface de la roche sont écartés les uns des autres. Sans la présence physique du lichen recouvrant le mica, une partie importante de ce dernier serait déjà exfoliée.

La lumière polarisée révèle des muscovites avec ses couleurs caractéristiques de brun à irisé vert et rose. Les muscovites sont à orientation de feuillettes soit parallèlement soit perpendiculairement à la surface. Les feuillettes des muscovites orientés perpendiculairement et se trouvant juste sous la base du thalle ne présentent pas de caractères de dissociation.

Grâce à l'observation sous UV, des hyphes fongiques sont mis en évidence entre les amas de feuillettes des biotites, aussi bien pour ceux à orientation parallèle et perpendiculaire à la surface, du moment que ces micas sont situés à l'interface. L'observation sous UV démontre plus précisément la pénétration du lichen entre les amas de feuillettes perpendiculaires à la surface, alors que l'observation de la lame mince par les deux autres modes d'éclairages (naturelle et polarisée) n'a pas révélé d'écartement entre les paquets de feuillettes.

Ochrolechia parella (L.) Massal.

L'observation en lumière naturelle permet de distinguer le thalle d'*Ochrolechia parella* caractérisé par un aspect verruqueux et de nombreuses et grandes apothécies (plus d'un millimètre de diamètre).

La roche est parcourue de fissures parallèles à la surface de l'échantillon surtout présentes en abondance dans la partie la plus externe de la carotte. Le réseau fissural sous le thalle du lichen est important et l'état de fissuration de la roche peut atteindre jusqu'à 100 µm de porosité fissurale (fig. 1). Le lichen est distingué par ce mode d'éclairage jusqu'à 0,7 mm de profondeur.

Il y a une micro-division des feldspaths sous l'effet de l'action pénétrante du lichen, et en même temps il y a une action chimique de transformation du minéral avec des états d'altérations plus ou moins avancés. Vers la partie la plus externe de l'échantillon, il y a une prise en masse des produits de l'altération des feldspaths (fig. 2).

La même vue étudiée cette fois en lumière UV, permet de voir très distinctement le lichen au sein de la roche. Il apparaît très nettement que les hyphes fongiques colonisent le réseau fissuré de la roche. Cette technique d'observation donne une meilleure précision de la limite de pénétration du lichen dans la roche. L'hyphe fongique est présente dans les macro-fissures mais aussi au niveau de la microporosité entre deux plans de clivages de minéraux, par exemple en délimitant un minéral de quartz. La présence fongique est de ce fait constatée jusqu'à 1,5 mm de profondeur dans le granite (fig. 3). Il peut toutefois se retrouver encore plus en profondeur (2,95 mm) lorsqu'il utilise une fissure pré-existante (vue non montrée).

Pertusaria sp.

Comme pour tous les *Pertusaria*, le thalle est encroûtant et peu épais (0,5 mm environ). Il colonise toutes les irrégularités de la surface de la roche. En lumière naturelle, les micro-divisions des minéraux sont visibles.

L'observation en lumière polarisée indique la présence de liserets de croissance interminéral. Ces liserets sont en fait endogènes à la roche et sont connus pour être des facteurs de résistance des minéraux qui sont alors très difficiles à fissurer. La partie minérale la plus externe de l'échantillon est constituée de petits cristaux de quartz assemblés en plage. Ce n'est qu'à partir d'un millimètre de profondeur que quelques muscovites et plagioclases sont observés. Les minéraux ne semblent pas vraiment altérés, même au niveau de la surface des quartz au contact direct de la base du thalle.

L'observation en UV met en évidence la pénétration du lichen dans les fissures de la roche délimitant des plages de quartz, mais aussi au niveau des liserets de croissance interminéral (quartz). Par contre, les muscovites et les feldspaths plus en profondeur (se trouvant tout de même parfois au contact d'une fissure colonisée par l'hyphe fongique) ne semblent pas altérés par le champignon. *Pertusaria* sp. accélère ainsi la désorganisation des minéraux de la roche jusqu'à presque 2 mm en profondeur mais sans qu'il y ait d'altération notable.

Tephromela atra (Huds.) Ach.

Son thalle épais (jusqu'à 1 mm voir 2 mm) est bien visible sur lame mince en lumière naturelle. Les apothécies avec l'hyménium noir et l'hypothécium rouge violacé caractérisent bien *Tephromela atra*. Son thalle est connu pour être très adhérent au substrat, et pourtant il n'est pas endolithique. Toutefois, par endroit la base du thalle semble à peine effleurer la roche (fig. 4).

L'observation en lumière polarisée montre que le thalle n'adhère pas à la surface des grains de quartz et que la roche présente une micro-division des minéraux. Des fragments de feldspaths sont détachés de la surface de la roche. Ils ne semblent pas altérés, à part peut-être vers leur partie supérieure (au contact de la base du thalle lichénique) (fig. 5). Le réseau de fissures est visible au moins jusqu'à 2,3 cm en profondeur. Ces fissures présentent pour la plupart une couleur ocre qui est rarement du fer endogène à la roche. En effet, l'utilisation de la lumière UV aurait précisé d'une manière certaine si de la matière organique était présente dans l'échantillon minéral.

En UV, la fluorescence du colorant est localisée en surface au niveau du thalle. Les hyphes fongiques ne semblent pas pénétrer directement la roche, ni utiliser les fissures pourtant nombreuses pour pénétrer en profondeur la roche granitique. Ils sont pourtant capables de coloniser les espaces entre les paquets de feuillettes de biotite se trouvant juste à l'interface. Le thalle favorise la dissociation des feldspaths déjà fragilisés par une micro-division endogène. Il pénètre de 0,4 mm à peine dans la roche (fig. 6). Dans la mesure où le lichen reste en place, il peut même jouer un rôle de cohésion des minéraux dissociés du reste de la roche. Cela permet ainsi d'éviter, du moins momentanément, une relative perte en poids de la roche et par delà du monument.

Verrucaria tectorum Koerb.

Le thalle donne une impression de régularité en surface, avec une épaisseur jusqu'à 0,25 mm. Il semble être mélanisé, ce qui permet de le distinguer très facilement en lumière naturelle par rapport au substrat granitique, puisqu'il apparaît noir.

Cette même vue observée en lumière polarisée présente essentiellement des feldspaths et quartzs non altérés; avec par endroit dans les feldspaths des inclusions de muscovites ce qui tendrait à démontrer une altération pneumatolithique.

Le rayonnement UV permet seulement de mettre en évidence la partie la plus externe du thalle. Il semblerait donc que le colorant ne puisse se fixer que sur la zone externe du thalle. La médulle présentant un aspect mélanisé noir semble opaque au colorant fluorochrome choisi.

Les hyphes fongiques pénètrent la roche grâce à de très larges fissures, vraisemblablement déjà préexistantes. Il a été observé une valeur de pénétration allant jusqu'à 0,7 mm.

Verrucaria sp.

Le thalle a une épaisseur (jusqu'à 1 mm) plus ou moins homogène et suit les irrégularités en surface de la roche.

La roche montre également une micro-division des minéraux. Des grains de feldspaths sont même détachés du reste de la roche. Le lichen donne ainsi l'impression de faire corps avec ces fragments et de les intégrer à la structure de son thalle. Les feldspaths semblent altérés.

La vue en UV montre que le lichen pénètre jusqu'à 0,6 mm les feldspaths localisés en surface. Le lichen ne semble pas utiliser les fissures pour une pénétration plus en profondeur.

La présence lichénique est également clairement visible entre les paquets de feuillettes du mica.

Lichen endolithique (non déterminé)

La lumière naturelle montre bien la forte micro-division de la roche. Le thalle est fin, n'excède pas 0,1 mm d'épaisseur. Il est endolithique.

La lumière polarisée permet de voir une division très importante des feldspaths, formant un réseau de fissures très grossièrement quadrangulaire et qui devient parallèle à la surface vers la partie la plus externe de l'échantillon.

En UV, le thalle apparaît de couleur bleu vif et délimite toutes les zones micro-fissurées. Il favorise notamment la décohésion des plages de quartz localisées à l'interface du lichen et altère les zones micro-fissurées des feldspaths les plus externes. Sa présence est encore observée au niveau d'un feldspath à 1,8 mm de l'interface.

Cette étude a permis de quantifier la pénétration de ces espèces lichéniques (saxicoles) par rapport au granite. Les valeurs sont reportées dans le tableau n°1, qui exprime par ordre décroissant la pénétration du granite par certains lichens colonisant l'église Saint Nonna de Penmarc'h.

Tableau 1 : Valeurs de pénétrations maximales exprimées en millimètres.
Observation sur lames minces de granite colonisé par des lichens

Lichens	mm	
<i>Pertusaria sp.</i>	2	
lichen endolithique	1,8	3 cm dans fissures
<i>Ochrolechia parella</i>	1,5	
<i>Catillaria chalybeia</i>	1,2	
<i>Verrucaria tectorum</i>	0,7	
<i>Verrucaria sp.</i>	0,6	
<i>Tephromela atra</i>	0,4	
<i>Diploicia canescens</i>	0	4 cm dans fissures
<i>Caloplaca sp.</i>	0	

DISCUSSION

Les premières études sur le rôle des lichens dans l'altération du substrat rocheux insistent sur une action mécanique du thalle lichénique par rapport à son substrat. Puis, d'autres auteurs ont montré que l'interface lichen-roche pouvait aussi être le site d'activité chimique importante due aux excréments d'acides organiques de l'hyphe fongique avec des propriétés chélatantes (Jones et Wilson, 1985).

Ainsi parmi les lichens qui colonisent les monuments, il est important de distinguer les espèces qui défigurent les monuments d'une manière esthétique, de celles qui provoquent réellement des dommages physiques et chimiques (Seaward *et al.*, 1989).

La plupart des études qui se sont intéressées à la zone de contact entre les lichens et leur substrat rocheux ont utilisé la microscopie optique (lumière naturelle), la microscopie électronique à transmission et à balayage (Purvis *et al.*, 1987).

Ascaso *et al.* (1985) soulignent qu'il est parfois difficile d'évaluer l'épaisseur d'un thalle (*Haematomma sp.*) par rapport à son substrat (calcaire). Ils évoquent ainsi les limites d'une observation de l'interface lichen-roche par microscopie optique (lumière naturelle). L'introduction d'une technique complémentaire à la microscopie, par la fluorescence peut permettre des progrès notables. A l'origine, les colorants fluorescents ont été testés pour contraster la porosité des sols. C'est une technique introduite par Werner (1962) puis adaptée en analyse d'image morphométrique par Murphy *et al.* (1977) ou par Hartmann *et al.* (1992) au niveau du mixage des lumières en utilisant le colorant fluorochrome Uvitex OB. D'autres auteurs ont utilisé ce même principe d'ajouter un colorant (non fluorescent) directement dans la résine afin de visualiser la porosité libre dans des échantillons de roches (Jeannette et Hammecker, 1993). Par contre, certains colorants fluorochromes (Mg-ANS, Acridine orange) ont été recommandés pour colorer des structures biologiques (Tippkötter, 1986). Cette fois le principe est différent puisque le colorant se fixe sur l'échantillon avant l'imprégnation. Mais d'autres auteurs (Prieto *et al.*, 1994) ont préféré utiliser des solutions colorantes (bleu de méthylène-acide lactique ou bleu de toluidine-borax) du matériel biologique (lichens) directement sur lames minces.

Cette étude a permis de préciser le travail déjà approfondi de Postma et Altmüller (1990) sur les caractéristiques de coloration du fluorochrome Calcofluor White M2R par rapport aux organismes. En fait, ces auteurs ne s'étaient intéressés qu'aux bactéries, champignons, racines et matériel argileux du sol. Cette étude démontre que les caractéristiques de fixation du colorant et ses qualités de fluorescence se conservent en présence de l'association symbiotique du champignon (lichen). Toutefois, les algues ne semblent pas fixer ou moins intensément le colorant; ceci est assez net si l'on observe la couche gonidiale entre le cortex et la zone médullaire fongique du thalle hétéromère épais de *Caloplaca sp.* Cette étude révèle également que la présence de pigments dans les organismes peut perturber la fluorescence. Ainsi, l'hypothécium des apothécies de certains lichens (*Tephromela atra*) ou bien l'aspect mélanisé de la zone médullaire du thalle de certains lichens (*Verrucaria tectorum*) sont autant de structures biologiques réfractaires à ce type de coloration. Toutefois, malgré ces restrictions, cette technique apporte indéniablement des avantages quant à l'observation visuelle sur lame mince de roche de la présence des lichens. La technique d'observation sous rayonnement ultraviolet a même permis pour certains lichens (*Catillaria chalybeia*) de visualiser plus sûrement le thalle du reste de la roche. Ainsi un thalle dit endolithique, n'excédant pas 0,1 mm d'épaisseur en surface de la roche (lichen endolithique), est très facilement révélée par fluorescence.

Les observations en lumière UV ont montré clairement une présence de l'élément fongique du lichen jusqu'à plusieurs millimètres de profondeur sur granite; alors qu'en lumière naturelle ou polarisée les observations de cette présence sont parfois moins aisées (Piervittori et al., 1991). L'observation de la présence lichénique en lumière ultraviolette (lame mince granite-*Ochrolechia parella*) permet d'obtenir une précision deux fois plus grande par rapport à la même observation en lumière naturelle. De ce fait, il a été possible de mesurer précisément la pénétration lichénique dans la roche. L'ordre de grandeur de ces valeurs de pénétration lichénique sur granite confirme les travaux effectués sur roches siliceuses (Salvadori et al., 1990). Des valeurs millimétriques y étaient plutôt citées par rapport aux valeurs centimétriques sur roches carbonatées (Gehrmann et al., 1988), bien que Jatton et al. (1985) aient observé l'association de *Lecanora atra* et *Verrucaria maura* pénétrant jusqu'à un centimètre au coeur d'un granite non altéré, mais vraisemblablement fissuré. Les valeurs de pénétration sont tout de même fonction de l'état de fragilisation du granite, même si cette étude a montré que l'état fragilisé endémique de la roche (fissures pré-existantes) ne favorisait pas toujours forcément une colonisation, selon les espèces de lichens étudiées, plus en profondeur dans la roche. Les altérations de micas et de feldspaths ont été observées pour certains lichens colonisant leur surface.

CONCLUSION

Cette étude a montré, pour la première fois, l'interaction lichens-roche sur lames minces par des observations optiques mettant en évidence la présence lichénique par coloration fluorochrome. Le Calcofluor White M2R n'est pas spécifique de toutes les structures constituant le lichen (médulle mélanisée, apothécies) ; mais son utilisation par cette technique reste très efficace pour une visualisation du lichen dans la roche.

L'originalité de l'observation en lumière réfléchie UV ainsi que la plus grande précision obtenue dans la visualisation d'une présence du symbiote fongique dans la roche ont été démontrées.

Les fissures pré-existantes ne semblent pas toujours être la voie principale empruntée par l'hyphe fongique pour pénétrer le substrat et lui permettre d'atteindre plus en profondeur le coeur de la roche. Mais la pénétration par phénomène direct a aussi été démontrée soit par la décohésion des minéraux de surface, soit par une action chimique des lichens induisant la transformation des feldspaths. Les lichens participent également à l'écartement des amas de feuillettes des micas de surface.

Il apparaît donc une différence au niveau des relations substrat-lichens. Certaines espèces (*Caloplaca* sp., *Diploicia canescens*) sont présentes en surface mais absentes dans la roche, sauf par l'existence de fissures déjà formées. D'autres espèces sont présentes à des profondeurs diverses, de l'ordre de quelques millimètres par des mécanismes directs (physiques et biochimiques) d'altération de la roche ou de plusieurs centimètres si la voie de pénétration est une fissure endogène.

Il est donc possible à l'échelle du monument d'établir une cartographie des zones particulièrement soumises à une altération lichénique. Cela peut également permettre de prendre ou non la décision de les éliminer des façades externes des monuments en granite. Cette étude a montré que très souvent les fragments de minéraux, dissociés de la surface de la roche, faisaient partie intégrante de la structure des lichens, ce qui avait aussi été montré par Ascaso et al. (1990). Par conséquent, prendre la décision de les éliminer reviendrait à accepter une perte de matériel minéral du monument. Il serait donc plutôt souhaitable de prévenir une éventuelle colonisation ou prolifération de lichens sur les monuments (traitement lichénicide).

BIBLIOGRAPHIE

- ASCASO C., GALVAN, J. & ORTEGA C., 1976 - The pedogenic action of *Parmelia conspersa*, *Rhizocarpon geographicum* and *Umbilicaria pustulata*. *The Lichenologist*, 8, 151-171.
- ASCASO C., 1985 - Structural aspects of lichens invading their substrata. In : Vicente C., Brown D.H., Legaz E. (eds), *Surface physiology of lichens*. Universidad Complutense, Madrid, 87-113.
- ASCASO C., SANCHO L.G., & RODRIGUEZ-PASCUAL C., 1990 - The weathering action of saxicolous lichens in maritime Antarctica. *Polar Biol.*, 11, 33-39.
- BERTHELIN J. & ROBERT M., 1986 - Role of Biological and Biochemical Factors in Soil Mineral Weathering. *Soil Sc. Soc. of Am.*, "Interactions of Soil Minerals with Natural Organics and Microbes", 17, 453-495.
- FRY E.J., 1924 - A suggested explanation of the mechanical action of lithophytic lichens on rocks (Shale). *Ann. Bot. (London)*, 28, 175-196.
- FRY E.J., 1927 - The mechanical action of crustaceous lichens on substrata of Schale, Schist, Gneiss, Limestone and Obsidian. *Ann. Bot. (London)*, 41, 437-460.
- GALSOMIES L., 1995 - *Le rôle du facteur biologique dans l'altération de monuments historiques en granite (Bretagne)*. Thèse de l'Université Paris XII-Val de Marne.
- GEHRMANN C., PETERSEN K. & KRUMBEIN W.E., 1988 - Silicole and calcicole lichens on jewish tombstones. Interactions with the environment and biocorrosion. In : "6th International Congress. on Deterioration and Conservation of Stone", Torun, 33-38.
- GUILLORE P., 1980 - Méthode de fabrication mécanique et en série des lames minces. *INAPG.*, multigr., 22p.
- HALLEGOUET B., 1992 - *Terroirs et monuments de France "La Bretagne"*. Ed. BRGM., 66-72.
- HARTMANN C., TESSIER D. & WILDING L.P., 1992 - Simultaneous use of transmitted and incident ultraviolet light in describing soil microfabrics. *Soil Science Society of American Journal*, 56, (6), 1867-1870.
- ISKANDAR I.K. & SYERS J.K., 1972 - Metal-complex formation by lichen compounds. *J. Soil Sci.*, 23, 255-265.

- JATON C., ORIAL G. & BRUNET A., 1985 - Actions des végétaux sur les matériaux pierreux. In : "Ve congrès international sur l'altération et la conservation de la pierre", 2, 577-586.
- JEANNETTE D. & HAMMECKER C., 1993 - Importance des structures de porosité dans les altérations des pierres des monuments. Coll. "Sédimentologie et Géochimie de la surface" à la mémoire de Georges Millot, 307-319.
- JONES D., WILSON M.J. & TAIT J.M., 1980 - Weathering of a basalt by *Pertusaria corallina*. *The Lichenologist* 12, (3), 277-289.
- JONES D. & WILSON M.J., 1985 - Chemical activity of lichens on mineral surfaces - a review. *International Biodeterioration*, 21, (2), 99-104.
- MARKET B., 1993 - *Plants as biomonitors. Indicators by Heavy Metals in the terrestrial Environment*, 644 p, edited by Bernd Market.
- MELLOR E., 1923 - Lichens and their action on the glass and leadings of church windows. *Nature*, London, 25, 299-30.
- MURPHY C.P., BULLOCK P. & TURNER R.H., 1977 - The measurement and characterization of voids in soil thin sections by image analysis. Part I. Principles and techniques. *J. Soil Sci.*, 28, 498-508.
- OZENDA P. & CLAUZADE G., 1970 - *Les lichens, étude biologique et flore illustrée*. Masson et Cie (éd.), 801p.
- PIERVITTORI R., GALLO L.M. & LACCISAGLIA A., 1991 - Analisi qualitative dell' Interfaccia Lichene-Substrato litico : Metodologie con il microscopio polarizzatore. *Giornale Botanico Italiano*, 12, (3), 256.
- POSTMA J. & ALTEMÜLLER H.-J., 1990 - Bacteria in thin soil sections stained with the fluorescent brightener calcofluor white M2R. *Soil Biol. Biochem.* 22, (1), 89-96.
- PRIETO B., RIVAS M.T. & SILVA B.M., 1994 - Lichen-induced weathering of granite buildings in Galicia (northwest Spain). In : "EC Environmental Research Workshop on Degradation and Conservation of Granitic Rocks in Monuments", Santiago de Compostela, 28-30 november 1994, in print.
- PURVIS O.W., ELIX J.A., BROOMHEAT J.A. & JONES G.C., 1987 - The occurrence of copper-norstictic acid in lichens from cupriferous substrata. *The Lichenologist*, 19, 193-203.
- SALVADORI O., PINNA D. & GRILLINI G.C., 1990 - Deterioration induced by lichens on volcanite of the Vulsini complex (Central Italy). In : *Prepr. Int. Meeting "Lavas and Volcanic Tuffs"*, 215-225, Easter Island, Chile.
- SCHATZ C., 1963 - Soil micro-organisms and soil chelation. The pedogenic action of lichens and lichen acids. *A. agric. Fd. Chem.*, 11, 112-118.
- SEAWARD M.R.D., GIACOBINI C., GUILIANI M.R. & ROCCARDI A., 1989 - The role of lichens in the biodeterioration of ancient monuments with particular reference to central Italy. *Int. Biodeter.*, 25, 49-55.
- SMITH A.L., 1921 - *Lichens*. Cambridge University Press, Cambridge.
- SOLLAS W.J., 1980 - *On the action of a lichen on limestone*. Report of the British Association for the Advancement of Science, 586p.
- SYERS J.K. & ISKANDAR I.K., 1974 - Pedogenetic significance of lichens. In "The lichens" (V. Ahmadjian and M.E.Hale, eds). Chap. 7, 225-248. London, New-York : Academic Press.
- TIPPKÖTTER R., RITZ K. & DARBYSHIRE J.F., 1986 - The preparation of soil thin sections for biological studies. *J. Soil Sci.*, 37, 681-690.
- VAN HALUWYN C., ASTA J., BEGUINOT J., BOTINEAU M., DERUELLE S., LEROND M. & ROUX C., 1986 - Lichens et environnement. Quelques travaux français depuis 1970. Progrès récents en lichénologie. Journée d'étude du 24 janvier 1986. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 133, Actualités Botaniques, 1986-2, 81-112.
- WERNER J., 1962 - Über die herstellung fluoreszierender Bodenanschliffe. *Z. Pflanzenern hr. Düng. Bodenk.*, 99, (44), 144-150.
- WILSON M.J., JONES D. & HARDY W.J., 1981 - The weathering of serpentinite by *Lecanora atra*. *The Lichenologist*, 31, (2), 167-176.

Photo 1 : *Ochrolechia parella*. Observation lame mince en lumière naturelle. (ap : apothécie, th : thalle)

Photo 2 : *Ochrolechia parella*. Observation lame mince en lumière polarisée. (F : feldspath, Q : quartz)

Photo 3 : *Ochrolechia parella*. Observation lame mince en lumière ultraviolette.

Photo 4 : *Tephromela atra*. Observation lame mince en lumière naturelle. (ap : apothécie, th : thalle, hy : hyménium, hyp : hypothécium)

Photo 5 : *Tephromela atra*. Observation lame mince en lumière polarisée. (F : feldspath, Mb : mica biotite)

Photo 6 : *Tephromela atra*. Observation lame mince en lumière ultraviolette.

Chaque barre sur les photos (2, 3, 5, 6) représente 500µm.

BREVE INTRODUCTION AU LANGAGE DE LA MICRO-PHYTOSOCIOLOGIE

Jean BEGUINOT
12, rue des Pyrénées
F-71200 LE CREUSOT

Le choix des modes d'expression (langage au sens large) pour une discipline scientifique entretient évidemment une certaine intimité avec les objectifs et modes de pensée que se fixe cette discipline.

Au-delà de cette remarque, banale dans sa généralité, il peut être intéressant et suggestif d'examiner ce qu'il en est, concrètement, pour des disciplines particulières.

On se propose d'aborder brièvement la question du choix du langage en phytosociologie et les implications qui en découlent, notamment en ce qui concerne le volet "diagnostique" de la phytosociologie. On sera ainsi amené à montrer l'intérêt d'employer un langage "mixte" réunissant les modes qualitatif et quantitatif dans l'expression du diagnostic phytosociologique (et plus précisément micro-phytosociologique).

A PROPOS DES QUALITES SOUHAITABLES D'UN LANGAGE

Parmi les qualités attribuables, de manière générale, à un mode d'expression, on peut citer, d'une part des caractéristiques habituellement évoquées pour une mesure :

- précision,
 - fidélité (qui, jointe à la précision théorique, définit le degré de précision effectif),
 - éventuellement, justesse (quand on ne travaille pas en comparatif);
- d'autre part et, sans doute prioritairement ici,
- pouvoir évocateur.

Le pouvoir évocateur ne pose guère de problème dans l'expression de phénomènes mono-paramétriques, comme c'est souvent le cas en physique : on peut, par exemple, discourir de manière tout à fait évocatrice sur la vitesse d'un quelconque mobile en donnant simplement sa valeur mesurée, sans nécessité de recourir à quelque autre commentaire. Dans ce cas les chiffres parlent d'eux-mêmes.

En revanche, dans les sciences de la nature, où l'on a essentiellement affaire à des phénomènes complexes, très multiparamétriques, il ne suffit plus seulement d'être juste et précis, il faut encore et même d'abord que le discours fasse sens, afin qu'il soit déjà compris avant même d'être apprécié dans sa précision. (Noter que la puissance évocatrice d'un langage est une notion relative, qui dépend de la "compétence" (= culture) du lecteur).

Prenons l'exemple, trivial mais significatif, de la localisation géographique d'un site. Le discours précis préférera le mode d'expression quantitatif, en termes de valeurs de latitude et de longitude. Mais ce savoir, surtout dans ses décimales, n'est guère évocateur qu'à l'esprit du spécialiste; on entend rarement le commun des mortels se référer aux coordonnées géographiques pour préciser son lieu de résidence. Une référencement qualitative, typologique, rendant compte, par exemple, du rattachement administratif du lieu (en termes de région, département, voire arrondissement...) est bien plus évocatrice - quoique moins précise. En fait, on voit bien, à l'évidence, que pouvoir évocateur et précision entretiennent en général des relations conflictuelles. Plus les catégories sont compréhensives, réductrices donc imprécises, plus elles sont susceptibles d'être évocatrices : pour la plupart, la région Bourgogne parle plus à l'esprit que l'arrondissement d'Autun, mais le renseignement est en soi moins précis.

Cette opposition entre pouvoir évocateur et précision d'un même mode d'expression (un peu analogue linguistique des incompatibilités relatives que gèrent, en micro-physique, les relations d'incertitude d'Heisenberg!) peut conduire, quand nécessaire, à adopter une **solution linguistique "mixte"**. Mixte mais nullement mitigée, bien au contraire plutôt synergétique, car réunissant en efficace symbiose :

- le pouvoir évocateur d'une référencement qualitative,
- la précision complémentaire apportée par un additif quantifié.

Pour rester dans le domaine de la localisation géographique, un positionnement exprimé en "langage mixte" sous la forme : "80 km au SSE de Dijon" est à la fois évocateur par sa ducale référence et convenablement précisé par la donnée chiffrée et orientée complémentaire. L'intérêt du discours mixte est ici tellement évident que chacun le choisit spontanément : il cumule les avantages des modes d'expression qu'il réunit sans guère subir les inconvénients propres à chacun d'eux.

UN LANGAGE NOUVEAU POUR UNE DISCIPLINE NOUVELLE : LE DIAGNOSTIC MICRO-PHYTOSOCIOLOGIQUE

Passons donc à présent à la question des choix de langages en Phytosociologie. Qu'il s'agisse de la Synsystème descriptive en elle-même ou de son utilisation comme référentiel pour le diagnostic socio-écologique, la Phytosociologie a d'emblée adopté le langage "qualitatif" en construisant un système typologique hiérarchisé, de structure très similaire à

l'architecture de la Systématique classique. Ce choix pour le qualitatif va de soi, compte tenu de la complexité descriptive de la végétation (encore qu'en son temps, ce point de vue ait généré, comme chacun sait, les excessives foudres des écoles continuistes).

Avec ses unités élémentaires, labélisées chacune par sa composition floristique moyenne d'une part, ses significations écologique et chorologique d'autre part, la Synsystématique parle un langage "qualitatif" évocateur pour l'utilisateur décemment familiarisé.

La précision de ce discours, son "pouvoir séparateur écologique", correspondent, bien entendu, à l'écart écosociologique compris entre deux unités élémentaires adjacentes (associations ou syntaxons-élémentaires). Cet écart ne saurait être réduit sans aboutir à une pulvérisation "jordanisante", amenuisant la valeur évocatrice écologique des sous-unités alors créées, sans préjudice du redoutable exercice mnémotechnique auquel seraient alors soumis les cerveaux utilisateurs. Heureusement, dans nombre de cas, le degré limité de précision diagnostique de la phytosociologie usuelle se révèle, en fait, suffisant et tout excès de zèle serait alors inutile.

Cependant, il est déjà parfois - et il sera de plus en plus souvent - demandé à la Phytosociologie de tenter d'**aller plus loin dans la précision du diagnostic socio-écologique** - sinon dans l'absolu, au moins de manière comparative ("analyse micro-phytosociologique différentielle").

En pratique, il s'agit de pouvoir détecter et interpréter des écarts écologiques sensiblement inférieurs à ceux séparant deux unités élémentaires adjacentes. Car il n'y a pas de "no man's land" écologique entre deux unités élémentaires contiguës et ces "intervalles inexplorés" par la phytosociologie usuelle ne sont pas toujours sans conséquences pour l'aménageur forestier, pastoraliste, agronome ou même chercheur plus fondamentaliste. Ces mêmes utilisateurs souhaiteront, en outre, que ces diagnostics plus fins puissent être jaugés quant à leur signification statistique, grâce à la donnée complémentaire de leurs intervalles de confiance. Souhait compréhensible lorsque les décisions susceptibles de découler de ces diagnostics fins s'accompagnent de conséquences financières ou simplement spéculatives appréciables. Dans ces circonstances, la Phytosociologie classique, seulement qualitative, ne peut apporter réponse adéquate, tant par construction que par langage.

C'est là que, rejoignant nos remarques préliminaires, on peut attendre d'une nouvelle démarche, accompagnée d'un nouveau langage - mixant qualitatif et quantitatif - le bénéfice nouveau d'une plus grande finesse analytique sans pour autant perdre la valeur évocatrice du langage purement typologique antérieur. Il doit être clair que cette approche diagnostique "micro-phytosociologique" n'est pas destinée à se substituer à la Phytosociologie classique, par ailleurs souvent suffisante, mais à la compléter quand plus de précision et de rigueur correspondante sont vraiment requises.

Dans cette perspective de filiation, il ne serait pas souhaitable que le diagnostic micro-phytosociologique raisonne différemment, sur le fond, de son aîné classique, largement utilisé. Ne serait-ce que parce que la part qualitative du nouveau discours micro-phytosociologique ne peut, raisonnablement, que rester ancrée au référentiel synsystématique existant et familier.

Dans le cadre du diagnostic micro-phytosociologique envisagé ici, le positionnement socio-écologique d'un site est donc exprimé par :

- l'énoncé de - ou plus généralement des - unités élémentaires (associations) les plus voisines floristiquement du site considéré (part qualitative, écologiquement évocatrice, du diagnostic);
- complété et précisé par le calcul des distances floristiques respectives du site à chacune de ces unités élémentaires de référence (part quantitative du diagnostic, permettant d'affiner le statut sociologique précis du site).

On accède ainsi, par ce mode d'expression mixte, à une localisation socio-écologique plus précise d'un site de végétation que celle permise par la classique procédure de rattachement univoque à l'unité de référence estimée être la plus voisine de la liste floristique du site.

Théorie et démarche pratique du diagnostic micro-phytosociologique ont déjà été décrites par ailleurs (Béguinot, 1989, 1992); nous n'entrerons pas ici dans plus de détails. Une autre présentation du présent colloque donne, au reste, une illustration pratique des possibilités d'analyse diagnostique affinées offertes par la démarche micro-phytosociologique différentielle. On y montre que des variations écologiques bien inférieures à celles séparant deux associations adjacentes sont effectivement détectables - et leurs significations statistiquement validables - grâce à l'analyse micro-phytosociologique.

L'exemple choisi (variations des caractéristiques écologiques du substrat corticole en fonction de l'épaisseur des écorces, estimées à partir du couvert bryo-lichénique), présente pour nous un intérêt essentiellement spéculatif, mais on imagine aisément les possibilités d'extrapolation vers des études orientées sur des objectifs plus pratiques.

BIBLIOGRAPHIE

- BÉGUINOT J., 1989. Une méthode d'exploitation probabiliste de la typologie phytosociologique. *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun*, (130), 21-32.
- BÉGUINOT J., 1992. Une méthode d'approche quantifiée du diagnostic phytosociologique. *Bull. Ecol.*, (23), 139-149.

LA COLONISATION BRYO-LICHENIQUE CORTICOLE COMME REVELATEUR DE L'EVOLUTION PHYSICO-CHEMIQUE DES ECORCES. ETUDE DE LA SENSIBILITE DE LA METHODE.

Jean BEGUINOT
12, rue des Pyrénées
F-71200 LE CREUSOT

RESUME

Des mesures directes suggèrent que les caractéristiques physico-chimiques des écorces d'une même essence évoluent significativement avec leur épaisseur (c'est-à-dire avec le diamètre du tronc au niveau du prélèvement; Legrand, 1991). Le couvert bryo-lichénique corticole, a priori sensible à ces caractéristiques du substrat, doit donc pouvoir être également exploité comme révélateur de l'évolution physico-chimique des écorces, outil d'utilisation commode, en pratique, sur le terrain.

C'est ce que confirment quelques essais de diagnostic phyto-sociologique de la végétation corticole qui mettent bien en évidence, notamment, l'oligotrophie croissante des écorces de chênes avec l'augmentation de leur épaisseur.

Ceci établi et au-delà de ces prémisses favorables, il convient encore de s'interroger sur le caractère généralisable ou non de l'approche phytosociologique comme outil diagnostique de l'évolution des propriétés du substrat. En particulier, cette approche conserve-t-elle une sensibilité suffisante quel que soit le contexte où elle est appliquée? Plus précisément, une contrainte sévèrement uniformisante sur la végétation épiphytique telle que la xéricité atmosphérique ne risque-t-elle pas de réduire excessivement la sensibilité de cette végétation aux qualités de l'écorce?

On montre, ci-après, que cette crainte n'est pas fondée, à condition toutefois d'utiliser une approche quantifiée du diagnostic phytosociologique. Une telle approche bénéficie, en effet, d'un pouvoir séparateur bien plus aigu et, donc, d'une finesse d'analyse bien supérieure aux possibilités offertes par le diagnostic phytosociologique mental habituel. Le recours au diagnostic phytosociologique quantifié permet, non seulement de détecter fiablement des variations du couvert végétal d'amplitudes bien inférieures à celles séparant deux associations adjacentes, mais également de vérifier le degré de signification statistique de ces faibles écarts et, par conséquent, de préciser le degré de certitude des conclusions tirées.

PRINCIPAUX RESULTATS : ETUDE DE LA SENSIBILITE DE LA METHODE

Afin d'éclairer le point de vue précédent, on présente deux exemples de variation de la végétation bryo-lichénique corticole en réponse à l'accroissement du diamètre des troncs de chênes; successivement:

- en ambiance favorable, typiquement forestière à bon niveau aéro-hygrométrique, sous climat subatlantique,
- en ambiance sèche contraignante : bosquet clair aéré sous climat médio-européen.

On se limitera ici aux points essentiels, une présentation plus détaillée ayant été publiée antérieurement (Béguinot, 1993).

1. Le "révélateur épiphytique" en ambiance favorable humide

On considère une jeune futaie de chênes pédonculés à l'étage collinéen sous climat subatlantique, en Haute Corrèze. La végétation corticole correspondante s'inscrit dans l'espace sociologique circonscrit par les trois groupements suivants, ayant valeurs de syntaxons élémentaires : groupement à *Parmelia revoluta* ("R"), groupement à *Parmelia perlata* ("P"), groupement à *Normandina pulchella* et *Jungermaniales* ("N").

Le groupement "N" est nettement mésotrophe neutrophile, tandis que les groupements "R" et "P" sont tous deux oligotrophes, avec une tendance plus acidiphile pour "R".

La figure 1 montre l'évolution du positionnement sociologique de la végétation corticole avec l'accroissement progressif du diamètre des troncs. Ceux-ci ont été ventilés en quatre classes de tailles : 3-6 cm, 7-8 cm, 9-17 cm et 18-33 cm. La distribution de probabilité du positionnement sociologique du couvert bryo-lichénique corticole, pour chacune de ces quatre classes de diamètre, a été calculée et représentée graphiquement au moyen de courbes de niveaux. Les diagnostics de positionnement ainsi réalisés font clairement apparaître :

- le caractère mésotrophe marqué des écorces minces correspondant aux troncs de faibles diamètres (affinité de la végétation corticole pour le groupement mésotrophe "N"),
- l'évolution progressive vers l'axe oligotrophe "P-R" à mesure de l'épaississement des écorces accompagnant l'élargissement des troncs,

- enfin, une fois atteint le régime oligotrophe, une tendance à l'acidification des écorces se dessine ensuite pour des diamètres de troncs dépassant 20 cm environ.

Dans cette ambiance hygrométrique favorable, l'évolution globale de la végétation corticole est, bien entendu, accessible au simple diagnostic phytosociologique usuel. Toutefois, le pouvoir séparateur plus aigu du diagnostic phytosociologique quantifié permet d'affiner le suivi de l'évolution du couvert végétal dans sa continuité. Bien plus restreints que l'amplitude globale, les écarts de positionnements sociologiques entre classes de tailles successives conservent cependant une indiscutable signification statistique, comme le démontre clairement la figure 1.

Oligotrophie croissante puis, dans une moindre mesure, acidification, apparaissent donc résulter de l'épaississement des écorces accompagnant l'accroissement de diamètre des troncs de chênes. D'autres hypothèses, susceptibles d'expliquer l'évolution phytosociologique observée, peuvent être évoquées, mais semblent en définitive à écarter (Béguinot, 1993).

2. Le "révélateur épiphytique" en ambiance xérique contraignante

On considère à présent une futaie de chênes sessiles de médiocre venue sur terrain superficiel, formant bosquet peu dense sous climat sub-médioeuropéen (près du Creusot). La végétation corticole est ici analysée en fonction du diamètre D des troncs mais également selon la hauteur H par rapport au sol, dont l'effet sur le niveau hygrométrique devient sensible dans ce contexte nettement xérique.

Les résultats du diagnostic quantitatif sont présentés, figure 2, dans l'espace sociologique délimité par :

- le groupement basal "S", dominé par *Parmelia sulcata*, xérotolérant (*Parmelietum sulcatae*),
- le groupement "P" à *Pertusaria amara* et *Parmelia caperata*, plus mésophile et oligotrophe (*Pertusarietum amarae*),
- le groupement "F" à *Frullania dilatata* et *Phlyctis argena*, également plus mésophile mais mésotrophe.

Pour H ~ 1 m, la xéricité atmosphérique est telle que la végétation, absolument uniforme quelque soit le diamètre D, relève strictement du *Parmelietum sulcatae* "S".

Pour H ~ 0.5 m, la végétation corticole reste encore très proche du *Parmelietum sulcatae* (groupe auquel elle serait purement rattachée par diagnostic classique) quelque soit le diamètre des troncs. Cependant l'analyse quantitative montre une tendance légère, mais statistiquement très significative, en direction du *Frullanio-Phlyctidetum* mésotrophe pour D < 25 cm et en direction du *Pertusarietum* oligotrophe pour D > 25 cm. L'écart de positionnement de la végétation entre ces deux classes de diamètre est lui-même très réduit (~1/5 de la distance entre associations végétales adjacentes !), conséquence du relativement faible niveau hygrométrique sévissant ici, même à l'approche du sol. L'analyse phytosociologique quantitative montre cependant que cet écart, pour aussi faible qu'il soit, reste, lui aussi, très significatif.

On constate donc, là encore, une oligotrophie croissante avec l'augmentation du diamètre des troncs et l'épaississement correspondant des écorces. Comme prévu, la xéricité accrue a restreint l'amplitude de la réponse sociologique sans aucunement en modifier le sens ni donc altérer l'orientation du diagnostic écologique résultant.

Les nouveaux moyens de quantification objective, récemment mis à disposition du diagnostic "micro-phytosociologique", confèrent donc un degré supplémentaire de finesse à l'analyse écologique établie à partir des relevés de végétation. Le cas évoqué ici en fournit un exemple concret.

BIBLIOGRAPHIE

- BÉGUINOT J., 1992. Une méthode d'approche quantifiée du diagnostic phytosociologique. *Bull. Ecologie*, 23, (3-4), 139-149.
- BÉGUINOT J., 1993. Evolution fine de la végétation bryo-lichénique corticole avec le diamètre des troncs : une analyse phytosociologique quantifiée. *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun*, 145, 7-16.
- LEGRAND I., 1991. Lichens épiphytes et caractéristiques physicochimiques des écorces: relation avec le dépérissement des forêts dans les Alpes du Nord. *Bull. Inf. Ass. Fr. Lichen.*, 16, (2), 37-47.

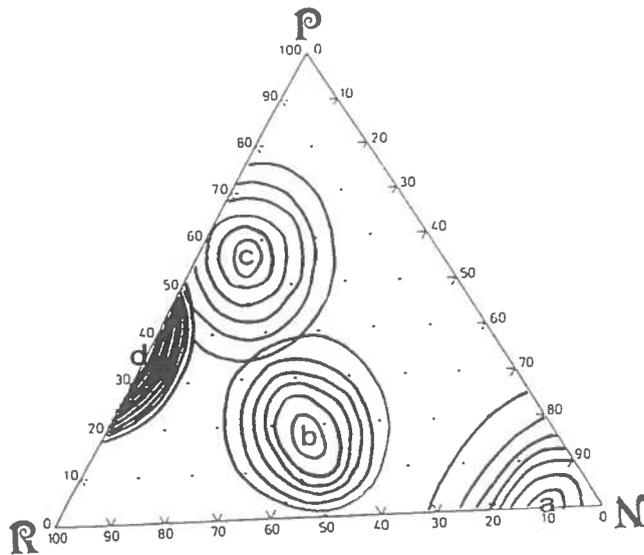


Figure 1 - Evolution du positionnement sociologique de la végétation corticole avec le diamètre des troncs:
a: 3-6cm, b: 7-8cm, c: 9-17cm, d: 18-33cm

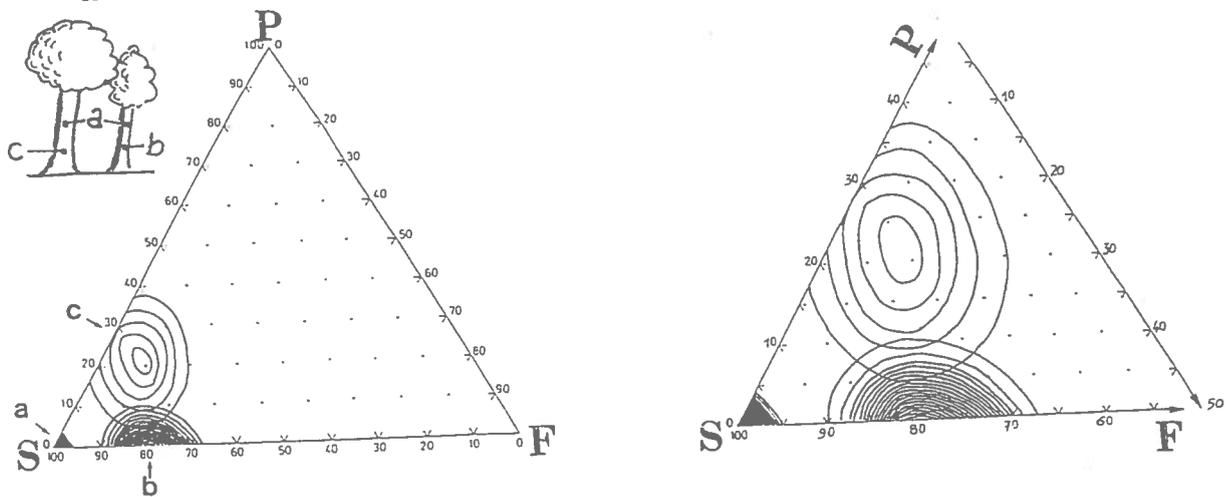


Figure 2 - Positionnements sociologiques de la végétation corticole en fonction du diamètre des troncs et de la hauteur au sol.
A droite, zoom sur la zone concernée.

SUGGESTIONS METHODOLOGIQUES POUR LE CALCUL DES AFFINITES ECOLOGIQUES DES ESPECES A PARTIR DE LEURS FREQUENCES DE COLONISATION

Jean BEGUINOT

12, rue des Pyrénées
F-71200 LE CREUSOT

Une bonne méthode d'approche des affinités écologiques d'une espèce consiste à relever et comparer ses fréquences d'occurrence dans différents domaines écologiques préalablement reconnus et définis. Le spectre quantifié des affinités distinctes de l'espèce vis-à-vis des différents domaines ("classes") écologiques envisagés fournit une description synthétique des caractéristiques écologiques de l'espèce considérée, son "profil écologique".

Or, l'établissement de tels profils écologiques à partir des fréquences observées pose quelques problèmes méthodologiques dont la résolution conditionne la qualité de l'information délivrée par ces profils et, en définitive, assure la solidité des interprétations qui pourront en être déduites.

On abordera ici deux de ces problèmes essentiels :

- la méthode de **définition** préalable des **classes écologiques**, bases pour l'établissement ultérieur des profils,
- la méthode de **normation** appropriée des **fréquences** d'occurrence, de sorte à assurer la souhaitable invariance des profils écologiques ainsi obtenus vis-à-vis de paramètres purement opératoires (comme, par exemple, les taux d'échantillonnage par classe).

1. LA DEFINITION DES CLASSES ECOLOGIQUES

La qualification des classes écologiques peut être réalisée,

- soit directement, en référence explicite aux différentes variables écologiques en cause,
- soit indirectement, en passant par une approche phytosociologique; les syntaxons élémentaires servant alors à définir et reconnaître les "classes" écologiques auxquelles ils sont respectivement associés.

La seconde approche, utilisant le diagnostic phytosociologique, est habituellement d'exploitation plus souple et commode sur le terrain. De ce fait, elle a souvent la préférence, malgré son caractère implicite.

Cependant, le diagnostic phytosociologique, dans sa procédure usuelle, souffre de deux limitations, toutes deux liées au caractère mental de l'élaboration de ce diagnostic :

- un pouvoir séparateur limité, ne descendant pas en deçà de la distance séparant deux associations adjacentes et, comme tel, pouvant se révéler insuffisamment précis,
- une sensibilité directe au métier du praticien, qui peut laisser un certain soupçon de subjectivité, voire d'insuffisante rigueur.

Pour pallier ces inconvénients, il est suggéré de substituer à la procédure mentale, une méthode de **diagnostic phytosociologique quantifié**, réalisé par calcul (Béguinot, 1992). Cette approche nouvelle, tout en respectant intégralement les principes du diagnostic mental usuel, formalise ce dernier conformément aux lois de la Statistique causale (Statistique bayésienne). Elle satisfait ainsi les exigences de rigueur et précision nécessaires à la définition des classes écologiques à partir desquelles sont établis les profils d'affinités écologiques des espèces.

2. LA NORMATION DES FREQUENCES D'OCCURRENCE ASSURANT LA MEILLEURE INVARIANCE VIS-A-VIS DES FACTEURS OPERATOIRES : PROFIL ECOLOGIQUE "RATIONALISE"

Le **profil d'affinité brut** de l'espèce i , sur un ensemble de classes écologiques k , correspond au spectre des fréquences d'occurrence de i dans chacune des classes écologiques k considérées.

Le **profil brut** rend compte des affinités particulières de l'espèce i pour chacune des classes, mais est évidemment également sensible (directement proportionnel) à l'abondance globale de l'espèce. Ceci rend notamment difficile les comparaisons directes entre profils bruts de deux espèces d'abondances globales différentes, sauf à diviser ces profils bruts respectivement par les abondances moyennes des espèces correspondantes, afin de rapporter la comparaison à une base commune.

Aussi est-il d'usage d'utiliser le **profil écologique "corrigé"** (sensu Daget et Godron, 1982) dans lequel les fréquences d'occurrence de l'espèce dans chacune des classes sont rapportées à l'abondance globale de celle-ci. Cette abondance globale est identifiée à la fréquence de l'espèce évaluée sur l'ensemble des sites échantillonnés. Dans le profil corrigé, l'affinité de l'espèce i pour la classe k s'écrit donc :

$$(N_{ik}/N_k)/(N_i/N)$$

où N_k représente l'effectif de sites échantillonnés relevant de la classe k , N_{ik} ceux d'entre eux qui contiennent l'espèce i , $N_i (= \sum N_{ik})$ le nombre total d'occurrence de l'espèce i sur le nombre total $N (= \sum N_k)$ de sites échantillonnés.

Le profil, ainsi corrigé, est bien rendu invariant vis-à-vis de l'abondance globale de l'espèce qu'il décrit. Cependant, comme le soulignent Daget et Godron eux mêmes (l.c.), cette expression de l'affinité reste encore malheureusement sensible à un paramètre purement opératoire (et souvent subi) : l'hétérogénéité d'effectifs de relevés échantillonnés par classe. On vérifie, en effet, aisément que la fréquence globale N_i/N n'est pas invariante avec les valeurs relatives des effectifs N_k , même à N_{ik}/N_k fixés.

En fait, on montre (Béguinot, 1989) que la double invariance souhaitable vis-à-vis, à la fois, de l'abondance globale de l'espèce et des taux d'échantillonnage par classe est finalement obtenue en identifiant l'abondance globale de l'espèce, non pas à la fréquence globale sur l'ensemble des classes, mais à la **moyenne arithmétique des fréquences de l'espèce dans chacune des différentes classes écologiques**. Dans le profil bi-invariant ainsi conçu, l'affinité relative de i pour k s'écrit donc :

$$(N_{ik}/N_k) / m (N_{ik}/N_k)$$

où $m (N_{ik}/N_k)$ représente l'opérateur, moyenne arithmétique étendue à l'ensemble des classes k considérées.

Cette expression du **profil écologique rationalisé**, bénéficiant de la **bi-invariance** souhaitée, permet de représenter le spectre des affinités écologiques d'une espèce dans les meilleures conditions, indépendamment des sources de biais ci-dessus évoqués.

Munis de ces deux outils méthodologiques, les données fréquentielles recueillies sur le terrain peuvent être converties, de façon aussi rationnelle que possible, en termes d'affinités écologiques relatives, représentatives des préférences écologiques propres de chaque espèce étudiée.

3. EXEMPLE D'APPLICATION A L'ETUDE DES AFFINITES ECOLOGIQUES DE QUELQUES ESPECES CRYPTOGRAMIQUES COLONISANT LES ECORCES D'ARBRES FORESTIERS

Les formes de végétation cryptogamique corticole forestière les plus répandues dans les forêts collinéennes du Centre de la France peuvent être réparties en huit unités synsystématiques ayant valeur de syntaxons élémentaires (nomenclature systématique : Ozenda et Clauzade, 1970; Augier, 1966) :

- 1) groupement à *Hypogymnia physodes*, essentiellement xérotolérant, oligotrophe, plutôt acidophile,
- 2) Groupement à *Parmelia sulcata*, également xéro-tolérant mais largement euryonique,
- 3) Groupement à *Dicranoweisia cirrata*, méso-xéro-tolérant, oligotrophe, acidophile,
- 4) Groupement à *Pertusaria* (*P. amara*, *P. pertusa*, abondance de *Parmelia caperata*), méso-xéro-tolérant, oligotrophe, plutôt neutrocline,
- 5) Groupement à *Frullania dilatata* et *Phlyctis argena*, méso-xéro-tolérant, mésotrophe, plutôt neutrocline,
- 6) Groupement à *Parmelia revoluta*, sub-aérohygrophile, oligotrophe, acidophile,
- 7) Groupement à *Parmelia perlata*, sub-aérohygrophile, oligotrophe, euryonique,
- 8) Groupement à *Normandina pulchella* et *Jungermanniales*, aéro-substrato-hygrophile, mésotrophe, neutrocline.

A partir des présences/absences des 22 espèces les plus couramment rencontrées dans les unes et/ou les autres des unités précitées, il est possible d'établir rigoureusement, par le calcul, les diagnostics de rattachement phytosociologique des sites corticoles, conformément à la méthode évoquée plus haut.

Disposant d'un lot de 834 relevés corticoles, effectués en divers endroits du Centre de la France à l'étage collinéen, on a cherché à dégager les affinités écologiques de quelques espèces relativement peu répandues dans la région considérée et pour lesquelles il était donc intéressant de mieux préciser ces caractéristiques. On rend compte ici des profils d'affinités écologiques de quatre d'entre elles (entre parenthèses, leurs fréquences globales respectives sur l'ensemble du lot de 834 relevés) :

- Pertusaria flavida* (DC.) Laund. (3,4%)
- Pertusaria hemisphaerica* (Flk.) Erichs. (1,8%)
- Platismatia glauca* (L.) Culb. et Culb. (4,5%)
- Dicranum scoparium* Hedw. (4,7%)

La majorité des relevés se situant en positions sociologiques nettement intermédiaires entre deux des huit unités, plutôt que clairement rattachables à l'une ou l'autre d'entre elles, les diagnostics de positionnement sociologique de chacun des 834 relevés ont été calculés sur la base d'une grille référentielle de 36 éléments : les 8 unités susmentionnées et les 28 ($8 \times 7/2$) positions moyennes 2 à 2. Par commodité, les profils écologiques des espèces étudiées sont ensuite restitués dans la partition initiale en 8 classes éco-sociologiques (les sites intermédiaires entre deux classes contribuant pour moitié à chacune d'elles). Ce détour permet néanmoins de traiter plus exactement les contributions des sites en positions intermédiaires, dont on m'a dit qu'ils étaient en proportion majoritaire.

Une certaine hétérogénéité, difficile à éviter, existe entre les effectifs de relevés qui ont été réalisés pour chacune des classes socio-écologiques (soit 47, 77, 89, 108, 143, 142, 157, 71 pour les classes 1 à 8 respectivement). Ceci rend donc plus particulièrement souhaitable le recours au tracé de profils écologiques "rationalisés", précédemment définis (l'utilisation du

profil simplement corrigé introduirait, en définitive, un biais d'estimation de l'affinité neutre qui serait préjudiciable à la bonne appréciation des affinités positives ou négatives).

Les figures ci-jointes rendent compte des profils écologiques rationalisés relatifs aux quatre espèces prises en exemple. La signification statistique de l'écart à 1 (c'est-à-dire de l'écart au niveau d'affinité neutre) de chaque valeur d'affinité espèce-classe est appréciée grâce à la donnée complémentaire de son écart-type d'estimation.

Le tableau ci-après reprend, de manière synthétique, les principales indications livrées par ces profils.

Tableau de synthèse des affinités écologiques de: *Pertusaria flavida* (DC.) Laund., *Pertusaria hemisphaerica* (Flk.) Erichs., *Platismatia glauca* (L.) Culb. et Culb., *Dicranum scoparium* Hedw.

Les signes +, -, .. désignent respectivement des affinités positives, négatives, indéterminées.
H: Hygrométrie croissante de 0 à 2; T: niveau trophique, O: oligotro-; 1: méso-; A: substrat Acide: 1, sub-neutre: O

	<i>Pertusaria flavida</i>	<i>Pertusaria hemisphaerica</i>	<i>Platismatia glauca</i>	<i>Dicranum scoparium</i>	H	T	A
1	.	.	+	.	O	O	1
2	.	-	.	.	O	O	O/1
3	-	.	+	+	1	O	1
4	+	+	.	.	1	O	O
5	-	.	.	-	1	1	O
6	.	.	+	.	2	O	1
7	+	+	-	.	2	O	O
8	.	.	-	-	2	1	O

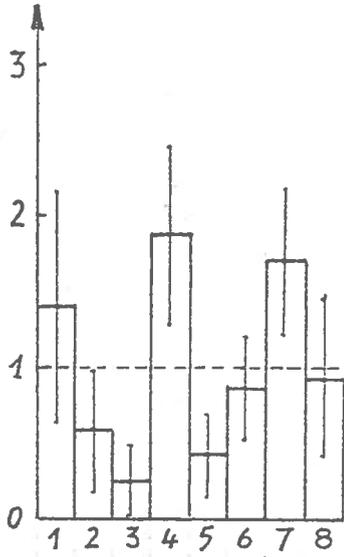
* les deux lichens crustacés *Pertusaria* présentent des affinités écologiques similaires, mésophiles à hygrophiles, oligotrophes, et plutôt neutrophiles,

* le lichen foliacé *Platismatia glauca* et la bryophyte *Dicranum scoparium* présentent également des affinités assez semblables entre elles mais en contraste partiel avec celles des deux *Pertusaria*, quant à l'acido-tolérance notamment : préférences mésophiles (et même xéro-tolérance substratique pour *Platismatia glauca*), oligotrophes, et nettement acidiphiles.

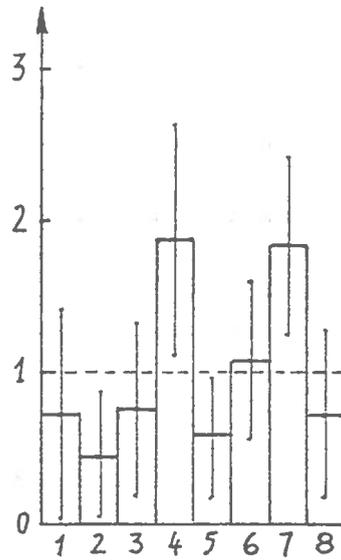
BIBLIOGRAPHIE

- AUGIER J., 1966. *Flore des Bryophytes*. Lechevalier, Paris, 702 p.
- BÉGUINOT J., 1989. Sur un critère d'invariance conditionnant la représentativité des indices d'association binaires. *Naturalia monspeliensia*, 54, 93-105.
- BÉGUINOT J., 1992. Une méthode d'exploitation quantifiée du diagnostic phytosociologique. *Bull. Ecol.*, 23 (3-4), 139-149.
- DAGET Ph., GODRON M., 1982. *Analyse fréquentielle de l'écologie des espèces dans les communautés*. Masson éd., Paris, 163 p.
- OZENDA P., CLAUZADE G., 1970. *Les lichens. Etude biologique et flore illustrée*. Masson éd., Paris, 801 p.

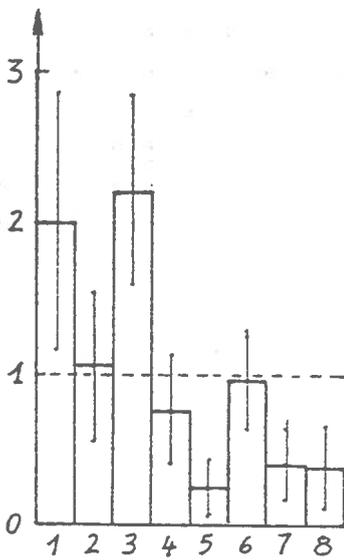
Pertusaria flavida



Pertusaria hemisphaerica



Platismatia glauca



Dicranum scoparium

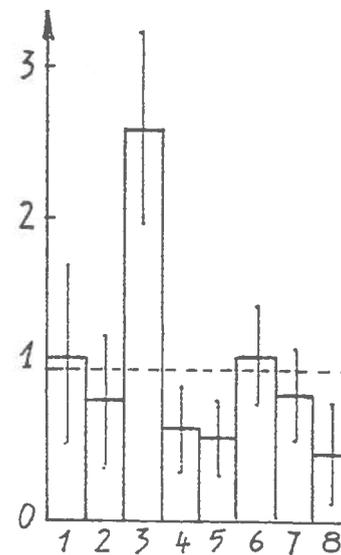


Figure 1 - Profils écologiques rationalisés de quatre espèces cryptogamiques corticales dans les forêts du Centre de la France vis à vis de 8 classes socio-écologiques (la valeur 1 de l'échelle des affinités relatives correspond au niveau d'affinité neutre dans la définition bi-invariante du profil rationalisé)

MODES D'ECHANGES IONIQUES A L'INTERFACE LICHENS-EAUX DE PLUIE : PROTOCOLE EXPERIMENTAL ET PREMIERES EXPERIENCES

Frédéric BACHEREAU et Juliette ASTA

Centre de Biologie Alpine, Université Joseph Fourier Grenoble I, B.P. 53 X,
38041 Grenoble Cedex.

Résumé

L'eau a été étudiée comme source de nutrition et lieu de relargage de substances par les lichens chez trois espèces: *Cetraria islandica*, *Cladonia rangiferina* et *Peltigera canina*. Les thalles ont macéré dans une solution d'échange de concentration connue (voisine de celle de l'eau de pluie). Les principaux cations (Ca^{++} , Mg^{++} , K^+), anions (NO_3^- , SO_4^{--} , PO_4^{---}) et quelques polluants (Mn^{++} , Pb^{++} , Cl^-) ont été dosés. Il a été constaté que la solution était source d'anions pour le lichen mais qu'au début de chaque cycle dessiccation-humectation, une partie des anions était perdue. Il existe un phénomène d'ad- et/ou absorption des métaux lourds, les parois cellulaires jouant probablement un rôle important (forte différence de potentiel pariétale). *Peltigera canina* présente des réponses différentes de celles des autres lichens vis-à-vis du Ca^{++} , Mg^{++} , H^+ et NO_3^- .

Abstract

Ionic transfers between initially dry lichen thalli (*Cetraria islandica*, *Cladonia rangiferina* and *Peltigera canina*) and rain water were simulated through soaking of thalli in a standard solution which composition was closed to that of natural rain water. Concentrations of main cations (Ca^{++} , Mg^{++} , K^+), main anions (NO_3^- , SO_4^{--} , PO_4^{---}) and some pollutants (Mn^{++} , Pb^{++} , Cl^-) were determined in the standard exchange solution after thallus soaking. It was demonstrated that following soaking thallus anions content was first decreased, this loss being rapidly counterbalanced after a few minutes probably due to active uptake mechanisms, resulting eventually in a net uptake of anions. Also, it was shown that heavy metals content of thalli was increased following soaking, probably due to passive ad-absorption mechanisms into cell walls. *Peltigera canina* was shown to exhibit different responses as compared to other lichen species tested, regarding Ca^{++} , Mg^{++} , H^+ and NO_3^- .

INTRODUCTION

Les lichens interviennent dans l'altération physico-chimique des roches et sont reconnus comme des agents biologiques initiaux de la pédogénèse (Ascaso *et al.*, 1978). Parmi les nombreux travaux, on peut évoquer:

- l'action mécanique des thalles des espèces crustacées provoquant la microdésagrégation des substrats (Fry, 1924 et 1927);
- la production des métabolites, agents acido-réducteurs et complexants (chélation) intervenant dans les phénomènes dits de "l'altération biologique et biochimique" (Duchaufour et Souchier, 1994) : tels sont l'acide oxalique (Jones *et al.*, 1980; Wilson *et al.*, 1981) et surtout l'ensemble des acides dits "lichéniques" (Schatz, 1963a et 1963b; Iskandar et Syers, 1972);
- plus généralement la contribution des lichens par "retombées biologiques" à l'élaboration des humus et aux cycles biogéochimiques des écosystèmes terrestres notamment des milieux extrêmes: apports par la minéralomasse des éléments minéraux majeurs et oligoéléments (Bobritskaya, 1950; Tuominen et Jaakkola, 1973; Smith, 1962; Ugolini et Edmonds, in Jones 1988).

L'orientation de nos recherches se rapporte à ce dernier point de vue, et nous présentons dans cette note les premiers résultats obtenus à partir d'un protocole d'étude des minéralomasses et des flux d'échanges ioniques lichens/eau de pluie de quelques espèces de lichens représentatives des milieux forestiers du massif du Vercors (chaîne subalpine calcaire des Alpes Nord-Occidentales françaises) (Bachereau, 1993). Des travaux antérieurs (Crittenden et Kershaw, 1978 et 1979, Crittenden, 1983) ont abordé ce point important du rôle des lichens dans le cycle biogéochimique des nutriments et notamment les échanges lichens-eaux de percolation. Dans le dispositif expérimental que nous présentons ci-après, nous avons choisi essentiellement des anions et cations majeurs intervenant d'une part dans les équilibres acido-basiques des sols, bien représentés dans les cycles biologiques des végétaux (Ca^{++} , Mg^{++} , K^+ , Mn^{++}) et d'autre part, dans les apports atmosphériques et les pollutions (Cl^- , NO_3^- , PO_4^{---} , SO_4^{--} , Pb^{++} , Al^{+++}).

MATERIEL ET METHODES

- Choix de trois espèces de lichens et modes de stockage:

Trois espèces de lichens terricoles, *Peltigera canina* (L.) Willd., *Cetraria islandica* (L.) Ach. et *Cladonia rangiferina* (L.) Web. ont été récoltées dans le Vercors (Col de la Croix Perrin, 1200m). Elles ont été choisies pour leurs morphologies et leurs structures différentes. *Peltigera canina* est une espèce à thalle foliacé à cyanobactéries et à face inférieure sans cortex. *Cetraria islandica* et *Cladonia rangiferina* possèdent toutes deux un thalle fruticuleux à chlorophycées. Dans la première, le thalle est à lanières et parsemé de pseudocyphelles. La deuxième présente un thalle creux dépourvu de cortex.

Après récolte, les échantillons ont été nettoyés (élimination manuelle de tous débris terreux, végétaux et poussières) et conservés à température aux environs de 20° C sans aucun apport d'eau jusqu'au début des expériences de macération. Une fraction a servi à l'analyse de la minéralomasse.

- Protocole de macération dans une solution d'échange simulant l'eau de pluie:

Composition de la solution d'échange obtenue à partir de solutions mères de sels minéraux (nitrates pour Ca⁺⁺ et Pb⁺⁺, sulfates pour Mg⁺⁺ et Mn⁺⁺, chlorures et phosphates pour K⁺). Cette solution standard réalisée à partir d'eau désionisée de pH 5,15 contient les concentrations suivantes (tableau I) :

Tableau 1: Composition de la solution d'échange

	H ⁺	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	K ⁺	Mn ⁺⁺	Pb ⁺⁺	Cl ⁻	SO ₄ ⁻⁻	NO ₃ ⁻	PO ₄ ⁻⁻⁻
ppm	0,0071	2	0,2	1,04	2	2	0,9	3,8	7,4	0,1
moles/litre	9,2	50	8,3	26,6	36,4	9,7	25,4	39,6	119	1
µg/100 ml	0,92	200	20	104	200	200	90	380	740	10
µéq/100 ml	0,92	9,98	1,64	2,66	8	2	2,54	7,91	14,8	0,3

- Protocole de macération:

1 g de lichen sec (après nettoyage et stockage) est mis en contact avec la solution d'échange (100 ml) pendant des temps croissants. On analyse la solution d'échange après macération (filtration, centrifugation du macérat).

- Techniques d'analyses

* Dosage des cations par spectrométrie d'absorption atomique.

* Dosage des anions par chromatographie ionique haute performance.

Notons que pour la détermination de la minéralomasse, on procède à une minéralisation par H₂O₂ et reprise triacide. La figure 1 résume les étapes du protocole et des analyses.

RESULTATS

1/ Minéralisation (figure 2)

Les trois espèces se différencient nettement, bien que pour les cations dosés, la hiérarchie des teneurs soit identique pour tous.

La comparaison des espèces deux à deux montre pour Ca⁺⁺ et Mg⁺⁺ une différenciation significative au seuil de 5% : *Peltigera canina* concentre les alcalinoterreux et le potassium, *Cladonia rangiferina*, le manganèse, alors que le plomb n'y paraît ni fixé ni recyclé. On note à ce sujet une divergence avec les résultats de Asta (1992).

Estimation de la minéralomasse par minéralisation totale: *Cetraria islandica*, *Cladonia rangiferina* et *Peltigera canina*

La minéralisation a été réalisée dans de l'eau oxygénée (H₂O₂) 30 % RP placée dans des béchers en verre. Ceux-ci étaient placés dans une étuve (60-70° C) pour permettre l'évaporation de l'eau oxygénée. Les matières résiduelles (minéraux et matières organiques résistantes) sont repris dans divers acides RP, purs et en mélange, afin de compléter la minéralisation et de dissoudre les minéraux. Dans le détail, deux protocoles ont été appliqués:

- *Cetraria islandica*:

- échantillon constitué de trois individus pesant chacun 1 g MS;
- passage à l'étuve 105° C une nuit pour rendre le thalle plus sec et par conséquent plus friable;
- broyage grossier à la main;

- les broyats sont recouverts de 20 cc d' H₂O₂ et placés à l'étuve à 75°C. 15 heures après, toute l'eau oxygénée est évaporée, on retrouve un fond noir carbonisé (rien sur les parois);
- ajout de 30 cc d' H₂O₂- étuve à 75° C. Après 29 heures, il ne reste que quelques ml d'eau dans les témoins, tout est évaporé dans les autres béchers;

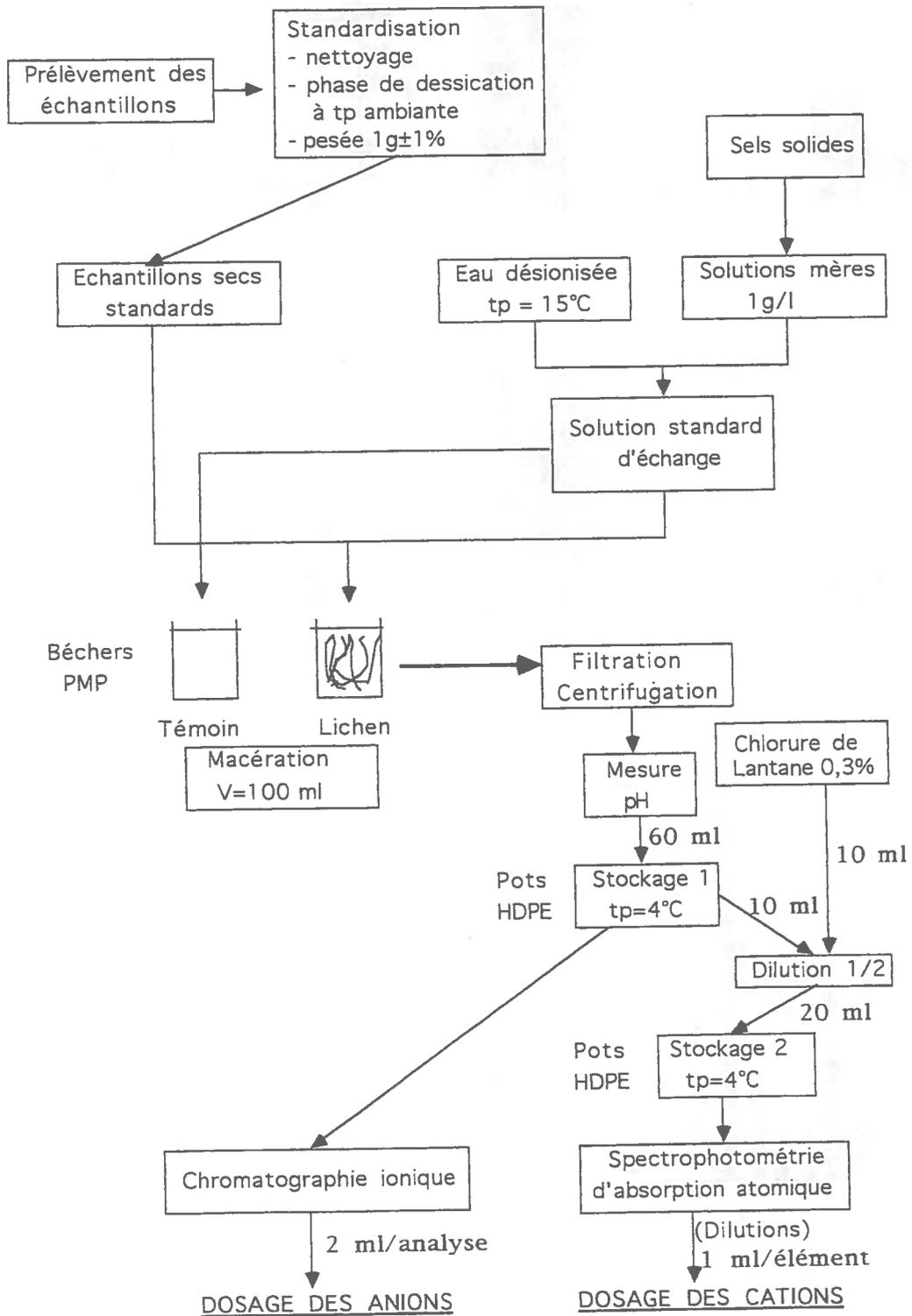


Figure 1 - Organigramme du protocole et analyses. PMP = polyméthylpentane, HDPE = high density polyethylene

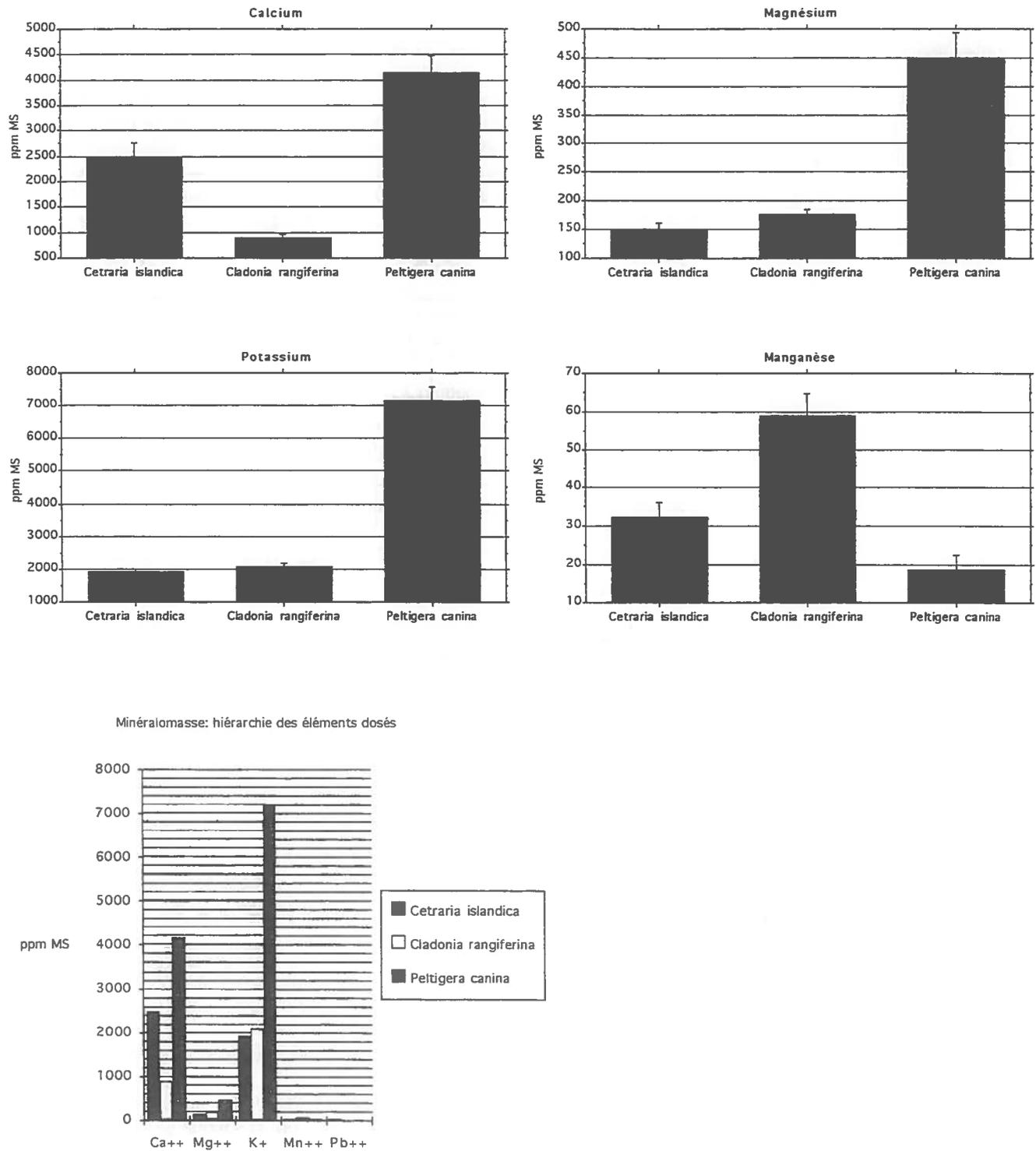


Fig. 2: Minéralomasses des trois espèces de lichens étudiés: *Cetraria islandica*, *Cladonia rangiferina* et *Peltigera canina*. 1 ppm MS= 1 µg/g MS (MS = matière sèche à 105° C).

- ajout de 40 cc d'une solution d'HCl 37% RP dilué au 1/2- étuve 50°C pendant 10 heures;
- ajout de 1 cc H₂SO₄ 97% RP- étuve à 60°C pendant 1,5 heures;
- ajout de 1 cc HNO₃ 65% RP- étuve à 60°C. A ce stade toutes les matières organiques ont disparu, les solutions sont limpides, mais présentent un dépôt minéral (silice?) sous forme floculée.
- les solutions sont ajustées à 100 cc avec de l'eau désionisée (on observe une dispersion de la silice), pour diminuer leur pH mais aussi pour homogénéiser les volumes (l'évaporation n'est pas identique dans tous les béchers);
- les solutions sont centrifugées (8000 tr/min. pendant 10 minutes) pour éliminer les minéraux réfractaires à la dissolution acide;
- les témoins sont dilués au 1/2 avec LaCl₃. Les échantillons sont d'abord dilués au 1/5ème dans de l'eau désionisée, puis au 1/2 dans LaCl₃, ce qui fait au total une dilution au 1/10ème.

- Cladonia rangiferina et Peltigera canina:

- l'échantillon est ici constitué de 5 individus pesant chacun 0,5 g (±1%) en poids frais;
 - passage à l'étuve à 105°C pendant une nuit;
 - broyage grossier à la main;
 - étuve à 50°C, évaporation de 40 cc H₂O₂ sur 9 jours. La majorité des fragments de thalle a disparu au bout de 2 jours pour laisser place à une solution blanchâtre à l'aspect de mousse. Tout est évaporé le neuvième jour, il reste un dépôt marron, dont une partie sur les parois;
 - étuve à 70°C, évaporation de 80 cc d'eau désionisée sur 58 heures afin de récupérer le dépôt sur les parois (l'évaporation des acides donne des vapeurs qui sont agressives pour l'étuve et l'expérimentateur). A ce stade, la dissolution de *Peltigera* est presque complète alors qu'il reste de nombreux fragments en suspension pour *Cladonia*,
 - ajout de 60 cc d'une solution HNO₃ 1N (HNO₃ 65% RP dilué au 1/15ème), étuve à 60°C pendant 16 heures;
 - ajout de 5 cc H₂SO₄ RP 97%, étuve 75°C pendant 15 heures;
 - ajout de 5 cc HCl RP 30%, étuve 60°C pendant 16 heures;
 - ajout de 10 cc HNO₃ RP 65%, les béchers sont placés sous la hôte pendant 13 heures;
 - le volume de chaque bécher est ajusté à 48 cc avec de l'eau désionisée;
 - les solutions (témoins compris) sont filtrées avec des membranes 0,45 microns pour éliminer les minéraux réfractaires à la dissolution, ainsi que quelques matières organiques pour *Cladonia*.
 - les solutions filtrées sont diluées en vue des analyses.
- Les résultats sont exprimés en ppm MS, c'est à dire en parties par million (micro-g/g par exemple) de matière sèche. Les histogrammes nt les moyennes, les barres visualisent la valeur de l'écart-type (sdn-1).

2/ Les courbes cinétiques d'échange (fig 3)

a/ Protocole simplifié pour les trois espèces comparées: 1h et 8h de macération.

- Pour les cations alcalinoterreux, Ca⁺⁺, Mg⁺⁺, *Peltigera canina* manifeste un comportement opposé à celui des deux autres espèces (par contre très semblables): récréation, c'est à dire libération dans la solution du Ca⁺⁺, Mg⁺⁺, tandis qu'il y a plutôt tendance à immobilisation chez *Cetraria* et *Cladonia*.
- La différenciation devient inverse pour H⁺: *Peltigera canina* immobilise les protons tandis que les deux autres espèces, surtout *Cladonia*, en libèrent.
- Le potassium est facilement libéré chez les trois espèces de lichens tandis que les cinétiques du manganèse et du plomb, très proches, caractérisent une immobilisation biologique forte et très semblable chez les trois organismes.
- Pour les anions, sauf dans un cas (NO₃⁻ pour *Cladonia*), les cinétiques montrent une même tendance marquée par une phase initiale de forte libération dans le macérat (libération = récréation), puis une immobilisation progressive, absente ou peu marquée pour les chlorures, maximum pour NO₃⁻.

b/ Protocole plus détaillé pour *Cetraria islandica* au pas de temps de 1heure jusqu'à 15 heures.

La figure 4 rend compte d'une cinétique d'échange plus détaillée pour cette espèce et confirme, en les précisant, les résultats précédents.

Parmi les cations dosés, les protons (H⁺) et le potassium (K⁺) sont les seuls éléments à être libérés dans le milieu, tous les autres (Pb⁺⁺, Mn⁺⁺, Ca⁺⁺ et Mg⁺⁺) sont absorbés. Tous ces flux sont significatifs au seuil 5 %. Les courbes de ces cations (sauf H⁺) amorcent un plateau net dès 1 heure de macération: les flux ne sont pas significativement différents au delà de 1 h de macération pour Mg⁺⁺ et K⁺, mais ils le sont jusqu'à 4 h pour Ca⁺⁺ et jusqu'à 15 h pour Mn⁺⁺ et Pb⁺⁺.

Il existe une bonne corrélation (R² = 0,91) entre la concentration molaire d'un cation quelconque (dans la solution d'échange témoin à t = 15h) et son absorption (en nanomoles/g MS) dans le thalle à t= 15h comme le montre la figure 5. Cette relation directe, logique et bien connue, confirme la fiabilité des techniques d'analyse et celle du protocole expérimental.

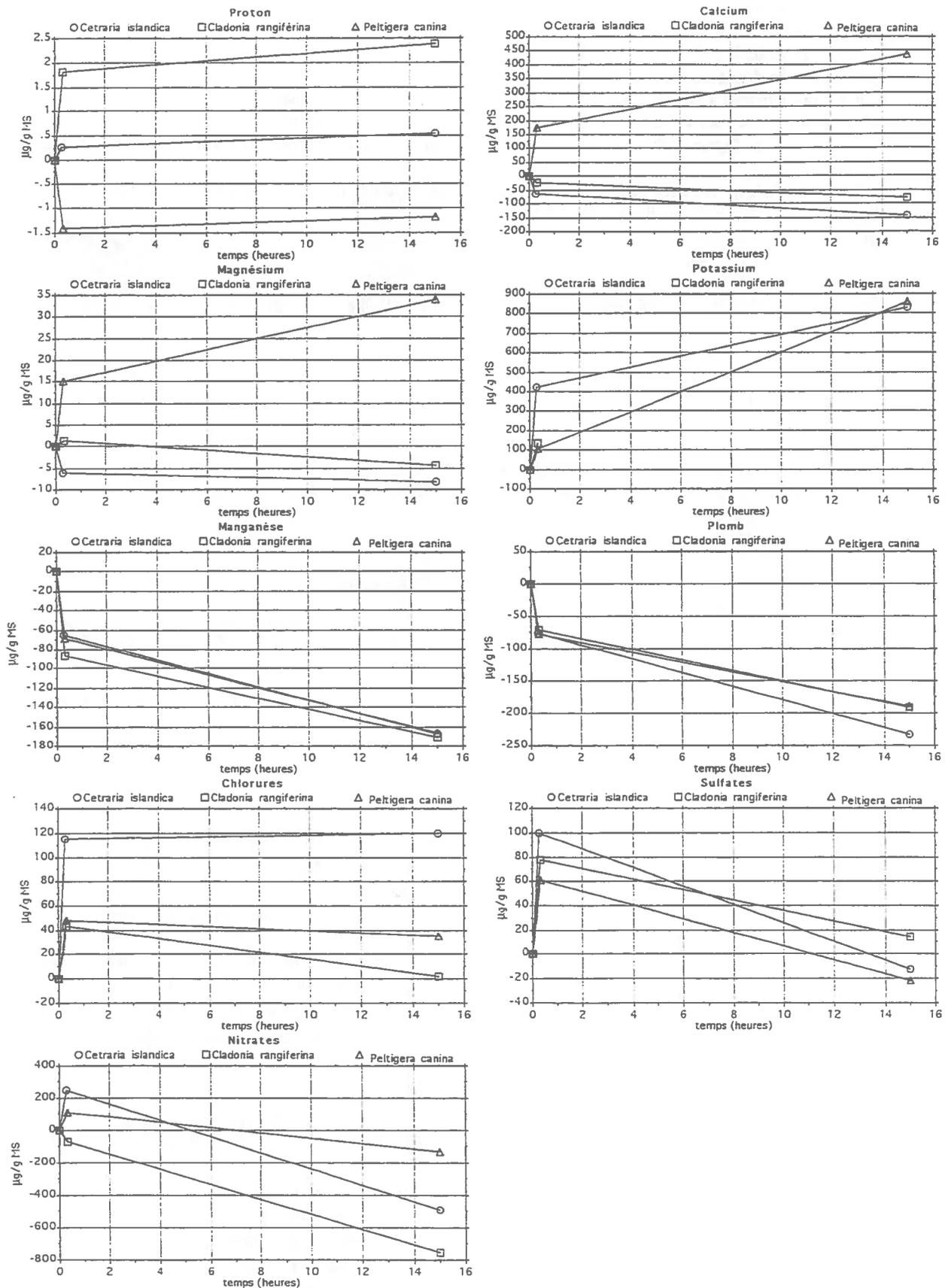


Fig.3: Comparaison des échanges ioniques thalle/eau de macération chez trois espèces: *Cetraria islandica*, *Cladonia rangiferina*, *Peltigera canina*.

- abscisse: temps de macération; - ordonnée: quantité d'éléments absorbés (signe -) ou libérés (signe +) par gramme de matière sèche (MS) de lichen.

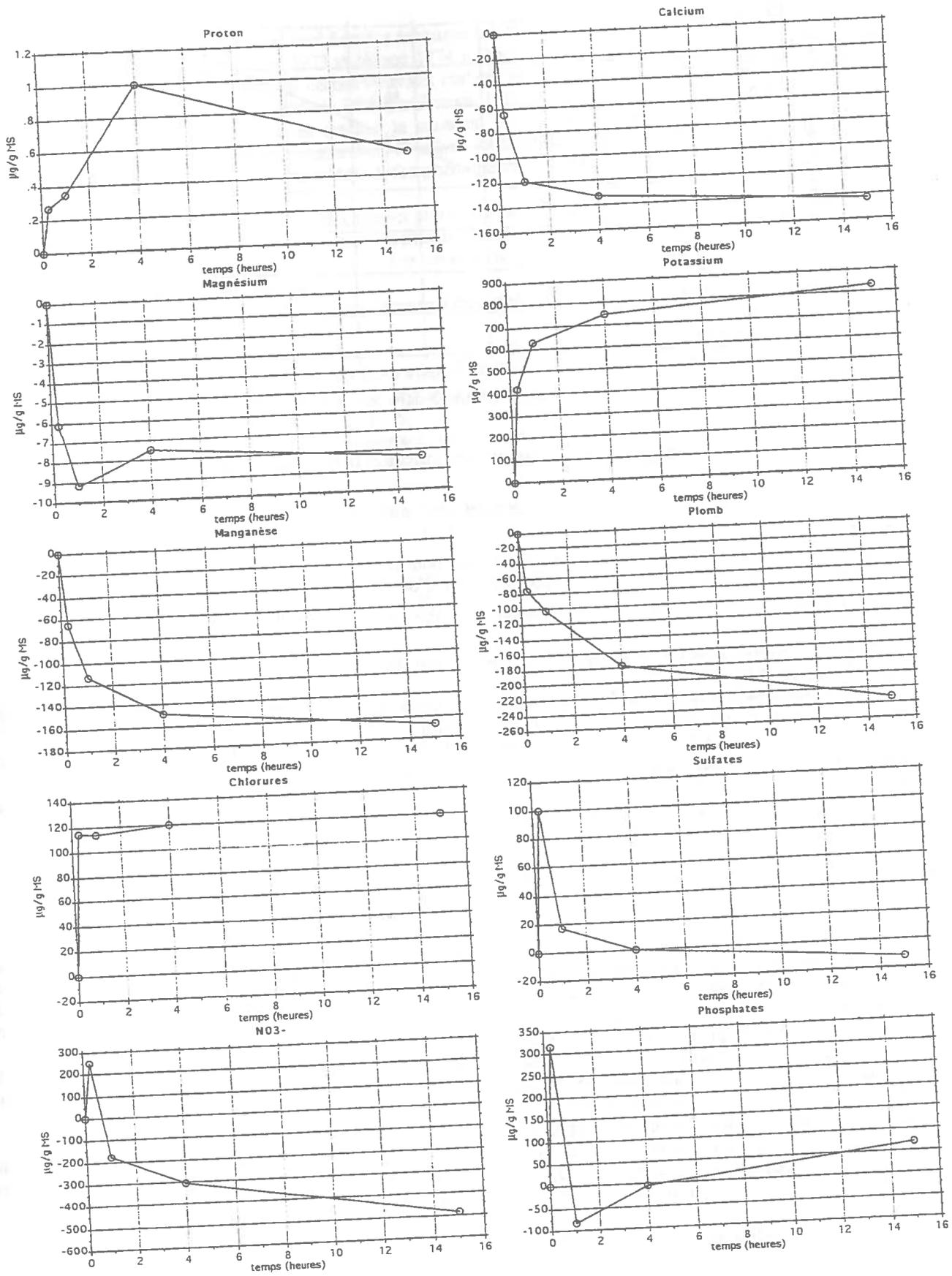


Figure 4 - Evolution des transferts ioniques lichen/eau avec le temps de macération chez *Cetraria islandica* - en abscisse: durée de la macération; en ordonnée: quantités d'éléments absorbés (signe négatif) ou libérés (signe positif) en $\mu\text{g/g}$ de matière sèche

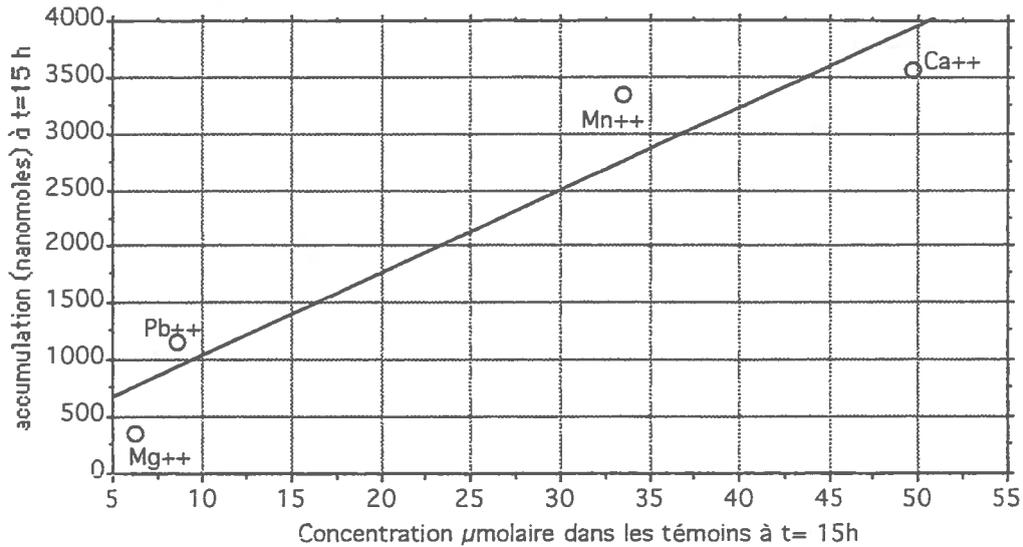


Figure 5: Corrélation entre la concentration initiale et l'accumulation biologique

En outre, l'importance de l'accumulation (en % de la quantité initiale dans le témoin correspondant) à t=15h, du Pb⁺⁺, Mn⁺⁺ et Ca⁺⁺, est :

- en relation directe avec la masse atomique ($R^2 = 0,87$): car pour une quantité identique en solution (2ppm), les cations les plus lourds sont les moins nombreux (moins de moles au départ), d'où un épuisement plus rapide du stock en solution;
- en relation inverse avec la concentration molaire ($R^2 = 0,9$): car les ions les moins nombreux disparaissent les premiers.

La vitesse de ces corrélations implique une vitesse d'absorption identique pour ces 3 cations, ce qui nous indique que leur transport se fait par le même mécanisme.

A l'exception des chlorures libérés de façon constante, les anions manifestent une inversion de flux, récréation initiale (15min), puis absorption et tendance au palier dès 2 heures de macération. Cette inversion peut être, au moins partiellement, en rapport avec le phénomène de réhydratation du thalle sec plongé dans la solution de macération (où les concentrations sont effectivement très inférieures à celles existant dans les tissus plus ou moins déshydratés).

Pour la grande majorité des éléments, anions et cations, les courbes cinétiques indiquent que plus de 50% des échanges lichen $\leq m^*$. Uion a lieu dans la 1ère heure de macération.

DISCUSSION ET ESSAI D'INTERPRETATION

S'agit-il de transferts actifs?

Cetraria islandica absorbe au plus 175% d'eau (par rapport au poids sec) et on calcule que le volume d'eau de macération (100ml) est 66 fois supérieur au volume d'eau du lichen (1,52ml). En supposant que le lichen ne contienne aucun ion (ce qui est faux bien sûr mais cela nous donne une marge de sécurité quant à l'affirmation d'un contre gradient de concentration et donc d'un mécanisme de transport actif) et que le milieu contienne 67 mg d'un élément quelconque, il suffit que l'influx soit égal à 1 mg pour que les deux milieux soient de même concentration (0,66ppm).

Ainsi, si l'on néglige la différence de potentiel (ddp) cellulaire, on pourra donc affirmer, pour un ion donné, que le mécanisme de transport est actif si l'influx est supérieur à $(1/67) 100 = 1,5\%$ de la quantité en solution. Dans le cas contraire (influx $< 1,5\%$), il s'agira d'un mécanisme de transport passif.

Sur la base de l'étude quantitative des influx après 15 heures de macération, et si l'on néglige l'existence de la ddp cellulaire, il semblerait que tous les cations et anions soient absorbés par un mécanisme de transport actif car ils sont transportés contre leurs gradients de concentrations. On trouve pour *Cetraria islandica* à t = 15h de macération les influx suivants (exprimés en % de variation par rapport à la concentration) (tableau 2) :

Tableau 2 : Influx (en % de variation par rapport à la concentration de la solution d'échange) chez *Cetraria islandica* à t = 15h de macération

élément	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	Mn ⁺⁺	Pb ⁺⁺	SO ₄ ⁻⁻	NO ₃ ⁻	PO ₄ ⁻⁻⁻
influx	75	38	86	100	16	76	130

Ainsi, le mécanisme du transport actif dans les échanges solution/lichens apparaît comme une hypothèse plausible pour les anions tout au moins (Higinbotham, 1973 et Nissen 1974 in Nieboer *et al.*, 1984). Cette absorption serait essentiellement intracellulaire comme semblent l'indiquer certains travaux réalisés avec l'arséniate et d'autres anions toxiques (Farrar, 1976, Nieboer *et al.*, 1984, Richardson *et al.*, 1984 in Brown et Brown, 1991).

Par contre, en ce qui concerne les cations, la situation est plus compliquée car il n'est pas certain qu'ils soient effectivement absorbés (c'est-à-dire accumulés dans le milieu intracellulaire). En effet, il est possible que les accumulations observées soient partiellement ou totalement dues à des phénomènes d'adsorption dans l'espace libre (ou apoplaste) et plus particulièrement dans les parois.

Au pH biologique (pH = 5) des parois, celles-ci présentent de nombreux groupements ionisés, chargés négativement le plus souvent (à ce pH, il existe également des groupements aminés protonés mais ils sont minoritaires), conférant ainsi à la paroi une capacité d'échange cationique importante. Par conséquent, il est probable que cette forte ddp pariétale négative soit à l'origine d'une forte ddp cellulaire négative.

De nombreux travaux ont été réalisés sur l'accumulation des métaux lourds (Brown et Beckett, 1984) par addition et échanges cationiques.

Parmi les cations solubles, le potassium a un comportement spécifique qui mérite d'être discuté ici. De nombreux auteurs ont établi qu'avec des solutions à concentration de l'ordre du M/100, l'absorption était intracellulaire (Brown et Slingsby, 1972; Nieboer *et al.*, 1976; Brown, 1976 and Puckett, 1976 in Nieboer *et al.*, 1978) et à plus fortes concentrations, l'absorption serait extracellulaire (Nieboer *et al.*, 1978).

Dans nos expériences, il y a récrétion importante du potassium, alors qu'il y a absorption des autres cations. Le bilan électrique après 15h de macération montre que cette sortie K^+ compense sensiblement l'absorption des autres cations, ce qui représente une présomption de l'origine intracellulaire de ces échanges (figures 6a et 6b). De plus, on peut, à partir des concentrations mesurées à l'équilibre lichens/solution, calculer, par la formule de Nernst, la différence de potentiel cellulaire (d'origine pariétale) interne au lichen qui dépasserait nettement -100mV (-142mV chez *Peltigera canina*).

Ainsi, on peut conclure que les phénomènes d'échange observés seraient dûs:

- pour l'absorption des anions à un transport actif avec accumulation intracellulaire,
- pour les cations à un transport passif prépondérant et localisation extracellulaire (ou pariétale). Cette

adsorption cationique entraîne un flux inverse pour K^+ (libération ou récrétion).

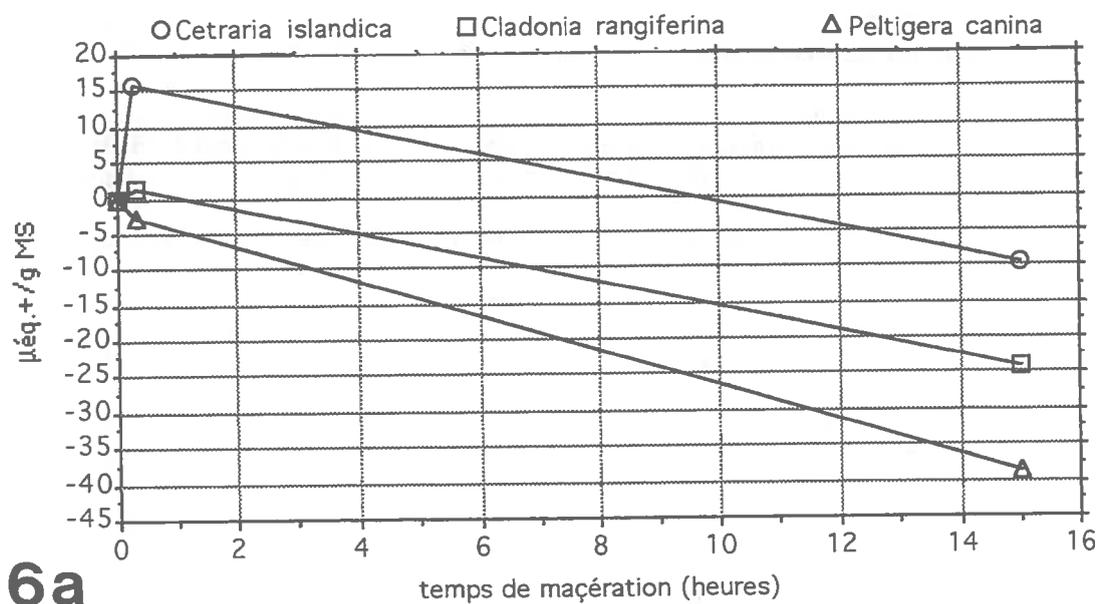
Bien évidemment, ces phénomènes dépendent des conditions expérimentales choisies, et notamment des concentrations en solutions proches des conditions naturelles. On a pu ainsi reconnaître l'importance des conditions d'hydratation, à l'origine de certaines caractéristiques cinétiques dont l'inversion de flux en début de macération (reviviscence).

Enfin, ces phénomènes restent comparables d'une espèce à l'autre, malgré certaines différences qu'on peut d'ailleurs rapprocher des différences de minéralomasses observées.

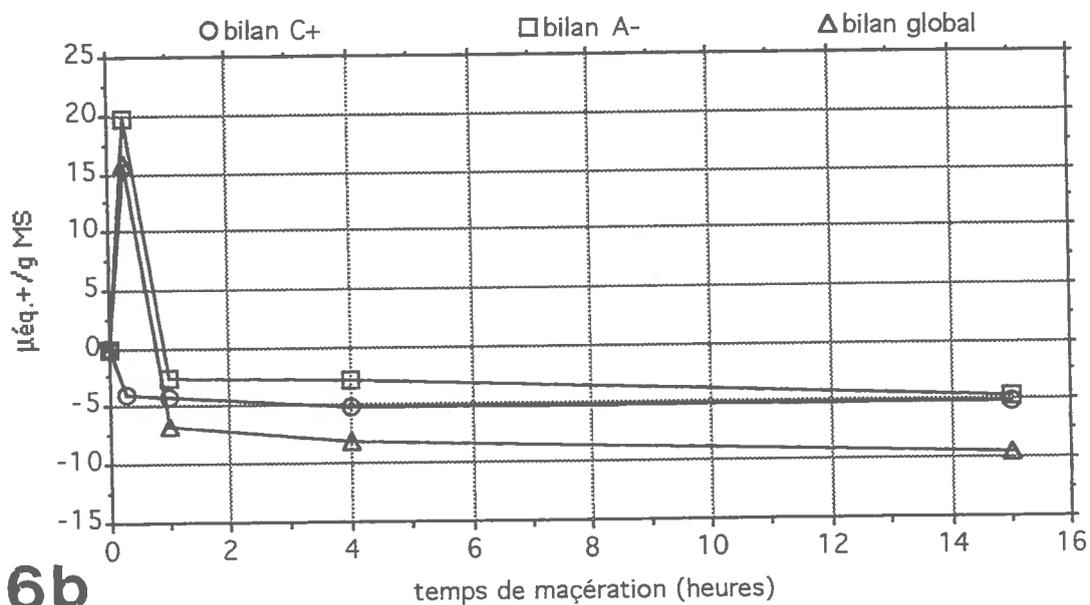
L'exposé de ces premiers résultats ouvre de nouvelles perspectives de recherches plus approfondies sur le comportement des lichens à l'interface lichen/hydrosphère et particulièrement sur les mécanismes cellulaires spécifiques de ces symbiotes, modèles biologiques d'un grand intérêt, notamment dans les milieux extrêmes.

BIBLIOGRAPHIE:

- ASCASO C., GALVAN J. & ORTEGA C., 1976 - The pedogenetic action of *Parmelia conspersa*, *Rhizocarpon geographicum* and *Umbilicaria pustulata*. *The Lichenologist*, 8 (2), 151-171.
- ASTA J., 1992 - Constitution minérale de quelques espèces de lichens. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 139, *Actual. Bot.* (1), 81-97.
- BACHEREAU F., 1993 - *Rôle des lichens dans les cycles biogéochimiques: première étude expérimentale sur les transferts ioniques*. Mémoire de DEA "Ecosystèmes Continentaux Arides, Méditerranéens et Montagnards", Université J. Fourier, Grenoble I, 62 p + annexes.
- BOBRITSKAYA M.A., 1950- Absorption of mineral elements by lithophytic vegetation on massive crystalline rocks. *Tr. Pochv. Inst. Akad. Nank SSSR*, 34, 5-27.
- BROWN D.H. & BROWN R.M., 1991 - Mineral cycling and lichens: the physiological basis. *The Lichenologist*, 23 (3), 293-307.
- BROWN D.H. & BECKETT R.P., 1984 - Uptake and effect of cations on lichen metabolism. *The Lichenologist*, 16 (2), 173-188.
- BROWN D.H. & SLINGSBY D.R., 1972 - The cellular location of lead and potassium in the lichen *Cladonia rangiformis* (L.) Hoffm. *New Phytol.*, 71, 297-305.
- CRITTENDEN P.D., 1983 - The role of lichens in the nitrogen economy of subarctic woodlands: *Stereocaulon paschale* during rainfall. In *Nitrogen as an ecological factor*. Lee, Mcneil and Rorison, ed., 43-63.
- CRITTENDEN P.D. & KERSHAW, K.A., 1978 - Discovering the role of lichens in the nitrogen cycle in Boreal-Arctic Ecosystems. *The Bryologist*, 81 (2), 258-267.
- CRITTENDEN P.D. & KERSHAW, K.A., 1979 - Studies on lichen-dominated systems. XXII. The environmental control of nitrogenase activity in *Stereocaulon paschale* in spruce-lichen woodland. *Can. J. Bot.*, 57 (3), 236-254.



6a



6b

Figure 6 - Bilan électrique des échanges ioniques

6a: temps de mesure 1/4heure-15 heures: comparaison du bilan électrique global des trois espèces
 6b: protocole détaillé (1/4h, 1h, 4h et 15h): évolution du bilan électrique pendant la macération de *Cetraria islandica*

- DUCHAUFOR P. & SOUCHIER, B., 1994 - *Pédologie*. Masson, Paris Milan Barcelone. Tome I (510p). Tome II (692p).
- FARRAR J.F. & SMITH D.C., 1976 - Ecological physiology of the lichen *Hypogymnia physodes*. III. The importance of the rewetting phase. *New Phytologist*, 77, 115-125.
- FRY E.J., 1924 - A suggested explanation of the mechanical action of lithophytic lichens on rocks (shale). *Ann. Bot. (London)*, 38, 175-196.
- FRY E.J., 1927 - The mechanical action of crustaceous lichens on substrate of shale, schist, gneiss, limestone and obsidian. *Ann. Bot. (London)*, 41, 437-460.
- ISKANDAR I.K. & SYERS J.K., 1972 - Metal complex formation by lichen compounds. *J. Soil Sc.*, 23, 255-265.
- JONES D., 1988 - Lichens and pedogenesis. In *CRC Handbook of Lichenology*. Galun, ed., CRC Press, 109-124.
- JONES D., WILSON, M.J. & TAIT, J.M., 1980 - Weathering of a basalt by *Pertusaria corallina*. *The Lichenologist*, 12, 277-289.
- NIEBOER E., LAVOIE P., SASSEVILLE R.P.L., PUCKETT K.J. & RICHARDSON, D.H.S., 1976 - Cation-exchange equilibrium and mass balance in the lichen *Umbilicaria muhlenbergii*. *Can. J. Bot.*, 54, 720-723.
- NIEBOER E., RICHARDSON D.H.S. & TOMASSINI, F.D., 1978 - Mineral uptake and release by lichens: an overview. *The Bryologist*, 81 (2), 226-246.
- NIEBOER E., PADOVAN D., LAVOIE P. & RICHARDSON, D.H., 1984 - Anion accumulation by lichens. II - Competition and toxicity studies involving arsenate, phosphate, sulphate and sulphite. *New Phytol.*, 96, 83-93.
- SCHATZ A., 1963a - Chelation and nutrition. Soil microorganisms and soil chelation. The pedogenetic action of lichens and lichen acids. *J. Agri. and Food chem.*, 11, 112-118.
- SCHATZ A., 1963b - The importance of metal-binding phenomena in the chemistry and microbiology of the soil. I. The chelating properties of lichens and lichen acids. *Adv. Front. Plant Sci.*, 6, 113.
- TUOMINEN V. & JAAKKOLA T., 1973 - Absorption and accumulation of mineral elements and radioactive nuclides. In *The Lichens*. Ahmadjian and Hale, ed. Academic Press, 185-219.
- WILSON M.J., JONES D & Mc HARDY, W.J., 1981 - The weathering of serpentinite by *Lecanora atra*. *The Lichenologist*, 13, 167-176.

LES LICHENS, MODELES D'ETUDE DES EFFETS DU RAYONNEMENT SOLAIRE (VISIBLE ET UV) : ASPECTS METHODOLOGIQUES

Frédéric BACHEREAU et Juliette ASTA

Centre de Biologie Alpine, Université Joseph Fourier Grenoble I, B.P. 53 X,
38041 Grenoble Cedex.

Résumé

Des expérimentations réalisées sur les effets du rayonnement solaire (visible et UV) sur quelques espèces de lichens terricoles saxicoles et corticoles par transplantation in situ au Col du Lautaret (2100m, Hautes-Alpes) et utilisation de filtres sélectifs anti-UVA, anti-UVB et anti-UVA et B ainsi que par irradiation anti-UVB en serre.

Différents descripteurs biologiques sont analysés par des techniques variées anatomiques et histologiques (mesure de l'épaisseur du thalle), physiologiques (mesures de la photosynthèse et de la respiration), biochimiques (extraction des substances lichéniques, des chlorophylles et des caroténoïdes).

Abstract

Experiments are realized regarding the effects of solar radiation (UV and visible bands) on some terricolous, saxicolous and corticolous lichen species. Lichens will be transplanted at a high altitude site (2100 m, Lautaret Pass, Hautes-Alpes, France) and placed under different selective solar filters (UV-B filter, UV-B et A filter, control filter). Also, lichen responses physiological (photosynthetic and respiratory activities) and biochemical (phenolic compounds, chlorophyll and carotenoid contents) parameters are analysed.

INTRODUCTION:

- Contexte de l'étude : les changements climatiques globaux:

D'origine anthropique, la pollution diffuse de l'atmosphère terrestre (à tous les niveaux) entraîne de nombreuses perturbations en chaîne telles que effet de serre, augmentation d'ozone dans la basse atmosphère, diminution de la couche d'ozone stratosphérique (Ker, 1991, 1992, in Day *et al.*, 1993; NASA, 1988, in Teramura *et al.*, 1991). Ce dernier phénomène a pour conséquence une augmentation du flux du rayonnement UV-B (280-320 nm) (Blumthaler et Ambach, 1990).

Or, les effets photobiologiques des UV-B sont importants aussi bien chez les animaux que chez les végétaux supérieurs (Jagger, 1981; Peak et Peak, 1982; Björn et Bornman, 1983; Worrest et Caldwell, 1986). Ils provoquent des perturbations physiologiques car de nombreuses macromolécules biologiques, en particulier les protéines, l'ADN, l'ARN, les pigments et les phytohormones ont un fort coefficient d'absorption dans la bande des UV-B. Cette absorption est alors à l'origine de modifications de la structure des membranes du milieu intercellulaire d'où les nombreuses perturbations concernant : perméabilité membranaire, conductance stomatique, photosynthèse et respiration et toutes perturbations biochimiques (composition en protéines, lipides, chlorophylles et hydrates de carbones, fractions spécifiques telles que flavonoïdes d'ailleurs absents chez les lichens, etc...), à l'origine d'altération tissulaire ou structurale et de dysfonctionnement global de l'organisme telle que la croissance...

Le degré de sensibilité des végétaux varie d'une façon inter et intra-spécifique, et ces variations suggèrent qu'une partie de la tolérance des plantes aux UV-B est d'origine génétique. De nombreux travaux visent à évaluer l'impact d'une augmentation du flux d'UV sur les écosystèmes, et de mettre au point des modèles de bioindication. Ainsi, chez plusieurs groupes d'organismes, on a relevé une relation directe entre la concentration en pigments de type flavonoïde (rôle d'absorption des UV-B) et la dose de radiations UV-B reçue: cyanobactéries (Sherer *et al.*, 1988); mousses (Marham *et al.*, 1990); végétaux supérieurs (Caldwell, 1968; Tevini *et al.*, 1991). Des travaux récents ont mis en évidence cette même relation le long d'un gradient altitudinal (Sullivan *et al.*, 1992; Ziska *et al.*, 1992). En effet, le flux des UV-B atteignant le sol augmente d'environ 16 % par 1000 m d'altitude.

- Originalité du modèle lichénique:

Les lichens constituent un matériel de choix dans la recherche en écologie fondamentale ou appliquée. En premier lieu, leur nature symbiotique est un modèle physiologique intéressant d'adaptation et de colonisation dans les milieux extrêmes (Asta, 1985; Asta *et al.*, 1986). La contribution importante de la strate lichénique caractérise les milieux d'altitude, à la fois par la biomasse relative produite et les interactions avec le substrat minéral (Asta *et al.*, à paraître; Orry, 1989; Robert *et al.*, 1979).

En second lieu, les lichens sont des bioindicateurs des milieux perturbés (perturbations anthropiques et changements climatiques) tels les lichens épiphytes indicateurs de pollution atmosphérique. Rappelons que les lichens ne possèdent ni

cuticule ni stomates; ils sont très sensibles aux agressions de l'environnement. En outre, de par leur croissance très lente (0,1 à 10 mm/an) lié à un métabolisme lent, et une longévité importante (parfois plusieurs dizaines ou centaines d'années), ces végétaux pionniers se révèlent des témoins intéressants de l'histoire d'un milieu. (Ex: études de lichénométrie sur des modèles saxicoles pour la datation des moraines). De plus, les substances lichéniques excrétées par le mycobionte ont vraisemblablement un rôle écophysiological important. Certaines de ces substances, encore mal connues, ont probablement un rôle protecteur de l'activité photosynthétique du phycobionte contre les dommages causés par les radiations lumineuses (Galloway, 1992). C'est ainsi que des études de lichénométrie ont été réalisées sur des modèles saxicoles pour la datation des moraines.

Par contre, on ne dispose que d'une approche très fragmentaire ou même inexistante en ce qui concerne le rôle physiologique ou écologique des "substances lichéniques" excrétées par le mycobionte. Certaines de ces substances sont de véritables pigments colorés; leur présence pourrait indiquer l'existence d'un mécanisme de protection contre les fortes irradiations lumineuses (lumière Visible et UV) de haute altitude. En effet, les lichens d'altitude, surtout ceux poussant sur roches acides, sont fortement colorés. Jusqu'à présent, ces composés organiques complexes ont surtout été étudiés pour leur capacité de chélation (Schatz, 1963 a, 1963 b; Jones, 1988), la complexation organo-métallique étant un processus majeur de l'altération dite biochimique (Duchaufour et Souchier, 1994) des roches et des sols. Lawrey (1986), attribue plusieurs rôles écologiques probables à ces métabolites secondaires : - rôles majeurs: défense contre les microorganismes et les herbivores, allélopathie (dont les antibiotiques); - rôles mineurs: filtration de la lumière, régulation du phycobionte, altération biogéochimique et nutrition.

Concernant la capacité de filtration de la lumière des lichens, les travaux sont rares et contradictoires, mais il semblerait qu'il y ait une relation entre le gradient lumineux (adret/ubac) et la concentration en acide usnique ou en pariétine. Ces deux substances lichéniques les plus communes présentent une forte absorption dans l'UV (Rundel, 1969, 1978; Hill et Woolhouse, 1966).

Plus de 600 substances lichéniques ont été identifiées, principalement dans le cadre d'études chimiotaxonomiques. Ces molécules sont répertoriées dans un logiciel (WINTABOLITES) par leurs Rf (Thin Layer Chromatography) et leurs RT (High Performance Liquid Chromatography), ainsi que d'autres paramètres. Le champignon est reconnu comme le producteur, mais il semblerait que l'algue ait un rôle d'induction et de régulation. La voie acétate-malonate est responsable de la production des composés aromatiques (phénols) dont certains ont une forte absorption dans l'UV. La majorité de ces composés phénoliques sont extracellulaires et corticaux, ils se présentent sous forme de cristaux à la surface des hyphes du champignon, mais on en trouve aussi dans la paroi et le cytoplasme de l'algue. Il existe d'ailleurs une certaine variabilité chimique liée à l'âge (taille du thalle) et à la morphologie (présence de gradients verticaux).

En conclusion, outre leur intérêt comme modèle de pédogénèse initiale, les lichens constituent un modèle physiologique intéressant pour l'étude des effets des UV-B, et le suivi à long terme de la réduction de l'ozone stratosphérique:

- un métabolisme lent lié à leur capacité de reviviscence, leur capacité d'absorber l'humidité atmosphérique, une absence de sensibilité aux grandes variations de température, et une quasi absence de relation nutritive avec leur "substrat" font qu'ils sont moins sensibles que les végétaux supérieurs aux conditions climatiques extrêmes de montagne (basses températures, vent, rayonnement important), et qu'ils sont beaucoup plus faciles à transplanter ;

- n'ayant pas de moyens physiques de résistance aux agressions atmosphériques, ils ne peuvent développer qu'une stratégie de défense biochimique pour se protéger d'un fort flux d'UV-B.

Les recherches sur l'utilisation des lichens comme indicateurs des changements climatiques et environnementaux à court terme et à plus long terme en sont à leurs débuts, et ce champ d'investigation se révèle très prometteur. Ainsi, les lichens représentent-ils un groupe précieux pour le contrôle de la diminution de l'ozone stratosphérique à plus long terme (Anon, 1991; Galloway, 1992).

MATERIEL ET METHODES:

A/ MATERIEL VEGETAL:

Le choix des espèces lichéniques est réalisé selon plusieurs critères: abondance dans les Alpes, large répartition altitudinale, présence de substances lichéniques aromatiques, facilité d'emploi, faible variabilité chimique, espèce bien définie (absence de variétés). Plusieurs espèces ont donc été retenues: - terricoles: *Cetraria islandica*, *Cladonia rangiferina*; - saxicoles: *Xanthoria elegans*; - épiphytes: *Hypogymnia physodes*, *Pseudevernia furfuracea*.

B/ METHODES EXPERIMENTALES:

1/ Introduction:

La majorité des travaux récents concernant l'effet des UV-B en relation avec les systèmes biologiques a consisté en des expérimentations à court terme en chambre de croissance et en serre. Il s'avère que l'équilibre spectral (rapport UV/Visible important) inhabituel qui règne dans ces deux milieux d'étude peut mener à des conclusions irréalistes (Caldwell et Flint, 1994). Il paraît donc essentiel de compléter les résultats approximatifs obtenus en serre par une expérimentation in situ où l'on modifie le niveau des UV sans altérer de façon importante le niveau de la lumière visible (utilisation de filtres UV sélectifs).

2/ Transplantation altitudinale ascendante et exclusion des UV:

2-1/ Rappel: le climat de haute montagne et son intérêt dans l'étude des UV-B:

L'existence d'un relief présente deux intérêts majeurs pour l'étude de l'influence des radiations UV-B:

- avec l'altitude, on observe une diminution de la pression atmosphérique et donc de la densité de l'atmosphère, d'où une diminution de l'effet tampon de cette dernière quant aux facteurs écologiques. Ainsi, on note avec l'altitude:

- un gradient croissant dans l'intensité du rayonnement électromagnétique total, le rapport UV/Visible étant augmenté;

- l'augmentation de la pluviosité (variable) et de l'insolation;

- une diminution de la température moyenne et donc de l'humidité absolue, et ainsi une augmentation de l'humidité relative. Par conséquent, dans les milieux de haute altitude, la quantité d'eau atmosphérique est faible mais l'atmosphère est saturée plus facilement, d'où une plus grande disponibilité (nocturne) de l'eau pour les Thallophytes;

- selon l'exposition, on note une variation importante de l'irradiation globale. En adret (exposition sud), le rayonnement incident reçu est 8 à 10 fois supérieur à celui d'un ubac (exposition nord) et la variation d'irradiation UV-B (intensité et flux cumulé) est certainement très importante notamment en climat sec (Briançonnais par exemple) où la résultante d'une humidité atmosphérique faible et d'une couverture nuageuse peu fréquente, est un effet tampon minimal de l'atmosphère.

2-2/ Exploitation d'un climat de haute altitude:

Cette expérimentation in situ se déroule à l'étage subalpin supérieur, au Col du Lautaret (Hautes Alpes, 2100 m d'altitude). Cette station de haute altitude permet de soumettre les échantillons à un flux d'UV naturel important (+ 30 % par rapport à la plaine) sans limiter les phénomènes de photoréactivation (réparation des dégâts liés aux UV par les longueurs d'ondes du visible et du bleu notamment). De plus, les températures moyennes basses permettent d'utiliser des plaques de filtration sans s'exposer à un effet de serre démesuré, et assurent également aux lichens une réhydratation abondante.

L'utilisation de filtres sélectifs (UV-B, UV-B et A, lumière directe), ainsi qu'un filtre Témoin (pas de filtration) pour tenir compte des effets secondaires des filtres, permet de discriminer l'effet des UV-A, UV-B et de la lumière visible.

3/ Irradiation UV-B en serre:

Les échantillons sont soumis à différentes doses d'UV-B supplémentaire grâce à l'utilisation de lampes UV-B. Cette expérimentation s'effectue en collaboration avec la Faculté d'Agronomie de Gembloux (Belgique).

Cette deuxième phase est complémentaire de la première et permet de mieux cerner le problème (corrélation entre pigmentation et dose UV), même si les effets des UV seront surestimés par la limitation des phénomènes de photoréactivation (ratio UV/Visible trop fort) inhérente à ces expérimentations en serre.

4/ Etude de gradients altitudinaux naturels en conditions écologiques diverses:

Il s'agit de la dernière phase de cette étude, et certainement la plus difficile. Elle consiste à vérifier in situ les données obtenues par expérimentation en conditions contrôlées. En conditions naturelles, où de nombreux facteurs interagissent, existe-t-il un effet UV-B discernable (signature biochimique ou physiologique)?

C/ LES DESCRIPTEURS BIOLOGIQUES UTILISES:

- **Anatomie et histologie:** L'épaisseur des différents tissus (cortex supérieur, couche algale, médulle, cortex inférieur) peut être mesurée sur des coupes transversales (microtome à congélation) en microscopie photonique. (On connaît bien les adaptations des végétaux supérieurs avec l'altitude, dont l'augmentation de l'épaisseur des feuilles.) Ces mesures ont également pour objectif de vérifier la standardisation de l'épaisseur des thalles, car la surface d'échange a un rôle important dans le transfert des solutés (quand la masse augmente, la surface augmente moins vite que le volume) (Whitlow *et al.*, 1992).

- Physiologie et biochimie:

- photosynthèse et respiration (électrode à O₂ en laboratoire, Li-Cor 6200 in situ); - activité membranaire: influx des anions nutritifs (HPLC avec détecteur conductimétrique); - perméabilité membranaire: l'efflux de K⁺ se révèle être un indicateur de stress divers (spectrophotométrie d'absorption de flamme). - analyse des "substances lichéniques" (composés aromatiques): après extraction par l'acétone, les techniques d'analyse envisagées sont la spectrophotométrie UV, l'HPLC avec détecteur UV et la TLC (selon Culberson). - analyse des chlorophylles et des caroténoïdes: extraction et dosage dans le DMSO (Barnes *et al.*, 1992) par spectrophotométrie dans le visible.

CONCLUSION

Le domaine de recherche abordé pour cette expérimentation implique la collaboration active de plusieurs spécialités et disciplines depuis la biogéographie et l'autoécologie des espèces lichéniques jusqu'à la physiologie cellulaire et la biochimie. La contribution du pôle scientifique de Grenoble est essentiel: - laboratoire de physiologie cellulaire végétale (UJF, Grenoble I) (Pr. Tissut); - laboratoire de physiologie végétale du CENG et laboratoire du Lautaret (Dr Bligny); - Jardin Alpin du Col du Lautaret (Directeur: Cadel). D'autres laboratoires apportent leurs compétences spécifiques au projet: - centre de recherche forestière de Nancy (INRA) (Dr Garrec); - faculté d'agronomie de Gembloux, Belgique (Dr. Laitat); - centre de pédologie biologique de Nancy (CNRS) (Dr Toutain).

BIBLIOGRAPHIE:

- ANON 1991- Lichens give ozone warning. *Kew (Autumn)*, 5-6.
- ASTA J., 1985- Colonisation par les lichens et les mousses. *L'aménagement de la haute montagne et ses conséquences sur l'environnement. Le canton d'Aime (Savoie)*. CNRS-PIREN-MAB, 266-276.
- ASTA J., AVNAIM M. & LETROUT M.A., 1986 - Colonisation d'un sol vierge par *Baeomyces rufus* (Huds.) Rebend. (lichen) et *Pogonatum urnigerum* (Hedw.) Beauv. (mousse): aspects morphologique et structural. *Trav. Scient. Parc Nat. Vanoise*, XV, 83-101.
- ASTA J., ORRY F., TOUTAIN F., SOUCHIER B. & VILLEMEN G.- Micromorphological and ultrastructural investigations on the lichen-soil interface. *Soil Biol. Bioch.* (à paraître).
- BJÖRN L.O. & BORNMAN J.F. (eds), 1983 - Proceedings of the International Workshop on the effects of Ultraviolet Radiation on Plants. *Physiol. Plant.*, 58, 349-450.
- BLUMTHALER M. & AMBACH W., 1990 - Indication of increasing solar ultraviolet-B radiation flux in alpine regions. *Science*, 248, 206-208.
- CALDWELL M.M., 1968- Solar ultraviolet radiation as an ecological factor for alpine plants. *Ecological monographs (Summer)*, 38, n°3, 243-268.
- CALDWELL M.M. & FLINT S.D., 1994 - Stratospheric ozone reduction, solar UV-B radiation and terrestrial ecosystems. *Climatic Change*, 28, 375-394.
- DAY T.A., MARTIN G. & VOGELMANN T.C., 1993 - Penetration of UV-B radiation in foliage: evidence that the epidermis behave as a non-uniform filter. *Plant, Cell and Environment*, 16, 735-741.
- DUCHAUFOR, P. & SOUCHIER, B., 1994 - *Pédologie*. Masson, Paris Milan Barcelone. Tome I (510p). Tome II (692p).
- GALLOWAY D.J., 1992 - Lichens of laguna San Rafael, Parque Nacional "Laguna San Rafael", southern chile: indicators of environmental change. *Global ecology and biogeography letters*, 2, 37-45.
- HILL D.J. & WOOLHOUSE H.W., 1966 - Aspects of the autecology of *Xanthoria parietina*. *The Lichenologist*, 3, 207-214.
- JAGGER J., 1981 - Near-UV radiation effects on microorganisms. *Photochem. Photobiol.*, 34, 761-768.
- JONES D., 1988 - Lichens and pedogenesis. In *CRC Handbook of Lichenology*, Galun, ed., CRC Press, 109-124.
- LAWREY J.D., 1986 - Biological role of lichen substances. *The Bryologist*, 89 (2), 111-122.
- MARKHAM K.R., FRANKE A., GIVEN D.R. & BROWNSEY P., 1990 - Historical antarctic ozone level trends from herbarium specimen flavonoids. *Bulletin de liaison du groupe polyphénol*, 15, 230-235.
- ORRY F., 1989 - *L'interface lichen-sol: études micromorphologiques et pédologiques*. Mémoire de DEA "Géographie, Ecologie et Aménagement des montagnes", Université J.Fourier, Grenoble I, 45 p.
- PEAK M.J. & PEAK J.G., 1982 - Lethal effects on biological systems caused by solar ultraviolet light: Molecular considerations- In *NATO Advanced Research Institute Monograph Biological Effects of Solar UV Radiation* (J. CALKINS, ed.), Plenum Press, 325-336.
- ROBERT M., EYHERALDE J., BERRIER J. & PELISSONNIER C., 1979 - Illustration du rôle des êtres vivants dans l'altération et la pédogénèse à l'étage alpin et subalpin. *Réunion sur les sols de montagne*, Chambéry, 29-31 Mai 1979, *Ann. Univ. Savoie, Sciences Naturelles*, 4, 23-30.
- RUNDEL P.W., 1969 - Clinal variation in the production of usnic acid in *Cladonia subtenuis* along light gradients. *The Bryologist*, 72, 40-44.
- RUNDEL P.W., 1978 - The ecological role of secondary lichen substances. *Biochem. Syst. Ecol.*, 6, 157-170.
- SHATZ A., 1963a - Chelation and nutrition. Soil microorganisms and soil chelation. The pedogenetic action of lichens and lichen acids. *J. of Agri. and food chem.*, 11, 112-118.
- SHATZ A., 1963b - The importance of metal binding phenomena in the chemistry and microbiology of the soil. I. The chelating properties of lichens and lichen acids. *Adv. Front. Plant Sci.*, 6, 113.
- SHERER S., CHEN T. W. & BOGER P., 1988 - A new UV-A/B protecting pigment in the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune*. *Plant physiology*, 88, 1055-1057.
- SULLIVAN J.H., TERAMURA A.H. & ZISKA L.H., 1992 - Variation in UV-B sensitivity in plants from a 3,000 m elevational gradient in Hawaii. *American journal of botany*, 79 (7), 737-743.
- TERAMURA A.H., ZISKA L.H. & ESTER SZTEIN A., 1991 - Changes in growth and photosynthetic capacity of rice with increased UV-B radiation. *Physiologia Plantarum*, 83, 373-380.
- TEVINI M., BRAUN J. & FIESER G., 1991- The protective function of the epidermal layer of rye seedlings against ultraviolet-B radiation. *Photochemistry and photobiology*, 53, n°3, 329-333.
- WORREST R.C. & CALDWELL M.M., 1986 - Stratospheric ozone's reduction, solar ultraviolet radiation and plant life. NATO ASI Séries G: *Ecological Sciences*, Springer-Verlag, Berlin, ISBN 3-540-13875-7.
- ZISKA L.W., TERAMURA A.H. & SULLIVAN J.H., 1992 - Physiological sensitivity of plants along an elevational gradient to UV-B radiation. *American journal of botany*, 79 (8), 863-871.

UTILISATION D'UN SYSTEME D'INFORMATION GEOGRAPHIQUE POUR L'ANALYSE DE LA DYNAMIQUE SPATIALE DES LICHENS

Philippe DELCROS *, Juliette ASTA** et Jean-Jacques BRUN*

*Cemagref 2 rue de la Papeterie 38400 SAINT MARTIN D'HERES

** Centre de Biologie Alpine Université Joseph Fourier GRENOBLE I BP 53 X F-38041 Grenoble cedex

Résumé

Des photographies prises à différentes périodes de la croissance des thalles de *Caloplaca aurantia* (Pers.) Hellb. transplantés sur un site expérimental (carrière de Marchaux, Doubs) ont été numérisées sous un Système d'Information Géographique (SIG). Cela rend possible la visualisation et la quantification de la croissance du lichen dans l'espace.

Summary

Diachronic photographs of the thallus growth of *Caloplaca aurantia* (Pers.) Hellb. transplanted on an experimental site (quarry of Marchaux, Doubs) have been digitized with a Geographical Information System (GIS). This allows the visualization and quantification of the spatial growth of the lichen.

INTRODUCTION

Un programme de revégétalisation de carrières a été mené de 1980 à 1990 par le Cemagref (Brun, 1986 ; Brun & Guichardon, 1991 ; Van Haluwyn *et al.*, 1986) et en parallèle par la Compagnie Nationale du Rhône (Legrand, 1987; Legall et Legrand, 1988). Une expérimentation, conduite par Asta s'est inscrite dans le cadre de ces travaux. Les lichens étant connus comme des colonisateurs pionniers de milieux difficiles et parfois hostiles aux végétaux supérieurs, il était intéressant de chercher à installer des lichens sur les parois calcaires d'une carrière choisie à titre expérimental (Marchaux, Doubs). Tenant compte de l'hétérogénéité des différentes parties de la carrière (nature de la roche, exposition, fissuration, suintement...), Asta a choisi des lichens calcicoles de différents types écologiques (nitrophiles, xérophiles et hygrophiles) tels que *Xanthoria parietina*, *Lecanora muralis*, *Caloplaca aurantia*... Les échantillons choisis ont été, soit transplantés entiers avec leur caillou (substrat) d'origine, soit appliqués sur la roche en place après avoir été réduits en fragments de petite dimension. Différents types de préparation des surfaces d'implantation ont été mis au point (terre végétale, bitume, glue, utilisation ou non d'engrais divers tels que phosphates, nitrates, sang séché...). Les observations, débutées en 1982, se sont poursuivies jusqu'en 1993. Certains milieux ont favorisé davantage la colonisation des lichens provenant de fragments sur la roche en place. Quant aux transplants, ils se sont dans l'ensemble bien installés et les thalles ont suffisamment progressé pour passer du support d'origine à la roche en place, ce qui en soit était déjà une performance.

Parallèlement à cette étude, les travaux conduits à l'aide des systèmes d'information géographique (S.I.G.) sur l'analyse spatiale de l'écologie du paysage s'étant fortement développés, nous avons pensé qu'il était opportun d'utiliser les observations réalisées sur la dynamique des transplants de l'espèce de lichen qui s'était la mieux adaptée au milieu, en l'occurrence *Caloplaca aurantia* (Pers.) Hellb. (=ex *Caloplaca callopisma* (Ach.) Th. Fr.) afin de montrer les apports d'un S.I.G. et les concepts de l'analyse spatiale pour l'étude de la colonisation du substrat par des lichens.

MATERIEL ET METHODES

Les principes d'un système d'information géographique

Qu'est-ce qu'un système d'information géographique ?

Les systèmes d'information géographique (S.I.G.) sont des outils informatiques créés à l'origine pour des gestionnaires de l'espace (géographes, cartographes, urbanistes...). Ils permettent la saisie, le traitement, le croisement et la restitution de toute l'information contenue dans un contexte géographique donné (Delcros, 1993). Cette information géographique correspond à la combinaison de deux types de données (figure 1) :

— les données graphiques, ou spatiales, qui regroupent l'information concernant la localisation et la forme des entités cartographiques (par exemple, des plages cartographiques représentant un certain type de couvert végétal, des courbes représentant des cours d'eau...),

— les données descriptives, qui caractérisent les données graphiques, correspondant soit à des données qualitatives comme, par exemple, un type de couvert végétal, soit à des données quantitatives.

Une des forces des systèmes d'information géographique est de proposer une adéquation et une interaction parfaites entre un système de gestion de bases de données (pour les données descriptives), et un logiciel de cartographie assistée par ordinateur (pour les données spatiales).

Les fonctionnalités d'un S.I.G. servant à l'analyse de la dynamique spatiale des lichens

Les S.I.G. les plus élaborés, comme Arc-Info (développé par ESRI), sont conçus pour satisfaire aux besoins les plus divers, à la fois ceux des urbanistes et des écologues, ceux des paysagistes et des géographes. C'est pourquoi leurs fonctionnalités sont très nombreuses, et notre objectif ici n'est pas d'en dresser la liste exhaustive. Nous insisterons uniquement sur certains aspects qui seront repris dans la présentation des résultats.

• Acquisition des données

Les données spatiales sont saisies au moyen d'une table à numériser (figure 2). Il s'agit concrètement d'une table magnétique reliée à la station de travail sur laquelle est implanté le S.I.G. A cette table est associé un curseur, magnétique lui aussi, doté d'une sorte de viseur et de touches de saisie (figure 3). Le document cartographique à numériser est fixé sur la table au moyen de ruban adhésif, et ses contours sont suivis par le viseur du curseur. La table et le curseur étant magnétiques tous les deux, la station de travail sait donc à tout moment où se trouve le curseur, avec une précision bien supérieure à celle de l'œil humain. La saisie de ces données spatiales s'effectue au moyen des touches du curseur. Il s'agit donc, en quelque sorte, d'une version moderne et informatique du pantographe utilisé par les dessinateurs. Cette saisie de contours est complétée par la saisie des données descriptives des entités spatiales (cela correspond, en général, à l'attribution d'une classe à une plage cartographique).

Une fois ces saisies effectuées, le S.I.G. est à même de fournir, pour chaque carte, une base de données composée d'autant de fiches qu'il y a de plages cartographiques (appelées "polygones" dans le jargon des S.I.G.), et où l'on peut lire, en colonne, la classe d'appartenance, la superficie, et le périmètre de chaque polygone.

• Combinaison de l'information géographique

Il s'agit sans doute du principal atout du S.I.G. Cette fonction permet l'obtention d'une nouvelle carte par le croisement de deux cartes initiales. Il y a non seulement superposition des contours des deux cartes, mais aussi, et c'est le plus important, création d'une nouvelle base de données du type de celle de la figure 4, à partir des données spatiales et descriptives des cartes initiales (figure 5).

Concrètement, cette fonctionnalité est utilisée :

— soit pour coupler les informations de différentes natures sur un même espace (par exemple, croiser une carte des sols avec une carte de végétation),

— soit pour juxtaposer les mêmes descripteurs d'un même espace, mais à des périodes différentes, afin d'en étudier la dynamique. C'est cette modalité que nous utiliserons.

Les principes de l'analyse spatiale

Les méthodes d'analyse spatiale des milieux naturels se sont développées à la fois grâce à l'émergence des concepts d'une jeune discipline scientifique, l'écologie du paysage, et grâce à l'essor des outils S.I.G. Le principe de l'analyse spatiale en écologie du paysage consiste à définir et calculer un certain nombre de descripteurs de la structure et de la dynamique des paysages étudiés. Il convient de préciser qu'en écologie du paysage, l'acception du mot "paysage" est beaucoup plus large que celle du langage commun : le paysage est un "espace hétérogène dont les différentes parties sont en interaction" (Baudry, 1985). Il n'est donc pas particulièrement inféodé à une dimension spatiale prédéfinie, même s'il est vrai que les écologues du paysage travaillent sur des espaces variant entre quelques dizaines et quelques milliers d'hectares.

Peut-on alors considérer l'expression spatiale de thalles de lichens comme un paysage ? *A priori* oui, si l'on retrouve une certaine hétérogénéité spatiale, et une interaction entre les éléments constituant cette mosaïque hétérogène. Quoi qu'il en soit, cette réflexion sur la sémantique n'est pas indispensable dans la mesure où l'on n'a pas la prétention, ici, de faire de l'écologie du paysage sur les lichens, mais d'utiliser des méthodes, des outils de l'analyse spatiale (qui n'est qu'une composante de l'écologie du paysage) afin d'ouvrir de nouvelles voies aux lichénologues.

Les descripteurs simples

Ce sont des descripteurs facilement mesurables, grâce à la base de données spatiale fournie automatiquement par le S.I.G. (figure 4). Sur l'ensemble de la cartographie des lichens, ou par classes, on peut récolter des données concernant les surfaces (S), les périmètres (P), les nombres de polygones (n), ou encore la taille moyenne des polygones (S/n).

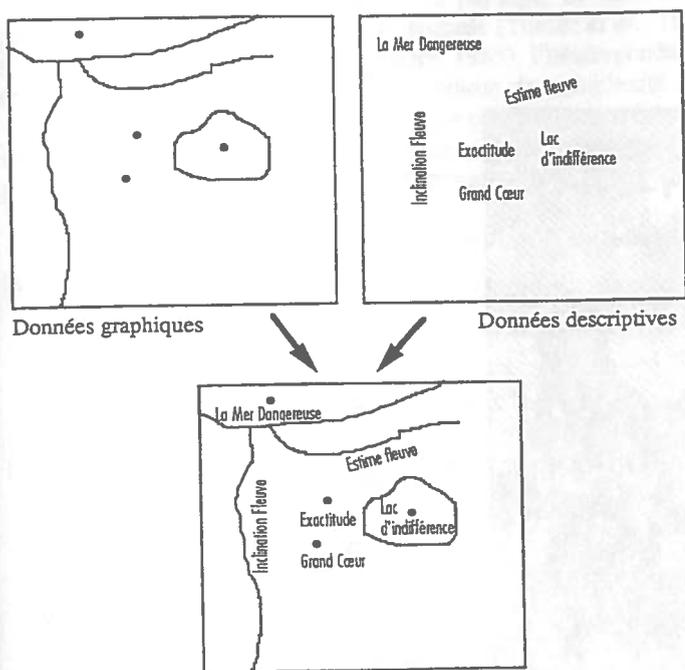


Figure 1 : Information graphique et information descriptive dans un S.I.G. (extrait de "La carte de Tendre", d'après Delcros, 1993)

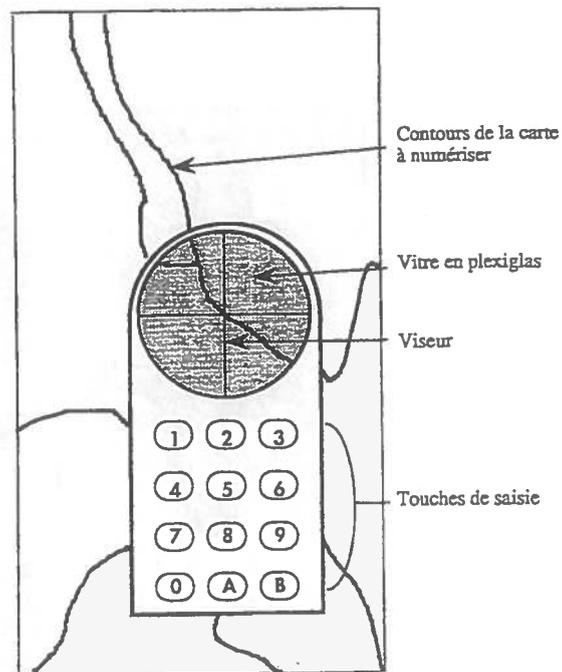


Figure 3 : Détail du curseur magnétique de la table à numériser

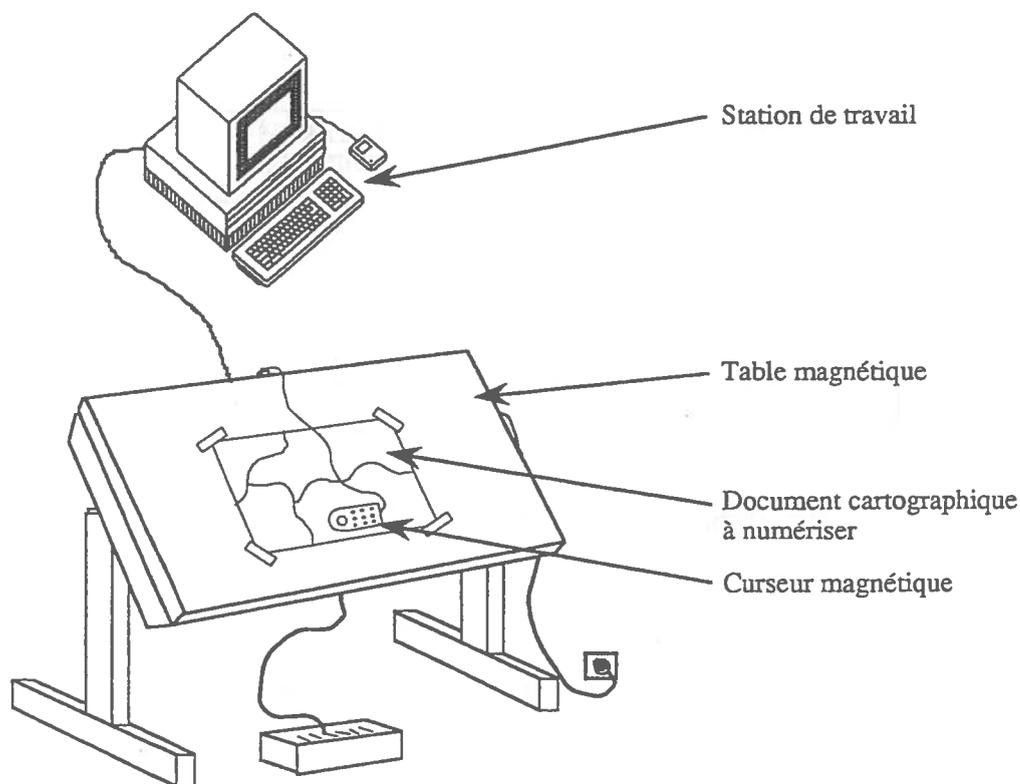
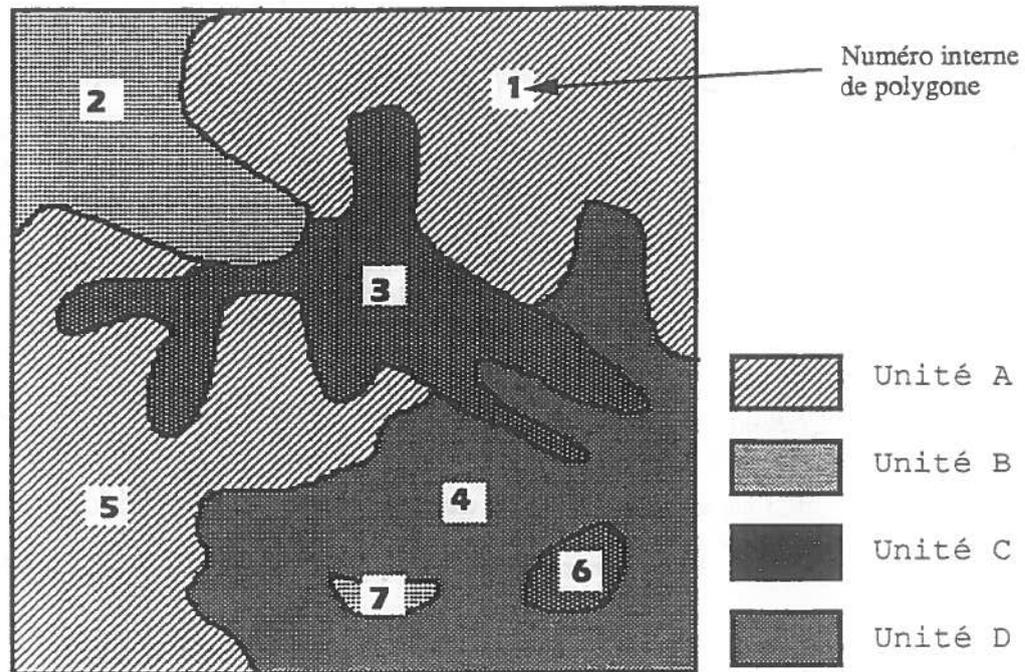


Figure 2 : Principe de numérisation des données spatiales sous le S.I.G.



Carte numérisée

n° polyg.	SURFACE	PERIMETRE	UNITE
1	2426,245	291,573	A
2	1016,464	141,018	B
3	1481,242	321,988	C
4	2629,784	422,357	D
5	2262,61	344,964	A
6	132,01	42,682	C
7	102,437	43,74	B

Table attributive des données spatiales de la carte

Figure 4 : Exemple de carte numérisée et base de données spatiales associée

Les indices de structure

Développés par les écologues du paysage, ce sont des indices rendant compte des caractéristiques structurales du paysage observé, comme la diversité spatiale (Turner *et al.*, 1988), les diversités induites par les différentes unités paysagères (Baudry & Baudry-Burel, 1982 ; Baudry, 1985), l'hétérogénéité spatiale (Baudry, 1985 ; Delcros, 1993), la dimension fractale (Mandelbrot, 1975 ; Milne, 1991), les indices de complexité des formes (Forman & Godron, 1986), de connectivité (Burel, 1991), de contiguïté (Delcros, 1993) ou de proximité (spatiale (Turner *et al.*, 1988). Ces indices peuvent provenir de formules intégrant les paramètres spatiaux (surface, périmètre, nombre), de régressions linéaires (cas de la dimension fractale), ou bien proviennent de procédures d'analyse d'image (cas de l'hétérogénéité spatiale).

À titre d'exemple, voici l'indice de forme, ou indice de Patton, qui traduit la complexité de la forme d'une plage cartographique :

$$F = \frac{P}{2\sqrt{\pi S}}$$

où S et P représentent respectivement la surface et le périmètre de la plage cartographique. Dans le cas d'un cercle, objet géométrique bidimensionnel le plus simple, c'est-à-dire présentant le plus court périmètre pour une surface donnée, l'indice vaut 1. Pour un carré, objet un peu plus complexe, il vaut 1.13. L'indice de Patton du symbole de la Croix-Rouge vaut 1.51. Cet indice augmente ainsi avec la complexité de l'objet.

L'analyse de la dynamique paysagère

L'analyse quantitative d'une dynamique paysagère se conduit à partir des données du croisement entre deux cartes représentant l'état d'un même paysage à deux périodes différentes (figure 5). Ces données, et plus particulièrement les surfaces lues dans la base de données spatiales de la combinaison des deux cartes, permettent l'élaboration de matrices de transition. Ce sont des matrices carrées permettant la quantification de tous les changements de surface observables.

Par exemple, considérons un paysage composé de trois unités paysagères A, B et C, et observé à deux époques différentes t_1 et t_2 . La matrice de transition résultant du croisement des deux cartes aux deux époques différentes est représentée sur la figure 6.

Les $x_{i,j}$ représentent des proportions, et la somme de ces coefficients par colonne vaut 1 (ou Cela signifie, par exemple, que l'ensemble des surfaces qui étaient en classe A au temps t_1 s'est transformé au temps t_2 en classe B dans une proportion $x_{A,B}$, en classe C dans une proportion $x_{A,C}$ et est resté en classe A dans une proportion $x_{A,A}$ (donc $x_{A,A} + x_{A,B} + x_{A,C} = 1$).

Les coefficients $x_{i,j}$, $i \neq j$, de ces matrices de transition permettent ainsi de quantifier les dynamiques paysagères (ou instabilité), alors que les coefficients $x_{i,i}$ rendent compte de la stabilité. Ces coefficients peuvent alors servir au calcul de taux de stabilité ou d'instabilité globales, ou encore au calcul d'indices de dynamique paysagère qui caractérisent le rôle joué par chaque unité paysagère dans la dynamique globale (Delcros, 1993).

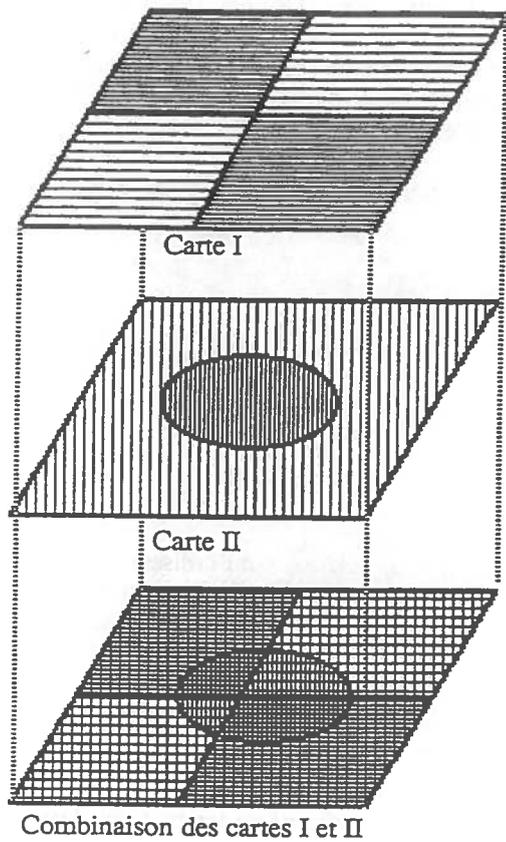
Protocole expérimental

Les méthodes et les outils qui viennent d'être décrits ont été utilisés pour l'étude de la dynamique de transplants de *Caloplaca aurantia* (Pers.) Hellb. (= ex *Caloplaca callopisma* (Ach.) Th. Fr.) sur le site expérimental de la carrière de Marchaux (Doubs). Un suivi photographique de la dynamique du lichen a été réalisé à cinq périodes différentes : 1982 (date de la mise en place des transplants), 1985, 1987, 1989 et 1993.

Comme nous l'avons indiqué plus haut, cette expérimentation méthodologique a pour principal objectif de montrer les apports d'un S.I.G. et les concepts de l'analyse spatiale pour l'étude de la dynamique des lichens. Plus précisément, les résultats qui vont suivre serviront essentiellement à illustrer une méthode. Des commentaires et certaines interprétations concernant des résultats assez généraux pourront être développés, mais succinctement, car la robustesse des résultats est discutable pour un certain nombre de raisons :

- l'expérimentation n'a porté que sur un seul caillou,
- les limites des "unités paysagères" prises en compte demeurent floues,
- les photographies des substrats manquent de rigueur (échelles et angles de vues variables suivant les années, pièce de cinq centimes servant d'échelle qui occulte une partie du substrat). Mais il faut souligner que ces clichés n'avaient pas été pris à l'époque dans la perspective d'être numérisés par la suite sous un S.I.G.

Deux physionomies différentes du lichen, correspondant à deux stades de maturité, ont été retenues lors de l'interprétation des clichés photographiques : les zones de marge, ou zones de croissance, apparaissant en couleur jaune-orangé, et les parties centrales, mûres, portant les apothécies, et apparaissant dans une couleur brunâtre. De plus, à chaque année d'observation, le périmètre du substrat a été délimité. La cartographie de ces "paysages lichéniques", numérisée sous le S.I.G., est donc composé de cinq classes physionomiques (figure 7) : • marge sur substrat, • marge hors substrat, • partie centrale sur substrat, • partie centrale hors substrat, • substrat nu.



n°	Surface	Périmètre	Unité I

Base de données spatiales (carte I)

n°	Surface	Périmètre	Unité II

Base de données spatiales (carte II)

n°	Surface	Périmètre	Unité I	Unité II

Base de données spatiales de la combinaison des cartes I et II

Figure 5 : Croisement de cartes : combinaison de l'information spatiale et descriptive

$t_2 \backslash t_1$	Unité A	Unité B	Unité C
Unité A	$x_{A,A}$	$x_{B,A}$	$x_{C,A}$
Unité B	$x_{A,B}$	$x_{B,B}$	$x_{C,B}$
Unité C	$x_{A,C}$	$x_{B,C}$	$x_{C,C}$

Figure 6 : représentation paramétrique d'une matrice de transition (trois unités paysagères)

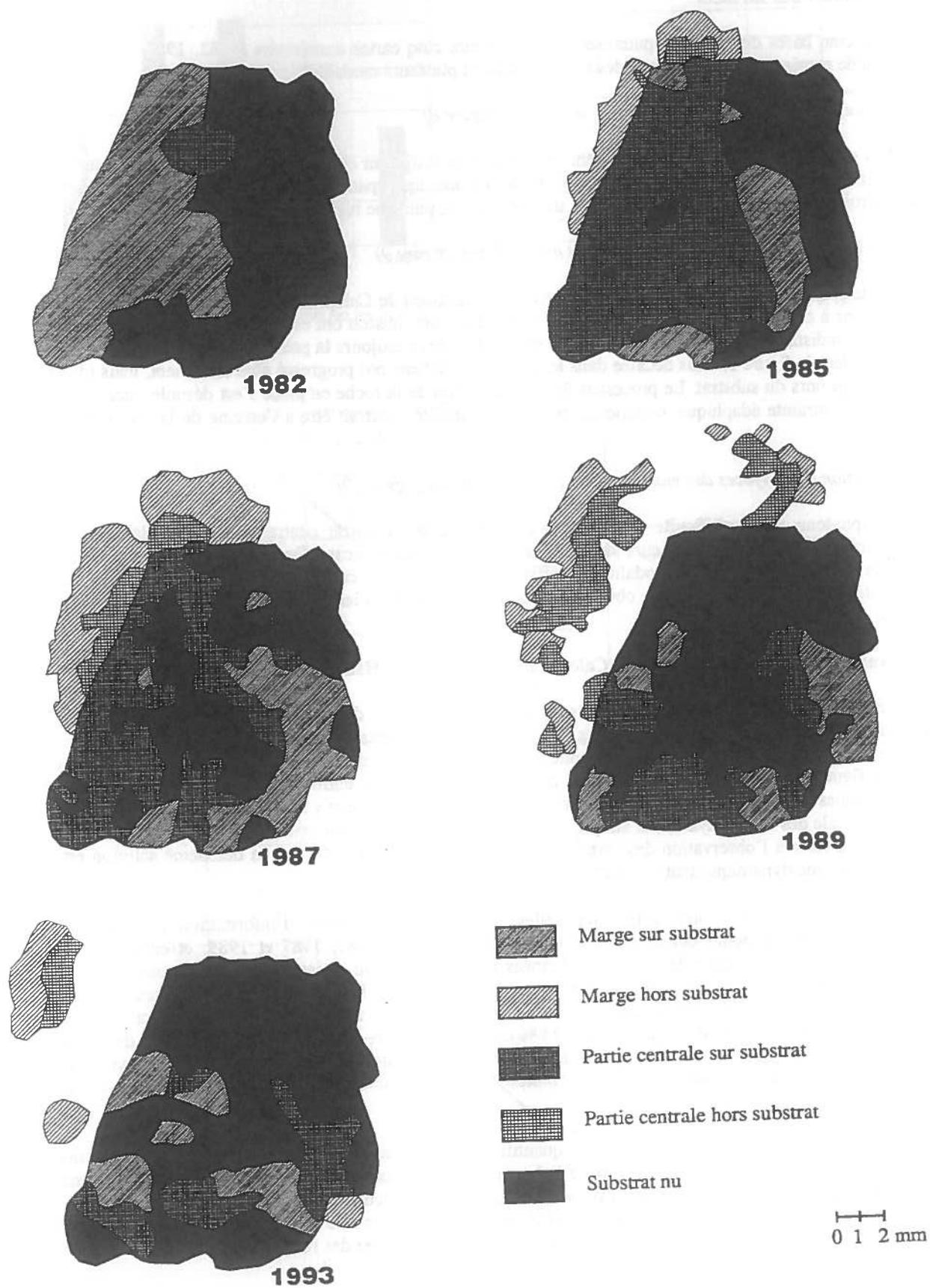


Figure 7 : Cartographie diachronique du couvert lichénique (S.I.G. Arc/Info)

RESULTATS

Évolution des surfaces

Les cinq bases de données spatialisées associées aux cinq cartes numérisées (1982, 1985, 1987, 1989 et 1993) nous permettent de représenter la dynamique des surfaces suivant plusieurs modalités :

Évolution des surfaces couvertes par les lichens (figure 8)

Les surfaces représentées ici regroupent les surfaces de marge sur et hors substrat, et les surfaces de partie centrale, hors et sur substrat. C'est la traduction la plus généraliste de la dynamique spatiale des lichens. Cette évolution montre une première phase de croissance des lichens postérieure à la transplantation, puis une régression de cette surface à partir de 1987.

Évolution des surfaces des lichens sur et hors substrat (figure 9)

Cette évolution traduit l'aptitude que peut avoir le transplant de *Caloplaca aurantia* à conquérir la roche en place (hors substrat), donc à coloniser le site. Les surfaces sur substrat et hors substrat ont été individualisées (dans les deux cas, marge et zone centrale indistinctement). La figure 9 montre que l'on observe toujours la présence d'une surface maximale dans les deux cas, comme dans la figure 8, mais décalée dans le temps : les lichens ont progressé plus lentement, mais plus régulièrement et plus longtemps hors du substrat. Le processus de recolonisation de la roche en place s'est déroulé sans obstacle entre 1982 et 1989, et une contrainte édaphique, comme un manque d'humidité, pourrait être à l'origine de la décroissance observée entre 1989 et 1993.

Évolution des surfaces des marges et des parties centrales (figure 10)

Compte-tenu de la difficulté à différencier la marge et la partie centrale lors de l'élaboration des documents cartographiques, l'interprétation de leurs surfaces respectives est très délicate. On ne considérera pour l'instant ce graphique que comme l'illustration d'une des modalités qu'offre le S.I.G. Le même commentaire peut être formulé à propos de la figure 11, l'évolution des surfaces par classe observée. Rentrer trop loin dans les détails de l'analyse spatiale risque de nuire à la robustesse des résultats.

Dynamique spatiale des thalles de *Caloplaca aurantia* (Pers.) Hellb.

L'étude et l'interprétation des graphiques représentant l'évolution des surfaces (figures 8 à 11) nous a permis de rendre compte, d'une manière globale, des processus d'extension et de régression des recouvrements lichéniques. Cependant, ces graphiques ne donnent aucun renseignement concernant les modalités spatiales de ces changements. Pour ne prendre qu'un exemple, la figure 8 montre une surface couverte par les lichens constante entre 1985 et 1987 (environ 1 cm²). Entre ces deux années, les thalles sont-ils restés stables, sans le moindre changement, ou bien y a-t-il eu une série de bouleversements dans la répartition spatiale des thalles ayant, par simple coïncidence, abouti à une conservation de la superficie totale ? Bien entendu, l'intuition, mais surtout l'observation des cartographies de 1985 et 1987 montre que la deuxième solution est à retenir. Il y a effectivement eu une dynamique spatiale. Reste maintenant à la quantifier.

Pour ce faire, nous avons croisé entre elles, au moyen du système d'information géographique Arc-Info, les cartographies de deux périodes consécutives (1982 et 1985, 1985 et 1987, 1987 et 1989, et enfin 1989 et 1993). Après extraction des superficies à partir de la base de données spatiales issue du croisement, nous disposons de quatre matrices de transition : une pour chaque couple d'années (figure 12 : la matrice 1987/1989). La somme des colonnes vaut toujours 100 %, et, par exemple, sur la totalité (100 %) des surfaces recouvertes par des zones de marge sur substrat en 1987, 28 % se sont transformés en substrat nu (disparition du lichen), 23 % en partie centrale, et 49 % sont restés en zone de marge sur substrat en 1989 (figure 12, troisième matrice). Bien qu'en théorie toutes les transformations sont possibles, les matrices se caractérisent par une certaine quantité de valeurs nulles, les unités "hors substrat" ne pouvant se transformer en "sur substrat", et réciproquement.

Ces matrices vont maintenant permettre de quantifier les phénomènes dynamiques de deux manières : une quantification de la stabilité et de l'instabilité de la couverture lichénique, et une quantification plus globale de la dynamique lichénique. Ajoutons enfin que dans le cadre de cette analyse de la dynamique, aucune distinction ne sera faite entre les deux types de thalles "zones de marges" et "partie centrale". En effet, cette caractérisation de la physionomie des thalles n'ayant pas montré une bonne précision lors de la photo-interprétation, nous préférons présenter des résultats certes généraux, mais plus robustes.

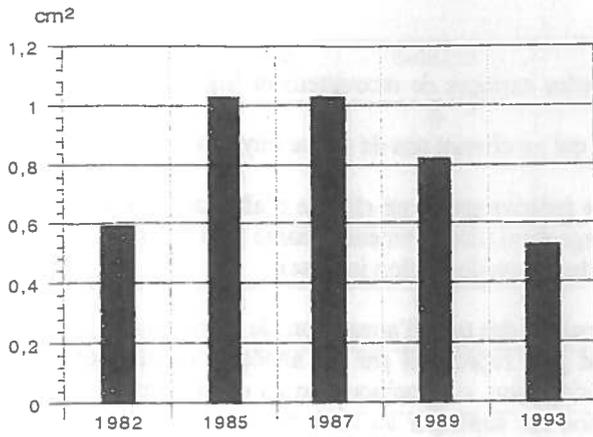


Figure 8 : Evolution des surfaces couvertes par les lichens

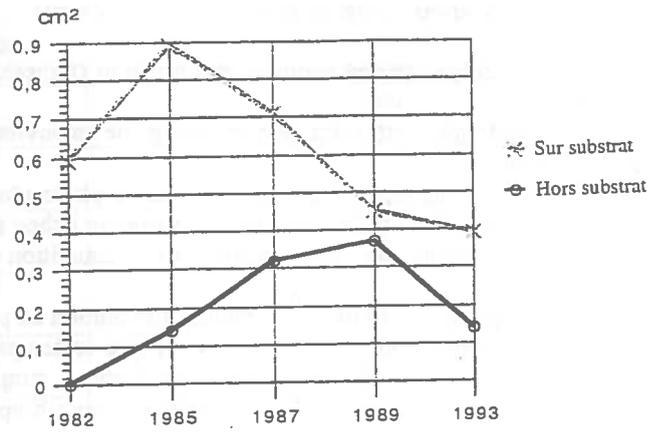


Figure 9 : Evolution des surfaces des lichens sur et hors substrat

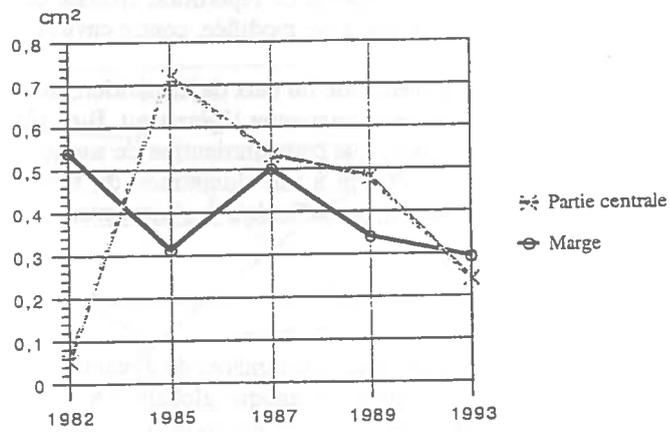


Figure 10 : Evolution des surfaces des marges et des parties centrales

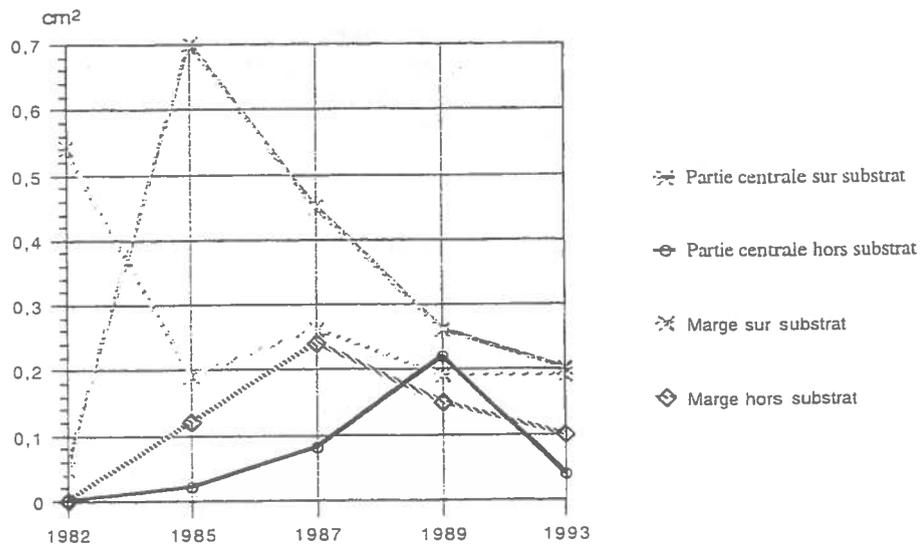


Figure 11 : Evolution de tous les types de surfaces

Stabilité et instabilité de la couverture lichénique

Les coefficients des matrices de transition (figure 12) et les surfaces de recouvrement (figure 9) nous permettent de quantifier :

- la stabilité, c'est-à-dire le pourcentage de recouvrement qui ne change pas de classe physionomique entre deux années d'observation ;
- l'instabilité, représentant, à l'inverse, le pourcentage de recouvrement qui change d'affectation. Elle est disjointe en deux phénomènes bien différents : la disparition du lichen (passage d'un recouvrement " marge " ou " partie centrale " vers un recouvrement " roche nue " ou " substrat "), et l'apparition du lichen (transformation inverse).

Le graphique de la figure 13 montre l'évolution en pourcentage des taux d'apparition, de disparition et de stabilité de la couverture lichénique en fonction du temps (ici, le temps n'est plus représenté par les années d'observation, mais par les intervalles entre années d'observation). Tout d'abord, simple vérification, ce graphique est en parfait accord avec l'évolution des surfaces (figure 8) : entre 1982 et 1985, le taux d'apparition est supérieur au taux de disparition (augmentation de la surface). Entre 1985 et 1987, ils sont égaux (surface stable), et, après 1987, c'est le taux de disparition qui est le plus important (diminution de la surface). Ce graphique apporte néanmoins des enseignements nouveaux :

- une diminution de la stabilité, donc, qu'il s'agisse de la disparition ou de l'apparition, la couverture lichénique est de plus en plus dynamique ; autrement dit, les changements de répartition spatiale des thalles sont de plus en plus importants (entre 1989 et 1993, 80 % de la couverture lichénique a été modifiée, contre environ 50 % entre 1982 et 1985),

- à partir de 1985, on note une forte augmentation du taux de disparition, mais malgré cela on remarque néanmoins que le taux d'apparition ne diminue pas, et tend même à augmenter légèrement. Bien sûr, le taux de disparition reste supérieur (la surface diminue) mais il est intéressant de constater que cette diminution de surface est due à ce que l'on pourrait appeler une augmentation du taux de mortalité des thalles, et non à une diminution du taux de régénération de nouveaux thalles. En d'autres termes, le lichen ne semble pas présenter de difficultés à s'implanter, à se régénérer sur le site, mais pl'y maintenir.

Indices de dynamique lichénique

A la différence des taux de stabilité et d'instabilité, les indices de dynamique (Delcros, 1993) de quantifier le poids que représente une unité physionomique dans la dynamique globale. En écologie du paysage, ces indices permettent de définir quelles unités sont les plaques tournantes, les clés de voûte d'une dynamique paysagère. Dans le cas qui nous préoccupe, ces indices ont été utilisés afin de comparer le poids des transformations hors substrat et sur substrat dans la dynamique lichénique globale. Ces indices représentent, pour une unité physionomique donnée, la surface concernée par un changement (apparition plus disparition).

La figure 14 montre, dans un premier temps (jusqu'en 1987 environ), une dynamique lichénique induite essentiellement par le lichen sur substrat. Ce phénomène est bien compréhensible, puisqu'au début de l'expérimentation, en 1982, les transplants de *Caloplaca aurantia* étaient uniquement présents sur le substrat, et ils ont lentement colonisé l'extérieur de ce substrat. En revanche, il est intéressant de constater qu'à partir de 1987, ces deux dynamiques (hors substrat et sur substrat) se confondent. Autrement dit, les changements spatiaux observés ne sont pas plus importants sur le substrat ; la dynamique spatiale du lichen ne s'est pas non plus exclusivement déplacée à l'extérieur du substrat, mais, simplement, être hors ou sur le substrat ne revêt plus un caractère discriminant pour les thalles de *Caloplaca aurantia*. Ce résultat laisse à penser que, si les problèmes d'augmentation du taux de disparition (due vraisemblablement à un contexte édaphique défavorable) se résolvent, le processus de recolonisation de la roche nue semble bien fonctionner.

DISCUSSION

Cette recherche est avant tout méthodologique. Ce sont donc moins les résultats que l'intérêt d'un outil et d'une méthode qui doivent être discutés. Plus précisément, il s'agit d'identifier, au travers de l'expérimentation qui a été conduite, les apports et les limites de l'outil et de la méthode. En particulier parce que le système d'information géographique et les méthodes d'analyse spatiale permettent d'aborder des domaines généralement inexplorés par les méthodes classiques.

L'apport de cette méthode repose avant tout sur la possibilité de quantifier (par l'évolution des surfaces, les taux de stabilité, d'instabilité, les indices de dynamique lichénique) des processus dynamiques qui sont connus et identifiés par le lichénologue. Ces valeurs numériques, qui sont en général adimensionnelles ou en unité de surface, autoriseront des comparaisons de diverses dynamiques entre elles. Pourront être comparés différentes périodes, comme nous l'avons fait dans le cadre de cette expérimentation, mais aussi différents cailloux ou différents sites.

1987 1989	Roche nue	Substrat	Marge sur substrat	Partie centrale sur substrat	Marge hors substrat	Partie centrale Hors substrat
Roche nue		0	0	0	100	64
Substrat	0	58	28	16	0	0
Marge sur substrat	0	7	49	39	0	0
Partie centrale sur substrat	0	35	23	44	0	0
Marge hors substrat	68	0	0	0	0	35
Partie centrale Hors substrat	32	0	0	0	0	1

Figure 12 : Matrice de transition 1987 / 1989

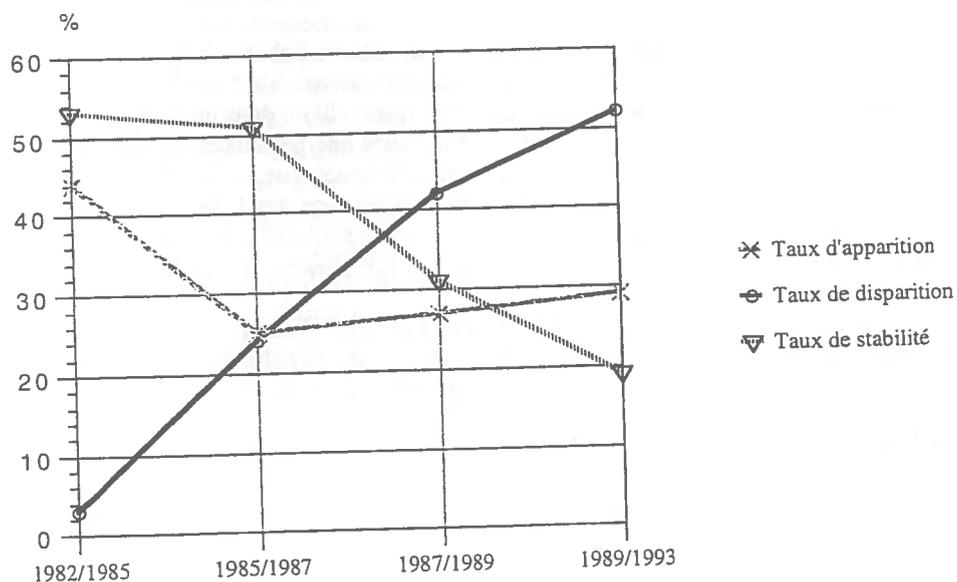


Figure 13 : Evolution des taux d'apparition, de disparition et de stabilité de la couverture lichénique

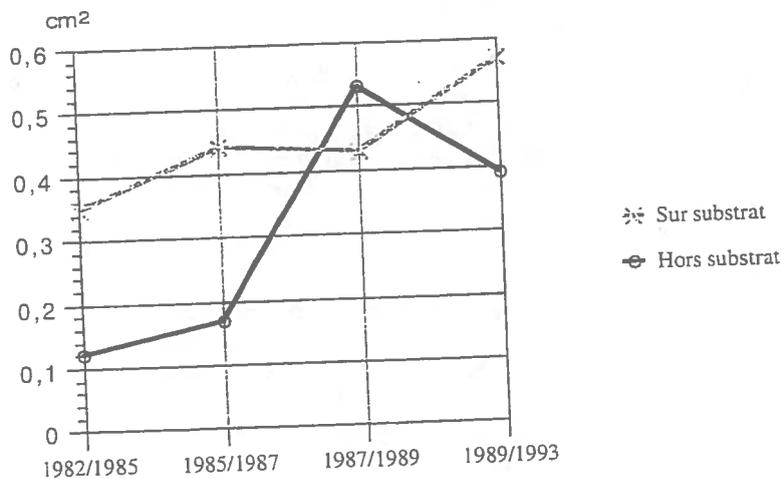


Figure 14 : Evolution des indices de dynamique lichénique

La méthode peut également permettre de mettre en évidence certains processus qui n'apparaissent pas forcément sur les photographies. Dans l'application présentée ici, c'est par exemple le cas de la comparaison entre les taux de disparition et d'apparition, ou entre la dynamique hors substrat et sur substrat qui a montré que le milieu était favorable à la régénération des thalles de *Caloplaca aurantia*. Dans cette logique, une application intéressante d'une telle méthode serait le suivi de la recolonisation des écorces par la végétation lichénique corticale constatée actuellement suite à la diminution de la pollution atmosphérique par SO₂.

L'outil S.I.G. permet en outre un stockage informatique, donc d'éventuelles mises à jour et corrections de l'information spatiale, ce stockage permettant à terme l'élaboration d'une base de données aisément accessible.

Néanmoins, l'expérimentation "grandeur nature" que nous avons réalisée a mis en évidence certaines limites inhérentes à l'outil, aux documents de base, au matériel biologique étudié, et à l'interprétation des résultats :

- en amont de l'étude persiste l'incontournable problème de la qualité des photographies initiales. Même si les lichénologues disposent généralement de clichés permettant un suivi de l'expansion des thalles, ces photographies n'ont pas été prises avec la rigueur suffisante que nécessite une exploitation sous un S.I.G. : il est indispensable d'avoir des points de repères précis et constants dans le temps, une positionnement parfaitement vertical de l'appareil photographique, et une distance entre l'objectif et le lichen la plus constante possible ;

- un autre handicap en amont de l'étude est la clé de détermination des classes physionomiques cartographiées. Quelles unités de thalles doit-on individualiser ? Doit-on se contenter d'une simple distinction entre présence et absence de thalles, ou doit-on, au contraire, caractériser les marges et les parties centrales, ou plus encore ? L'avantage de distinguer de nombreuses classes est d'ouvrir la voie à des interprétations encore plus nombreuses. Mais l'inconvénient est d'augmenter l'imprécision des résultats :

- la méthode ne peut pas s'appliquer à toutes les espèces de lichen. *Caloplaca aurantia* présente l'avantage de croître dans un plan (ou, du moins, nous en faisons l'approximation), ce qui n'est pas le cas d'autres espèces qui ont une extension "volumique", donc difficilement gérable sous S.I.G., celui-ci travaillant dans un plan ;

- de plus, les critères que l'on a une signification, voire une pertinence écologique ? Il est impératif que le maître d'œuvre d'une expérimentation telle entée ici soit le lichénologue, et non le spécialiste en S.I.G. C'est au spécialiste des processus biologiques et écologiques de la croissance des lichens de définir, parmi la kyrielle de descripteurs spatiaux que peut fournir le S.I.G., les plus pertinents et les plus explicatifs de la dynamique observée. En effet, les paramètres régissant la dynamique des paysages ("grandeur nature"), et qui intéressent l'écologue du paysage ne sont pas nécessairement les mêmes que ceux des lichénologues ;

- enfin demeure un obstacle matériel et humain à la généralisation de telles méthodes. Les systèmes d'information géographique sont onéreux, à l'achat, à la maintenance, et pour les formations de personnels compétents. Ce problème peut se résoudre en favorisant la collaboration des différentes équipes intéressées.

BIBLIOGRAPHIE

- BAUDRY J., 1985 - Utilisation des concepts de Landscape Ecology pour l'analyse de l'espace rural. Utilisation du sol et bocages. Thèse, Université de Rennes I, 497 p.
- BAUDRY J. & BAUDRY-BUREL F., 1982 - La mesure de la diversité spatiale. Relations avec la diversité spécifique. Utilisation dans les évaluations d'impact. *Acta Oecologica, Oecol. Applic.*, vol. 3, n°2. pp. 177-190.
- BRUN J.J., 1986 - *Revégétalisation des carrières de roches massives. Essai à Marchaux*. Rapport de synthèse pour le Ministère de l'Industrie. 41 p.
- BRUN J.J. & GUICHARDON Ph. 1991 - La carrière de Marchaux. *Paysages actualités*, 136, 60-62.
- BUREL F., 1991 - *Dynamique d'un paysage et flux biologiques*. Thèse de l'Université de Rennes I, 235 p.
- DELCROS Ph., 1993 - *Ecologie du paysage et dynamique végétale post-culturelle en zone de montagne*. Thèse de l'Université Joseph Fourier Grenoble I. 334 p.
- FORMAN R.T.T. & GODRON M., 1986 - *Landscape Ecology*. Ed. John Wiley and sons, New York. 620 p.
- LEGALL, M. & LEGRAND, I., 1988 - *Vieillessement des fronts résiduels de carrières de roches massives. Effet des produits utilisés sur la microflore*. Rapport Compagnie Nationale du Rhône. 40p.
- LEGRAND, I., 1987 - *L'insertion des carrières dans le paysage, différents aménagements, traitement des fronts de taille de roches massives. Etude bibliographique et perspectives de recherche sur l'utilisation des bitumes*. Rapport Compagnie Nationale du Rhône et Université de Grenoble I, 78p, 22 annexes.
- MANDELROT B., 1975 - *Les objets fractals. Forme, hasard et dimension*. Ed. Flammarion, nouvelle bibliothèque scientifique. 192 p.
- MILNE B.T., 1991 - Lessons for applying fractal models to landscape patterns. In : *Quantitative methods in landscape ecology* (TURNER M.G. & Gardner R.H. ed.). Ed. Springer Verlag, Ecological studies, 82. 199-235.
- TURNER M.G., GARDNER R.H., DALE V.H. & O'NEILL R.V., 1988 - Landscape pattern and the spread of disturbance. *VIIIth symposium on problems of landscape ecological research. IALE, october 3-7, 1988, Zemplinska Sirava, Czechoslovakia*. Vol 1 : Spatial relations in landscape ecology. 373-382.
- VAN HALUWYN C., ASTA, J., BEGUINOT J., BOTINEAU M., DERUELLE S., LEROND, M. & ROUX, C., 1986 - Lichens et environnement. Quelques travaux français depuis 1970. In *Progrès récents en lichénologie, Journées d'Etudes du 24 Janvier 1986. Bull. Soc. Bot. Fr.*, 133, *Actualités Botaniques*, 1986-2, 81-112.

RECOLONISATION DES TRONCS D'ARBRES PAR LES LICHENS A PARIS (1991)

Marie-Agnès LETROUIT-GALINOU*, France FREDON*, Véronique DELVALLE * et Monique AVNAIM*

* Université Pierre et Marie Curie, Laboratoire d'Ecologie, CNRS URA 258,
Equipe de Lichénologie, Case 237, 7, quai Saint-Bernard, 75252 PARIS Cedex 05.

Résumé

Paris, d'où les lichens épiphytes avaient totalement disparu depuis la fin du 19^{ème} siècle, a permis d'étudier les modalités du retour des lichens dans une agglomération après baisse de la pollution.

31 espèces de lichens, plus l'algue épiphyte poléotolérante, *Pleurococcus viridis* ont été dénombrées à Paris en 1991 contre 87 en Ile-de-France. Seuls deux lichens y avaient été observés en 1981. L'augmentation importante du nombre des lichens est attribuable à la baisse du taux de la pollution acide, seul facteur environnemental ayant significativement changé depuis 10 ans. Comparée à la flore lichénique corticole des arbres isolés en Ile-de-France, celle des arbres parisiens est caractérisée par un excès d'espèces foliacées ainsi que par un déficit d'espèces crustacées et fruticuleuses. On y observe aussi un pourcentage plus grand d'espèces nitrophiles et d'espèces sorédiées. Outre *Pleurococcus viridis*, 17 des 38 espèces utilisées par Déruelle (1983) comme espèces indicatrices de la pollution atmosphérique sont présentes à Paris dont la plus sensible, *Parmelia revoluta*, est caractéristique de la zone 6 de l'échelle de bioestimation de cet auteur. Compte-tenu de la petite taille de la plupart des espèces (qui n'existent que sous forme juvénile), *Pleurococcus viridis* (ainsi que, localement, *Lecanora conizaeoides* et *Lepraria incana*) détermine l'aspect des troncs qu'il colore en vert.

Plusieurs facteurs jouent un rôle dans la plus ou moins grande richesse des relevés. La nature de l'arbre phorophyte est très importante, les frênes, chênes, érables et Paulownia étant particulièrement favorables à l'installation des lichens. Le milieu dans lequel les relevés sont effectués n'est pas indifférent: les arbres des rues et des sous-bois sont très pauvres en espèces alors que les milieux plus ouverts, pelouses et allées des parcs et jardins, clairières des bois sont relativement riches. La localisation dans Paris est aussi un facteur significatif qui se traduit par des différences dans la richesse spécifique des mailles (de 16 à 1 espèce), ainsi que dans le degré de poléosensibilité de leur végétation lichénique codifiée par Fredon *et al.* (1993) et par Delvalle (1994). Ce résultat rend compte du fait que Paris n'est pas un milieu homogène, mais une juxtaposition de milieux (rues, parcs, jardins etc...) dans la définition desquels les facteurs microclimatiques propres aux grandes métropoles interviennent. En particulier, le phénomène des brises suscitées, les unes par l'existence d'un point chaud au NO de Paris, les autres, très locales, par des zones froides (bois, parcs, Seine) semble jouer un rôle particulièrement intéressant, car il freine considérablement la dispersion des polluants par temps calme.

Summary

Paris, where all corticolous lichens disappeared at the end of the 19th century due to increasing SO₂ rate in the atmosphere, allows valuable informations on several biological aspects of lichen return after amelioration of air quality.

In August 1991, 31 corticolous lichen species have been observed in Paris against 87 in the Region Ile-de-France and against 2 in Paris in 1981. The increased number of corticolous lichens in Paris results from the drop of the atmospheric rate of SO₂, the only environmental factor which significantly changed in the course of the past 10 years. Compared with the Ile-de-France corticolous lichen flora, it is observed in Paris an excess in percentage of foliaceous species and a gap of crustaceous and fruticolous ones. Nitrophilous and sorediate lichens are also comparatively more numerous in Paris than in the surroundings. Besides the toxitolérant alga *Pleurococcus viridis*, 17 lichens are present in Paris, out of the 38 species used by Déruelle (1983) as air-pollution indicators, the most sensitive being *Parmelia revoluta* observed only once. Despite the number of species and because of the juvenile state of most specimens, the appearance of trunks still remains dominated by the green pulverulent alga *Pleurococcus viridis*.

Several factors clearly influence the presence of lichens in Paris. The type of tree is important, *Acer sp.*, *Fraxinus sp.*, *Quercus sp.*, and *Paulownia sp.* being particularly favourable. Also the milieu where the trees grow is significant: the trees of streets and undergrowth are poor in lichens while those of more open spaces are relatively rich (trees of parks, gardens or clearings). The localization in Paris is also a prominent factor which results in different number of species (from 1 to 16) in grid squares, as in various degree of poleosensitivity of the lichen vegetation. This shows that Paris is by no way a homogenous milieu, but a juxtaposition of various ones (streets, gardens, parks) where microclimatic factors, specific for megalopolis take a major part. Especially, breezes created, the main one by a hot spot in NW Paris, the others by local cold zones such as woods, parks and river, considerably slow down the pollutant dispersion by still weather.

INTRODUCTION

Paris apparaît comme un lieu idéal pour étudier les modalités du retour des lichens dans une agglomération après baisse de la pollution par le SO₂, du fait de la conjonction de deux circonstances: a) la disparition totale à la fin du 19ème siècle des lichens épiphytes (Nylander, 1866 et 1896), b) la baisse très rapide de ce type de pollution pendant les dernières décennies, la moyenne hivernale de SO₂ dans l'air passant de 324 mg. m⁻³ en 1958 à 34 mg. m⁻³ en 1991 (fig. 1).

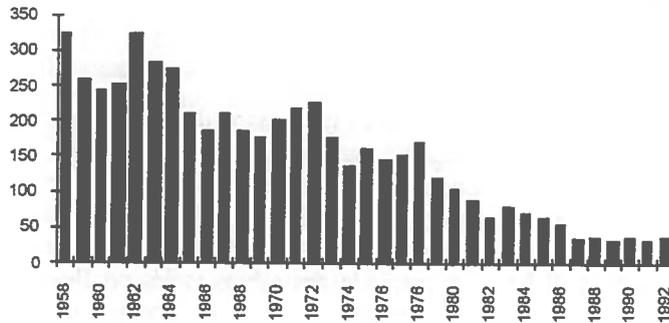


Figure 1 - Evolution du taux de SO₂ dans l'air à Paris entre 1958 et 1992, exprimé en moyenne hivernale et en mg. m⁻³ (données de l'Agence pour la qualité de l'air et d'Airparif).

Dès 1866 (fig. 2), Nylander attribuait à la pollution de l'air dans les villes la disparition des lichens corticoles. En qualifiant les lichens d' "hygiomètres très sensibles", Nylander pointait, dans son langage, leur qualité de bioindicateurs. Toutefois, ce n'est que très progressivement que cette notion a été approfondie avec les études pionnières de Sernander (1926) et de Skye (1968). Par la suite, d'autres travaux ont montré que la disparition des lichens corticoles aux alentours des zones urbaines et industrielles dans la zone tempérée de l'hémisphère N à partir du 19ème siècle était due à l'augmentation de l'acidité forte de l'air, caractère lié au taux de SO₂ de l'atmosphère, lui-même conséquence de l'utilisation massive de combustibles fossiles, riches en S (charbon, gaz, pétrole).

A la suite d'incidents mortels en Angleterre et d'atteintes graves des écosystèmes boréaux (lacs, forêts de conifères), des mesures de limitation des émissions ont été prises dans la plupart des pays industrialisés (dès 1958 en Grande-Bretagne). Simultanément, des programmes de recherche ont été lancés pour connaître l'effet de la pollution atmosphérique sur l'environnement et des méthodes d'évaluation de celle-ci, utilisant les lichens comme bioindicateurs, ont été mises au point par Hawksworth et Rose (1970), Leblanc et De Sloover (1970) ainsi que par Van Haluwyn et Lerond (1986). S'ajoutant à l'effet de la réglementation, la diminution du rôle du charbon dans la production d'énergie a accéléré cette réduction des émissions. L'amélioration de la qualité de l'air qui a suivi, s'est accompagnée du retour progressif des lichens comme l'ont montré en Grande-Bretagne Henderson et Seaward (1979) pour l'espèce saxicole *Lecanora muralis*, puis Rose et Hawksworth (1981) pour les espèces corticoles.

1866 :	PRESENCE DE LICHENS EPIPHYTES SEULEMENT SUR LES ARBRES DU JARDIN DU LUXEMBOURG.
1896 :	DISPARITION DE TOUTS LES LICHENS EPIPHYTES DE PARIS; PRESENCE DE L'ALGUE, <i>PLEUROCOCCUS VIRIDIS</i> .
1940 :	PRESENCE DE <i>LECANORA CF DISPERSA</i> SUR DES RACINES D'UN MARRONNIER DU JARDIN DU LUXEMBOURG.
1981 :	PRESENCE DE <i>LECANORA CONTZAEOIDES</i> ICI ET LA DANS PARIS;
1990 :	12 LICHENS EPIPHYTES OBSERVÉS DANS LE JARDIN DU LUXEMBOURG DONT PLUSIEURS ESPECES FOLIACEES.
1991 :	ETUDE DE LA VEGETATION LICHENIQUE ÉPIPHYTE DE PARIS; 31 ESPECES DETERMINEES PLUS L'ALGUE <i>PLEUROCOCCUS VIRIDIS</i> .

Figure 2 - Evolution de la végétation lichénique corticale à Paris de 1866 à 1991.

Après leur disparition des arbres parisiens dont les troncs étaient recouverts au mieux d'une croûte verte pulvérulente constituée par l'algue poléotolérante *Pleurococcus viridis*, la présence des lichens dans Paris a fait l'objet de très peu d'études. Bouly de Lesdain a signalé en 1948 un premier lichen épiphyte sur les racines d'un marronnier du jardin du Luxembourg: il s'agissait de *Lecanora dispersa* (ut *L. hagenii*), espèce normalement saxicole et très poléotolérante. En 1981, Déruelle (Déruelle, 1983) observa ici et là, sur les arbres parisiens, de petites taches de *Lecanora conizaeoides*, le lichen corticole le plus poléotolérant. En 1990, Letrouit-Galinou et Seaward ont revu à Paris, pour la première fois depuis 100 ans, sur plusieurs

arbres du jardin du Luxembourg, des thalles juvéniles de différents lichens foliacés (Seaward et Letrouit-Galinou, 1991). Il faut noter ici que c'est aux alentours de 1973 que le taux de SO_2 à Paris, exprimé en moyenne hivernale, est devenu compatible avec la présence de *Lecanora conizaeoides* (170 mg. m^{-3}) et en 1986 seulement que ce taux, en s'abaissant à 60 mg. m^{-3} a rendu possible l'installation des espèces foliacées les plus poléotolérantes.

Le retour des lichens dans les zones urbaines d'où ils avaient disparu, présente des particularités signalées par différents auteurs.

Premièrement, un *temps de latence*, estimé à environ 4 ans et traduisant un phénomène d'hystérésis (Henderson-Sellers et Seaward, 1979, Blandria et Asta, 1986), existe entre le moment où le taux de SO_2 dans l'air devient compatible avec la présence du lichen, et l'observation de celui-ci.

Deuxièmement, alors que la disparition des lichens suivait un ordre strict, en relation avec le taux de SO_2 dans l'air, il a été constaté qu'en période de baisse de la pollution acide, certains lichens sensibles à la pollution réapparaissent avant d'autres plus poléotolérants (Hawksworth et Mc Manus, 1989): c'est le phénomène de *saut de zone*.

Troisièmement, la végétation qui se rétablit diffère souvent sensiblement de celle qui était présente auparavant (Seaward, 1989, Letrouit-Galinou *et al.*, 1992). Ceci a conduit les chercheurs à s'interroger sur la validité, en période de diminution rapide de la pollution, des échelles d'estimation existantes.

Le présent travail porte sur l'état de la végétation lichénique épiphyte à Paris en août 1991. Après la description du site et des méthodes d'études, l'exposé des résultats comprendra trois parties: d'abord la description de la végétation lichénique épiphyte, ensuite la mise en évidence de quelques facteurs influençant le développement des lichens, enfin, les relations entre la végétation lichénique parisienne et les données des capteurs mesurant la pollution globale. Ces résultats seront ensuite analysés et discutés en insistant sur quelques aspects biologiques.

ZONE ETUDIEE ET METHODES

ZONE ETUDIEE

Il s'agit de Paris au sens administratif, c'est-à-dire y compris les bois de Boulogne et de Vincennes.

La topographie (fig. 3) a une influence sur la circulation des masses d'air et sur la répartition des polluants. La Seine constitue le point bas de Paris (26 m). De part et d'autre, la cote 50 m délimite des plateaux. Rive gauche, le plus important, à l'Ouest, atteint 66 m (Petit-Montrouge); le plus petit, à l'Est, ne dépasse pas 64 m (Butte aux Cailles). Ces deux massifs sont séparés par l'ancien cours de la Bièvre (40 à 34 m). Rive droite, à l'Ouest, une colline étroite s'étire le long de la Seine, de l'hippodrome d'Auteuil aux Champs-Élysées, et englobe la partie orientale du bois de Boulogne. Au nord et à l'est, la large zone délimitée par la cote 50 est dominée par la Butte Montmartre (130 m) d'un côté et par les hauteurs de Belleville de l'autre. L'altitude du bois de Vincennes varie de 45 m au N (Château de Vincennes) à environ 60 m dans sa partie S-E (pelouse de Gravelle, arboretum).

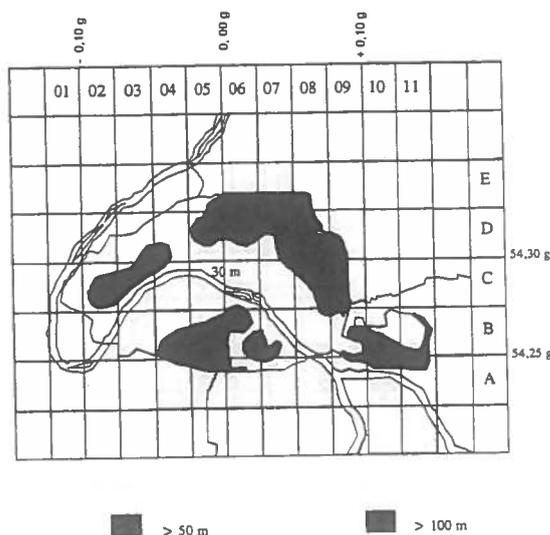


Figure 3 - Topographie de Paris.

Le climat de Paris (fig. 4 et 5) diffère sur de nombreux points de celui de la banlieue.

L'Île-de-France (Calvet, 1984; Kessler et Chambrad, 1990) a un climat de type atlantique, avec des vents dominants de secteurs S-O et Ouset, des pluies oscillant entre 600 et 640 mm d'eau par an et une température annuelle moyenne d'environ $10,4^\circ\text{C}$, dans les départements périphériques (77, 78, 91 et 95), et de $10,7^\circ\text{C}$ dans le 93 (Le Bourget) et le 94 (Orly).

La nature de "mégapole" de Paris (Escourrou, 1983, 1986, 1990, 1991, 1993 et Escourrou *et al.*, 1986) modifie ces données sur de nombreux points. La *température* moyenne annuelle est plus forte à Paris qu'en banlieue avec une différence de 4°C en moyenne (période 1971-1980) entre Paris-Tour-Saint-Jacques et Magny-en-Vexin, soit la même différence qu'entre Brest et Strasbourg ou Dunkerque et Nice. La *pluviométrie* est globalement moindre, sauf en été. Le nombre de jours de *gelée* et surtout celui des jours de *brouillard* est nettement plus faible (24 jours à Paris contre 37 jours dans les Yvelines et 41 jours en Seine et Marne). Enfin le *bilan hydrique* est déficitaire, l'eau de précipitation s'écoulant rapidement dans les égouts, sauf au niveau des espaces verts où l'évapotranspiration contribue à augmenter la fraîcheur.

Parmi les phénomènes à prendre en compte, Escourrou (1991) souligne l'importance de l'existence d'un *îlot de chaleur urbain*, particulièrement net en hiver et situé rive droite, généralement au niveau du 9ème arrondissement (sa localisation et son intensité varient légèrement avec les saisons). La présence de cet îlot de chaleur crée au-dessus de Paris une *mini-zone anticyclonique* qui, scindant les fronts de pluie, serait responsable, à la fois, de la moindre pluviosité sur Paris et de la formation d'orages sur la partie Est. Elle provoque aussi l'existence d'une *brise de campagne*, appel d'air convergeant de la banlieue, fraîche, vers l'îlot de chaleur urbain (fig. 4). Relativement fréquente (jusqu'à 80 jours par an), cette brise atteint 100 à 200 m d'épaisseur avec une vitesse de 2 à 3 m/s et une extension de 15 à 20 km; elle est à l'origine de phénomènes locaux d'inversion de température et empêche la dispersion des polluants à la fois vers la campagne et en altitude. Cette brise n'est sensible que lorsque le vent d'altitude est faible (moins de 5 m/s). La Seine, les canaux et les espaces verts (fig. 5) jouent localement le rôle d'îlots de fraîcheur et sont à l'origine de brises locales de quelques m d'épaisseur et de faible extension (quelques centaines de mètres).

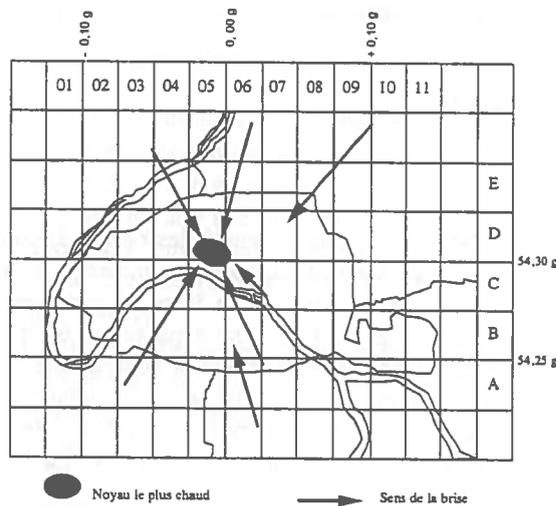
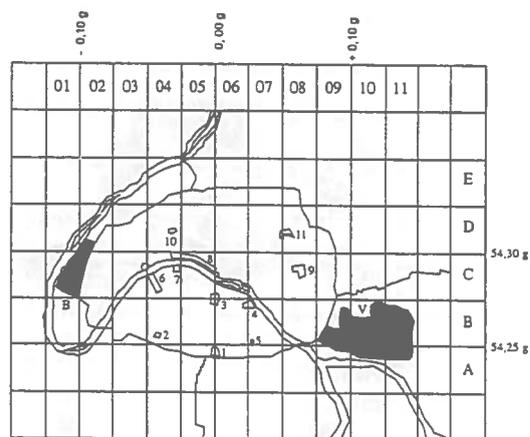


Figure 4 - Îlot de chaleur et brises de banlieue.



- | | |
|------------------------------------|------------------------------------------------|
| 1 : Parc Montsouris (15 ha) | 6 : Chaillot (9 ha) - Champs de Mars (24 ha) |
| 2 : Parc Georges Brassens (7,7 ha) | 7 : Invalides (3ha) |
| 3 : Jardin du Luxembourg (22 ha) | 8 : Champs Elysées (13 ha) - Tuileries (28 ha) |
| 4 : Jardin des Plantes (23 ha) | 9 : Père Lachaise (44ha) |
| 5 : Square de Choisy (4 ha) | 10 : Parc Monceau (8ha) |
| V : Bois de Vincennes (995 ha) | 11 : Buttes Chaumont (24 ha) |
| | B : Bois de Boulogne (845 ha) |

Figure 5 - Localisation des bois, des parcs et des grands squares (= 3 ha).

La surveillance de la qualité de l'air à Paris est assurée par l'association AIRPARIF, créée en 1979 par le Ministère de l'Environnement. Trois réseaux de surveillance prennent respectivement en charge :

- la pollution urbaine de fond (dioxyde de soufre, poussières, ozone),
- la pollution de proximité du trafic automobile (oxydes d'azote, fumées noires, oxyde de carbone, plomb),
- la pollution des zones fortement fréquentées par le public (parvis de gares, forums).

AIRPARIF a mis au point une forme simplifiée d'évaluation des niveaux de pollution, l'indice de qualité de l'air, avec 10 classes de qualité d'air allant de 1 (qualité excellente) à 10 (qualité exécrationnelle).

Escourrou *et al.* (1986) insistent sur le fait qu'à Paris les vents à prendre en considération en matière de pollution atmosphérique sont moins les vents dominants d'Ouest que les vents d'E généralement plus stables et faibles, générateurs de phénomènes d'inversion, essentiels dans les phénomènes de pointes de pollution. Par ailleurs, à hauteur d'homme et de maison, les rues jouent un rôle important sur la direction des vents et la dispersion des polluants peut y être freinée.

METHODES D'ETUDE DE LA VEGETATION LICHENIQUE

Deux objectifs ont guidé le choix des méthodes: d'une part, intégrer les résultats à l'étude conduite au même moment par Déruelle et Guilloux en Ile-de-France, d'autre part, décrire au plus près la variabilité de la végétation lichénique des arbres de Paris. En conséquence, la méthode de Déruelle et Guilloux (1993) a été adoptée, mais avec des modifications.

Le quadrillage utilisé pour l'Ile-de-France (maille rectangulaire de 0,05 gr de côté), a été pris pour base, mais chaque maille a été divisée en quatre (maille de 0,025 gr) soit 1,650 km (longitude) sur 2,5 km (latitude), cette superficie paraissant mieux adaptée à la diversité des milieux parisiens. Ceci donne 34 mailles dont 33 ont été étudiées (aucun relevé n'a été effectué dans la maille B10 en 1991).

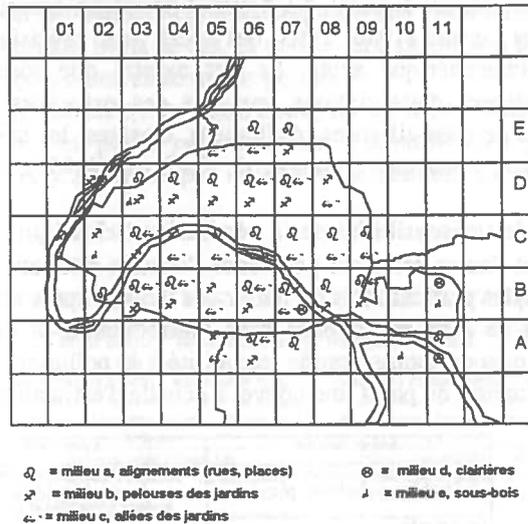


Figure 6 - Milieux étudiés dans chaque maille.

Cinq types de milieux urbains (fig. 6) ont été distingués pour tenir compte de la variabilité de l'environnement dans lequel sont placés les arbres à Paris:

milieu a: arbres d'alignements des rues et places; ce milieu est caractérisé par la proximité des bâtiments et de la circulation automobile.

milieu b: arbres sur les pelouses des parcs et jardins; ce milieu est caractérisé par la présence d'herbe au pied des arbres (ce qui entretient une certaine humidité), des arrosages fréquents et des apports d'engrais.

milieu c: arbres des allées sablonneuses des squares, parcs et jardins.

milieu d: milieu forestier ouvert de type clairière (herbe au pied des arbres, mais ni arrosage, ni engrais).

milieu e: arbres des sous-bois (faible luminosité, taux hygrométrique relativement élevé).

Le plus grand nombre possible de ces milieux ont été étudiés dans chaque maille.

Le choix des arbres-soutiens n'a pas été fait au hasard.

La proportion des arbres étudiés ne donne pas une image fidèle de la végétation arborée de Paris, les arbres à écorce desquamante, peu favorable à l'installation des lichens n'ayant été qu'exceptionnellement examinés: c'est le cas des platanes et des cédras pourtant très communs en alignement.

Leur détermination a généralement été arrêtée au niveau du genre, une détermination plus précise étant rendu difficile par le grand nombre d'arbres exotiques, d'hybrides et de cultivars, notamment de tilleuls, érables et peupliers présents dans Paris. Ceci pose des problèmes, les qualités de l'écorce auxquelles les lichens sont sensibles pouvant varier considérablement d'une espèce, voire d'une variété, à l'autre dans un même genre.

Le degré de verticalité des troncs agit sur la vitesse d'installation des lichens après une baisse de pollution, les lichens revenant plus vite à la base des arbres ou sur le tronc des arbres inclinés que sur ceux au tronc bien droit. Pour faciliter la comparaison des relevés, certains auteurs recommandent de n'étudier que les arbres au tronc bien droit et vertical, offrant aux lichens des conditions écologiques comparables. Cependant, le présent travail ayant pour but essentiel de suivre le retour des lichens dans la capitale, l'étude des arbres inclinés a été incluse ainsi que celle de leur base: le temps s'écoulant entre la baisse de la pollution et l'installation des lichens étant plus court dans ces conditions, on tirera des informations plus rapides sur l'amélioration de la qualité de l'air qu'en observant les seuls arbres aux troncs bien verticaux. Dans les tableaux de données, la localisation des lichens à la base des troncs ou sur les troncs inclinés (lettre b) est distinguée de celle sur les troncs droits (lettre t).

Dans la présente étude, un relevé est la liste des espèces présentes, en un lieu donné, sur les troncs d'un groupe d'arbres (si possible 10) d'au moins 20 cm de diamètre et généralement de même espèce (Déruelle 1977 et 1983). Sauf mention contraire, ces relevés sont effectués du sol à environ 2,5 m. Sur la fiche de relevé sont portées diverses indications importantes pour l'interprétation ultérieure des observations (orientation, partie du tronc où l'espèce est présente -base, tronc, embranchement-, inclinaison, nombre d'arbres observés, nombre d'arbres sur lesquels l'espèce est présente, taille du plus grand thalle, densité des thalles). La nomenclature suivie est celle de Clauzade et Roux (1985). La distinction des très jeunes thalles de *Physcia tenella* et *Physcia adscendens* est délicate: en cas d'hésitation et par convention, l'échantillon est déterminé comme *Physcia tenella*. Pour faciliter certaines analyses (par exemple, carte de répartition des espèces par milieu), les relevés effectués dans un même milieu, dans une maille donnée, ont été regroupés sous le nom de site. On relève de la sorte 23 sites pour le milieu a, 22 pour le milieu b, 20 pour le milieu c, 4 pour le milieu d et 5 pour le milieu e (fig. 6). Ce regroupement facilite certaines analyses.

La phytosociologie (fig. 7 et 8) décrit des groupements hiérarchisés d'espèces qui s'observent de façon répétée dans la nature et qui sont caractéristiques de milieux donnés¹. La figure 7 donne un aperçu de quelques uns de ces groupements en Europe occidentale. Van Haluwyn et Lerond (1986, 1993) ont décrit avec précision l'altération des groupements corticoles sous l'influence de la pollution atmosphérique acide. Ils ont montré que sous l'influence d'une pollution croissante, disparaissent d'abord les caractéristiques d'associations, qui ont des exigences plus étroites en matière de conditions écologiques, puis les caractéristiques de sous-alliances, d'alliances, d'ordres, les caractéristiques de classes se maintenant le plus longtemps. (fig. 8). Ces travaux, ainsi que l'ouvrage de Barkman (1958), serviront de références pour analyser la végétation lichénique de Paris.

Pour caractériser le degré de toxisensibilité de la végétation lichénique présente dans une maille à Paris, deux méthodes ont été élaborées. L'une et l'autre prennent pour base l'échelle estimative de toxisensitivité de Déruelle (1983)², mais en l'adaptant pour tenir compte des particularités du retour des lichens après une baisse de la pollution, en particulier les phénomènes d'hystérésis et de sauts de zone mentionnés dans l'introduction. Il faut noter aussi que dans ce travail nous n'avons cherché qu'à caractériser la plus ou moins grande sensibilité à la pollution de la végétation lichénique (nous parlons donc de type de végétation) et non à mettre au point une nouvelle échelle d'estimation de la pollution.

Milieu forestier	Arbres isolés
Ordres, Alliances, Associations (ex.) (acidophiles, coniophobes, nitrophobes)	Ordres, Alliances Associations (ex.) (neutrophiles à basophiles; souvent nitrophiles et coniophiles)
Leprarietalia	
Calicium jugosli	
Arthonietalia radiatae	Lecanoretalia variae
Graphidion scriptae	Lecanorion variae
Pertusarietum amarac	Lecanoretum pityrae
Lecanorion carpinaceae	Lecanoretum aliphaneae
Lecanoretum carpinaceae etlasticum	
Parmelietaalia physodo-tubulosae	Physcietalia adscendentis
Parmelion caperatae	Buellion caescentis
Parmelietum caperato-revolutae	Buellietum parviformis
Parmelietum caperato-peristae	Ramalinetum durisci
Umeion florido-ceratae	Xanthorion paridinae
Umetum rubicundae	Physciorion adscendentis
Umetum articulo-floridae	Xanthorietum candelariae
Pseudovermion furfuraceae	Physcietum elacinac
Parmelietum furfuraceae	Physcietum adscendentis
	Parmelion acetabulae
	Ramalinetum fastigiatae
	Parmelietum acetabulae
Cladonion conioceae	

Figure 7 - Quelques groupements lichéniques corticoles d'Europe occidentale (Classe des Epiphytea).
D'après Barkman (1958), Wirth (1980), Van Haluwyn et Lerond (1993).

¹ Le groupement le plus large est la classe (terminaison: phytea) qui réunit plusieurs ordres (terminaison: alia) formés d'alliances (terminaison: ion) qui elles-mêmes regroupent chacune plusieurs associations (terminaison: etum). A chaque niveau, les groupements sont définis par la présence d'espèces caractéristiques, absentes, en principe, des groupements de même niveau ou de niveau supérieur, mais présentes dans les groupements de niveau inférieur. Les groupements lichéniques corticoles (Classe des Epiphytea) des Pays-Bas et d'Europe de l'Ouest ont fait l'objet d'un important travail de Barkman (1958), complété par Delzenne-Van Haluwyn et Géhu (1978) et Van Haluwyn et Schumacker (1988).

² Comme il a été mentionné dans l'introduction, plusieurs techniques de bioestimation de la pollution atmosphérique par les lichens ont été mises au point à partir de 1970 et utilisées avec succès partout dans l'hémisphère N à une période de pollution forte et stable par le SO₂. Par la suite, les corrélations entre les valeurs de ces échelles et les données des capteurs sont devenues de moins en moins bonnes dans les zones soumises à une baisse rapide et importante de la pollution (Belandria, 1985; Van Haluwyn et Lerond, 1986) de sorte que ces échelles ont été plus ou moins abandonnées dans les régions où la qualité de l'air s'améliorait. Un des buts du présent travail a été de voir si cet abandon était justifié ou au contraire s'il était encore possible de prendre appui sur les échelles lichéniques précédemment élaborées pour évaluer la qualité de l'air là où elle s'améliore ou se modifie.

SO ₂ en µg.m ⁻³	Groupements	Espèces caractéristiques présentes:
< 40 µg.m ⁻³	Associations de l'alliance Xanthorion parietinae: Physcietum elaeinae Physcietum adscendentis Parmeliatum acetabulae Ramalinatum fastigiatae Associations de l'alliance Parmelion caperatae: Parmeliatum caperato-revolutae	- Physcia alpolia, - Ramalina fraxinea, Anaptychia ciliaris - Parmelia revoluta, Parmelia perlata
de 40 à 50 µg.m ⁻³	Alliance du Xanthorion parietinae Alliance du Parmelion caperatae	- Parmelia acetabulum, Phaeophyscia orbicularis, Physconia grisea, Ramalina fastigiata - Parmelia caperata, Parmelia subrudecta, Ramalina farinacea
de 50 à 60 µg.m ⁻³	Ordre des Physcietalia Ordre des Parmelietalia	- Physcia adscendens, Physcia tenella, Xanthoria parietina - Hypogymnia physodes
>100 µg.m ⁻³	Classe des Epiphytea	Buellia punctata, Diploicia canescens, Lecidella elaeochroma, Parmelia sulcata, Lecanora conizaeoides, Lecanora expallens, Lepraria incana, Pleurococcus viridis

Figure 8 - Altération progressive des groupements épiphytes du *Physcietalia adscendentis* et du *Parmelietalia physodotubulosae* sous l'effet d'une pollution acide croissante. D'après Van Haluwyn et Lerond (1993).

QUAND LA POLLUTION EST STABLE, la végétation lichénique d'une zone donnée réunit, par définition, les espèces caractéristiques de cette zone (ce sont des espèces qui n'existent pas dans la zone de pollution supérieure) (fig. 9) et la plupart des espèces moins sensibles. Pour qu'une maille soit attribuée à une zone, il faut que la végétation caractéristique de la zone soit bien développée. Si beaucoup des espèces caractéristiques d'une zone font défaut, cela indique l'existence d'un taux de pollution plus élevé que le taux normal. Dans ce cas, la maille sera attribuée à la zone de pollution supérieure, même si subsistent quelques espèces caractéristiques d'une zone moins polluée.

EN PERIODE D'AMELIORATION RAPIDE DE LA QUALITE DE L'AIR, un tel mode d'attribution d'une maille à une zone est difficile à utiliser: à ce moment, les lichens sont petits, peu nombreux et appartiennent généralement à des zones différentes des échelles de pollution, zones dont la végétation est par ailleurs généralement incomplète. Il convient donc d'adapter le mode d'utilisation de l'échelle.

Zo ne	SO ₂ en µg.m ⁻³	arbres à écorce non eutrophisée	arbres à écorce eutrophisée
1	≅ 170	<i>Pleurococcus viridis</i> , éventuellement à la base.	<i>Pleurococcus viridis</i> , développé sur tout le tronc
2	≅ 120	<i>Pleurococcus viridis</i> sur tout le tronc, <i>Lecanora conizaeoides</i> , plus ou moins abondant, <i>Lepraria incana</i> fréquent à la base.	<i>Lecanora conizaeoides</i> , <i>Lecanora expallens</i> , <i>Buellia punctata</i> abondants; <i>Diploicia canescens</i> apparaît.
3	≅ 70	<i>Hypogymnia physodes</i> et/ou <i>Parmelia sulcata</i> ou <i>Parmelia saxatilis</i> apparaissent à la base sans se développer sur le tronc; <i>Lecanora expallens</i> souvent présent.	<i>Diploicia canescens</i> commun; <i>Physcia adscendens</i> , <i>Xanthoria parietina</i> présents à la base.
4	≅ 60	<i>Hypogymnia physodes</i> et/ou <i>Parmelia sulcata</i> se développent jusqu'à 2,5 m au moins; <i>Parmelia subrudecta</i> et <i>Lecanora chlorotera</i> apparaissent; <i>Chrysothrix candelaris</i> ainsi que <i>Pertusaria amara</i> peuvent être présents; <i>Ramalina farinacea</i> et <i>Evernia prunastri</i> sont limités à la base s'ils sont présents.	<i>Diploicia canescens</i> , <i>Xanthoria parietina</i> communs; <i>Physconia grisea</i> , <i>Buellia alboatra</i> , <i>Phaeophyscia orbicularis</i> , <i>Physcia tenella</i> , <i>Ramalina farinacea</i> , <i>Xanthoria candelaria</i> , <i>Physcia adscendens</i> , <i>Parmelia acetabulum</i> (à l'E) apparaissent.
5	≅ 50	<i>Parmelia caperata</i> présent au moins à la base; abondance de <i>Pertusaria</i> et <i>Parmelia</i> .	<i>Physconia grisea</i> , <i>Phaeophyscia orbicularis</i> , deviennent abondants; <i>Pertusaria albescens</i> , <i>Physconia distorta</i> , <i>Caloplaca huteoalba</i> , <i>Xanthoria polycarpa</i> apparaissent.
6	≅ 40	<i>Parmelia caperata</i> , <i>Parmelia revoluta</i> et <i>Parmelia tiliacea</i> développés sur tout le tronc; apparition de <i>Parmelia perlata</i> et d' <i>Usnea sp.</i>	<i>Physcia alpolia</i> , <i>Anaptychia ciliaris</i> , <i>Ramalina fastigiata</i> , <i>Parmelia perlata</i> , <i>Ramalina fraxinea</i> , <i>Caloplaca cerina</i> apparaissent et deviennent plus ou moins abondants.

Figure 9 - Echelle d'estimation à partir de la végétation lichénique et en période de pollution stable, du taux de pollution globale de l'air exprimé en mg. m⁻³ de SO₂. D'après Hawksworth et Rose 1970, modifié par Déruelle (1983).

si on observe dans une maille :	on place la maille en type
3 espèces de la zone* 5 ou 2 espèces avec 1 espèce de la zone 6	5
3 espèces au moins de la zone 4 ou 2 espèces avec 2 espèces de la zone 5	4
2 espèces de la zone 3 ou 1 avec 2 espèces de la zone 4, 0 espèce de la zone 3 et 3 espèces plus sensibles**	3
2 espèces de la zone 2 avec éventuellement une autre espèce	2
1 espèce de la zone 1 et 1 espèce de la zone 2	1

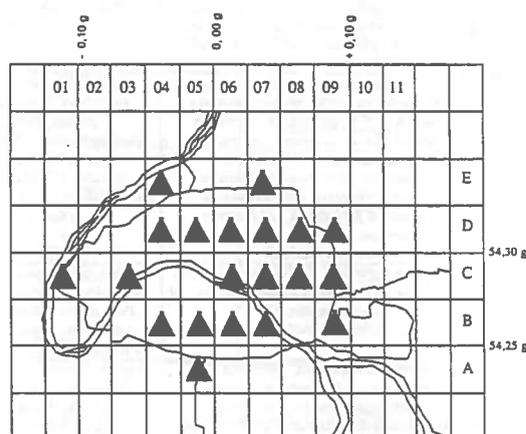
Figure 10 - Mode d'attribution d'une maille à un type de végétation lichénique toxissensible par Fredon *et al.* (1993) rectifiée. Le mot "zone " fait référence aux zones de l'échelle de bioestimation de Déruelle (1983), le mot "type " à la végétation lichénique observée à Paris. ** Les valeurs données ici rectifient celles de Fredon *et al.* (1993) où une erreur s'était glissée.

LA PREMIERE METHODE UTILISEE (Fredon *et al.*, 1993) reste proche de la méthode traditionnelle en ce que l'attribution à un type de végétation plus ou moins toxissensible exige la présence de plusieurs espèces caractéristiques d'une zone. De plus, les auteurs considérant que la qualité de l'air est indiquée non seulement par la présence des espèces caractéristiques d'une zone de pollution, mais aussi par la restauration des zones de pollution supérieure tiennent compte du nombre des lichens de celles-ci (fig. 10)³.

LA DEUXIEME METHODE (Delvalle, 1994), ELABOREE POUR CARACTERISER LA TOXISSENSIBILITE DE LA VEGETATION LICHENIQUE prend appui elle aussi sur l'échelle qualitative de Déruelle (1983), mais le mode d'attribution d'une maille à une zone est différent. Ici, on recherche le lichen le plus sensible à la pollution présent dans la maille et on attribue la maille à la zone dont cette espèce est caractéristique. Cette méthode se justifie de la façon suivante. Quand la pollution baisse rapidement, tous les lichens compatibles avec le nouveau taux de pollution, et dotés d'une bonne aptitude à reconquérir le milieu tendent à se développer simultanément, aussi bien les lichens caractéristiques du nouveau taux de pollution que les espèces caractéristiques de zones plus contaminées. Or, parmi ces lichens, ce sont les plus sensibles à la pollution qui rendent le mieux compte de l'amélioration de la qualité de l'air alors même que la végétation de la zone qu'ils caractérisent, n'est pas complètement reconstituée.

En vue de leur traitement informatique, les données concernant: la localisation des relevés (coordonnées des mailles, arrondissement, lieu-dit), la date, le type de milieu, la nature de l'arbre support (sous forme codée), le nombre d'arbres observés, la liste des espèces lichéniques (sous forme codée) avec pour chacune l'indication de la localisation sur l'arbre (base, tronc, houppier) et le nombre d'arbres où elle était présente ont été rentrés en ordinateur. Elles ont ensuite été pour partie transmises au Comité Faune-Flore en vue de leur intégration dans les relevés de l'Ile-de-France et dans l'Atlas en cours de préparation des Lichens de France et pour partie traitées au laboratoire (logiciel Excel 4 de Microsoft pour MacIntosh).

ACIDITE FORTE ET TAUX DE SO₂ DANS PARIS



Ces capteurs ont tous connu des périodes de non fonctionnement.

Figure 11 - Mailles où des capteurs (acidité forte et SO₂) ont fonctionné entre 1979 et 1993.

³ Le mode d'attribution d'une maille au type 3 de la végétation lichénique (fig. 10) diffère légèrement de celui de Fredon *et al.* (1993) qui comportait une erreur.

Données accessibles

Les données des capteurs parisiens ont été communiquées par l'Agence pour la qualité de l'air pour la période 1979-1983 et par AIRPARIF⁴ pour les années 1984-1992. Il s'agit du relevé annuel, sous forme écrite, des moyennes mensuelles de chaque capteur en Ile-de-France et pour la totalité des polluants étudiés (voir plus haut). Les moyennes quotidiennes nous ont également été fournies, mais seulement pour les années 1990-1992. Elles n'ont donc pas été utilisées ici.

Parmi ces données n'ont été conservées pour la présente étude que celles concernant l'acidité forte (exprimée en taux de SO₂ par mg. m⁻³ d'air) et le SO₂ *stricto sensu*. De ces données brutes, ont été extraits trois types d'informations pouvant contribuer à expliquer la répartition des lichens dans Paris: les moyennes hivernales par capteur et par maille, les moyennes mensuelles maximales par capteur et par maille, enfin les variations spatiales relatives dans Paris (Letrouit-Galinou et al. 1994). Seul le premier de ces paramètres sera pris en considération ici.

Localisation et fonctionnement des capteurs parisiens (fig. 11)

La localisation des capteurs d'acidité forte et de SO₂ en service entre 1979 et 1993 à Paris ou dans la partie non parisienne des mailles périphériques étudiées, est précisée fig. 11. Dans la plupart des mailles, plusieurs capteurs ont fonctionné successivement. Tous ont connu des périodes d'arrêt de sorte que d'une année sur l'autre, ce ne sont pas pour les mêmes mailles qu'on dispose de données ce qui rend pratiquement impossible toute comparaison statistique. En 1991, 16 capteurs fonctionnaient, 10 seulement étant en service en décembre 1992.

	A5	B4	B5	B6	B7	B9	C3	C6	C7	C8	C9	D3	D4	D5	D6	D7	D8	E4	E6	E7	NM
79/80		102	116	123		117	154	99	122	104		127	133		117	122	133	126			14
Z		2	2	2		2	1	2	2	2		2	2		2	2	2	2	2		
80/81		94	99	104		106	142	89	106	93		118	122		106	105	122	109			14
Z		3	2	2		2	2	3	2	3		2	2		2	2	2	2			
81/82		94		89		85	119	74	80	74		102	97		75	88	97	92			13
Z		3		3		3	2	3	3	3		2	2		3	3	2	3			
82/83		75		78		77	101	65	69	67		72	87		84	66	71	84			13
Z		3		3		3	2	4	3	3		3	3		3	3	3	3			
83/84						78						94									1
Z						3						3									
84/85			89		39				89	85		92	42		46						7
Z			3		6				3	3		3	6		5						
85/86		59		56		62			50	76	20	61			54						8
Z		4		4		4			5	4	6	4			5						
86/87		27		22		36	33		45	39	25	55		38	72				72		11
Z		6		6		6	6		6	6	6	5		6	3				3		
87/88		22		41		44			36	48		63			45				45		8
Z		6		6		6			6	5		4			6				6		
88/89		28	33	34		26		26	36	61	37	42	32	37	53	30			53		14
Z		6	6	6		6		6	6	4	6	6	6	6	4	6			4		
89/90		24	49	14		32		27	39	36	30	57	28	44	36	23			36		14
Z		6	5	6		6		6	6	6	6	4	6	6	6	6			6		
90/91			46	37		30		25	39	34	25	58	76			44					10
Z			5	6		6		6	6	6	6	4	3			6					
NA	5	7	9	4	6	6	8	4	11	11	5	8	7	4	8	5	4	4	8	3	

NM: nombre total de mailles avec valeurs au cours d'une saison hivernale. NA: nombre total d'années où la maille a une valeur utilisable.
Z: classe de pollution correspondant à la moyenne mensuelle de la période hivernale considérée.

Figure 12 - Moyennes mensuelles de SO₂ exprimées en mg. m⁻³ et classes de pollution par maille. Hivers 79/80 à 90/91.

Moyennes hivernales (fig. 12)

La moyenne hivernale de SO₂ servant de base à la plupart des échelles de bioestimation par les lichens (Hawksworth et Rose 1970, Déruelle 1983), nous avons choisi de la prendre comme référence plutôt que la moyenne annuelle ordinairement donnée par les réseaux de surveillance. Ces moyennes (d'octobre d'une année à mars de l'année suivante) ont donc été recalculées à partir des données mensuelles d'AIRPARIF⁵. Dans ce calcul, il a été tenu compte des interruptions fréquentes dans le fonctionnement des capteurs, ce qui entraîne des anomalies dans les moyennes. Certaines, calculées à partir de deux valeurs mensuelles seulement, ne sont pas représentatives des taux moyens de pollution pendant l'hiver, en particulier quand les valeurs manquantes sont celles des mois habituellement les plus fortement pollués (décembre, janvier, février), ou au contraire les moins contaminés. Dans la présente étude ces valeurs ont été écartées et seules les moyennes calculées à partir de 5 moyennes mensuelles ont été prises en considération pour la suite du travail⁶.

4 Nous tenons à exprimer nos remerciements à M. Lameloize, Directeur d'AIRPARIF, et à M. Renaudot, Directeur Adjoint, pour les données qu'ils nous ont communiquées.

5 La préférence donnée aux moyennes hivernales se justifie par le fait que les lichens, végétaux poilikohydriques, sont, dans nos régions, au moins aussi actifs en hiver qu'en été. Signalons que Van Haluwyn et Lerond (1986) se réfèrent plus simplement à la moyenne annuelle.

6 Même calculées avec cette restriction, certaines moyennes sont encore contestables, soit que le mois manquant soit un mois où s'observent habituellement de fortes valeurs de pollution, soit que la valeur apparaisse aberrante par comparaison avec celles des capteurs voisins. Par exemple, pour la maille C8 (capteur 29) en janvier 1985 et en février 1986 on trouve des valeurs de respectivement 270 et 240 mg. m⁻³ de SO₂, deux fois plus fortes que pour tous les autres capteurs. Ces valeurs pourraient s'expliquer par un fonctionnement incomplet du capteur pendant ces deux mois, mais cette hypothèse n'a pu être vérifiée, car nous ne disposons pas des données journalières pour cette période.

Quand il existe un capteur attribués à la maille. Quand il en existe plusieurs, la valeur retenue pour la maille est la moyenne des données de ces capteurs. Quand un capteur est situé à la limite de deux mailles, les données sont attribuées aux deux mailles voisines ou si l'une des mailles contient déjà un capteur, à la maille sans capteur. Ces valeurs ont été calculées pour tous les hivers de 1979 à 1991 et reportées sur un tableau (fig. 12)

Classes de pollution (fig. 13)

Pour suivre l'évolution des moyennes hivernales entre 1979 et 1991 et pour faciliter la comparaison avec la végétation lichénique épiphyte, les moyennes ont été réparties en "classes" de même amplitude que celles de l'échelle de bioestimation lichénique de Déruelle (1983)⁷. Cependant, dans cette échelle, le taux de SO₂ donné comme caractéristique d'une zone de pollution est un *taux moyen approximatif* et les limites entre les classes ne sont pas précisées. Or, pour attribuer les moyennes hivernales à de telles classes, il faut en préciser les limites. Celles-ci ont été fixées en prenant la moyenne des taux moyens estimés de deux zones adjacentes. Par exemple, la limite entre la zone 3 (environ 70 mg.m⁻³) et la zone 4 (environ 60 mg.m⁻³) est fixée à 65 mg.m⁻³. De la même façon, la valeur moyenne de la classe 2, non précisée par Déruelle a été évaluée en prenant la moyenne entre les valeurs des zones 1 (≅ 170 mg.m⁻³) et 3 (≅ 70 mg.m⁻³) de l'échelle de Hawksworth et Rose. On obtient alors les valeurs de classe de la fig. 13.

Classe ou zone	Taux moyen de SO ₂	Taux limite inférieur.
classe 1 :	≅ 170 mg.m ⁻³ ou plus	145 mg.m ⁻³
classe 2:	≅ 120 mg.m ⁻³	95 mg.m ⁻³
classe 3:	≅ 70 mg.m ⁻³	65 mg.m ⁻³
classe 4:	≅ 60 mg.m ⁻³	55 mg.m ⁻³
classe 5:	≅ 50 mg.m ⁻³	45 mg.m ⁻³
classe 6:	≅ 40 mg.m ⁻³ ou moins	

Figure 13 - Définition des classes de pollution.

Représentation cartographique des moyennes hivernales de 1979 à 1991

Les mailles pour lesquelles les moyennes hivernales sont connues, sont attribuées à une de ces classes (fig. 13) et ces valeurs sont reportées sur le fond de carte déjà utilisé pour Paris à l'aide de figurés appropriés. De telles cartes ont été dressées pour chaque saison hivernale entre octobre 1979 et mars 1991 (Letrouit et al. 1994). Quelques exemples sont donnés fig. 23 et 24.

RESULTATS

Les principaux résultats portent sur:

a) la flore lichénique épiphyte observée à Paris en 1991 (composition floristique, caractères généraux des espèces, comparaison avec les données antérieures);

b) quelques facteurs influençant la distribution des espèces (nature de l'arbre support, du milieu urbain, de la localisation dans Paris);

c) les rapports entre la végétation lichénique de 1991 et les taux atmosphériques de SO₂ des années 1979-1990.

L'algue *Pleurococcus viridis* est prise en compte en même temps que les lichens corticoles.

LA VEGETATION LICHENIQUE A PARIS EN 1991

Les relevés effectués

200 relevés ont été effectués avec un nombre moyen de 5,5 arbres par relevé.

1112 arbres ont été examinés appartenant à 27 genres pour lesquels le nombre d'individus étudiés varie. Il s'agit de: *Acer* (141), *Aesculus* (135), *Alnus* (4), *Betula* (10), *Broussonetia* (17), *Carpinus* (1), *Catalpa* (12), *Cedrelas* (7), *Cercis* (15), *Fraxinus* (77), *Fagus* (10), *Gingko* (12), *Gleditsia* (2), *Juglans* (11), *Koelreuteria* (3), *Liriodendron* (1), *Pinus* (2), *Paulownia* (123), *Platanus* (8), *Populus* (105), *Prunus* (2), *Pterocarya* (20), *Quercus* (91), *Robinia* (13), *Salix*, (7) *Sophora* (76), *Tilia* (180), *Ulmus* (25), indéterminés (2). A noter que certains n'ont été étudiés que dans les milieux c et d (fig. 14).

⁷ L'échelle de Déruelle (1983) diffère de l'échelle de Hawksworth et Rose (1970) essentiellement par la fusion des zones 2 et 3 de ces auteurs, ce qui décale de 1, l'appellation des zones suivantes.

	P R U N U S	A L N U S	P L A T A N U S	P I N U S	C A R P I N U S	U L M U S	K O E L R E U T E R I A	P T E R O C A R Y A	C E R C I S	B R O U S S O N E T I A	A C A C I A	B E T U L A	O I N G K O	C E D R E L A S	A E S C U L U S	S O P H O R A	A C E R	J U G L A N S	F A G U S	S A L I X	Q U E R C U S	P O P U L U S	F R A X I N U S	F R A X I N U S	Nombre d'espèces étudiées par milieu		
nombre de sites étudiés	1	1	2	3	5	1	1	4	2	3	3	2	4	5	4	4	13	9	23	2	5	14	17	18	24	25	
mailles où l'arbre a été étudié						a																					9
	b	b	b	b			b	b	b	b	b	b	b	b	b	b	b	b	b	b	b	b	b	b	b	b	25
					c	c		e	c	c	c				c	c	c	c	c	c	c	c	c	c	c	c	17
											d	d	d						d	d	d	d	d	d	d	d	10
																											2
nombre de mailles où l'arbre a été étudié	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	4	4	4	4	

Figure 14 - Milieux où les différents arbres ont été étudiés.

Lichens présents à Paris en 1991

31 LICHENS ont été déterminés auxquels s'ajoute l'algue *Pleurococcus viridis* (fig. 15). Celle-ci existe sous deux formes, en peuplement purement algal, vert vif, et en peuplement algo-fongique, vert sombre. Cette forme avait d'abord été confondue avec le lichen poléotolérant *Scoliciosporum chlorococcum* (Seaward et Letrouit-Galinou, 1991; Letrouit-Galinou et al., 1992). D'autres épiphytes, mousses, algues, cyanobactéries et lierre ont également été récoltés, mais ne sont pas pris en considération ici.

INEGALEMENT FREQUENTS dans Paris, ils se répartissent en quatre groupes.

Quatre lichens et l'algue *Pleurococcus viridis* sont présents dans plus de vingt mailles.

Pleurococcus viridis, *Lecanora conizaeoides* et *Lepraria incana* sont des espèces très poléotolérantes, à thalle crustacé vert pulvérulent. *Lecanora dispersa* est une espèce crustacée, à thalle réduit, formée de nombreuses apothécies contiguës. Normalement calcicole, elle est aussi très résistante.

La dernière espèce, *Physcia tenella* est au contraire un lichen foliacé, sorédié, de petite taille, relativement poléosensible et caractéristique de la zone 4 de l'échelle de Déruelle.

Quatre espèces sont présentes dans au moins 15 mailles.

Physcia adscendens, *Xanthoria parietina* et *Phaeophyscia orbicularis* sont des lichens foliacés, nitrophiles, indicateurs de la zone 4 de Déruelle pour les deux premiers et de la zone 6 pour la dernière espèce.

Lepraria incana est une espèce crustacée, à thalle pulvérulent et poléotolérante (zone 2 de Déruelle).

5 espèces sont présentes dans 5 ou 6 mailles.

Quatre sont des espèces foliacées, caractéristiques des mêmes zones de pollution que le groupe précédent. *Physconia grisea* est une espèce nitrophile. *Parmelia sulcata* et *Parmelia subrudecta* sont des espèces neutrophiles. *Hypogymnia physodes* est une espèce acidophile dont les exigences par rapport au pH sont étroites (Sfchting, 1992).

Candelariella vitellina est une espèce nitrophile, souvent saxicole; elle n'est pas utilisée comme espèce indicatrice de la qualité de l'air.

16 espèces sont présentes dans 1 à 4 mailles au plus. Ce groupe est hétérogène du point de vue du degré de poléotolérance. On y trouve:

- l'unique espèce fruticuleuse observée à Paris, *Evernia prunastri* (zone 5 de Hawksworth et Rose; zone E de Van Haluwyn et Lerond).
- deux espèces relativement résistantes: *Buellia punctata* (zone 2 de Déruelle) et *Diploicia canescens* (zone 3 de Déruelle).
- trois espèces considérées au contraire comme poléosensibles: *Xanthoria candelaria* (zone F de Van Haluwyn et Lerond), observée dans quatre mailles, *Normandina pulchella* (zone 8 de Hawksworth et Rose) et *Parmelia revoluta* (zone 6 de Déruelle, 7 de Hawksworth et Rose, F de Van Haluwyn et Lerond), chacune observée une fois, et auxquelles il convient d'ajouter sans doute *Physcia stellaris*, observée deux fois.
- d'autres espèces utilisées dans les échelles de bioestimation (zones 4 à 6), en particulier des espèces crustacées à thalle cortiqué.
- plusieurs espèces non utilisées dans les clés de poléosensibilité parmi lesquelles plusieurs espèces nitrophiles et calcicoles.

	NB	ZP D	ZP HR	ZP VL	M	R	E
Algues							
(A) <i>Pleurococcus viridis</i> + champignon	33	1	1	A	cp		
(A) <i>Pleurococcus viridis</i>	32	1	1	A	cp		
Lichens							
<i>Lecanora conizaeoides</i>	30	2	2	B	cp	so+sp	a
<i>Lecanora dispersa</i>	26				c	sp	ca
<i>Physcia tenella</i>	23	4	5	D	f	so	ni
<i>Physcia adscendens</i>	19	4	4	E	f	so	ni
<i>Phaeophyscia orbicularis</i>	18	5	6	F	f	so	ni-ca
<i>Xanthoria parietina</i> ssp. <i>parietina</i>	18	3	4	E	f	sp	ni
<i>Lepraria incana</i>	15	2	2	C	cp	so	a
<i>Physconia grisea</i>	6	5	5	F	f	so	ni
<i>Parmelia subrudecta</i>	6	4	4	F	f	so	ne
<i>Hypogymnia physodes</i>	5	3	4	E	f	so	a
<i>Parmelia sulcata</i>	5	3	4	E	f	so	ne
<i>Candelariella vitellina</i>	5				sq	sp	ni
<i>Xanthoria candelaria</i>	4			F	f	so	ni
<i>Evernia prunastri</i>	3	4	5	E	fr	so	ne
<i>Lecanora muralis</i>	3				c	sp	ca
<i>Candelaria concolor</i>	3				sq		ni
<i>Candelariella aurella</i>	3				sq		ni
<i>Cladonia</i> sp.	3				f/fr	so	a
<i>Parmelia subaurifera</i>	2		6	F	f	so	ni
<i>Buellia punctata</i>	2	2	3	B	c	sp	ni
<i>Lecanora chlorotera</i>	2	4	4		c	sp	ne
<i>Physcia stellaris</i>	2				f	so	ni
<i>Parmelia revoluta</i>	1	6	7	G	f	so	ne
<i>Pertusaria albescens</i>	1	5	6	F	c	so	ne
<i>Pertusaria amara</i>	1	5	6	F	c	so	ne
<i>Diploicia canescens</i>	1	2	3	D	c	so	ne
<i>Normandina pulchella</i>	1		8		sq	so	ne
<i>Caloplaca citrina</i>	1				c	sp	ni
<i>Opegrapha rufescens</i>	1				c	sp	ne
<i>Opegrapha vermicellifera</i>	1				c	sp	ne
<i>Xanthoria parietina</i> ssp. <i>calcicola</i>	1				f	so	ni-ca

NB : Nombre de mailles où l'espèce est présente (tous milieux confondus).

ZP : Espèces utilisées en bioindication avec indication de leur place dans l'échelle de sensibilité de Déruelle (1983) (ZP D), de Hawksworth et Rose (1970) (ZP HR) et Van Haluwyn et Lerond (1986) (ZP VL). La zone 2 de l'échelle de Déruelle, utilisée dans ce travail comme référence principale, regroupe les zones 2 et 3 de Hawksworth et Rose et la numérotation des zones suivantes est en conséquence décalée.

M : Caractères morphologiques - c : thalle crustacé, lisse - cp : thalle crustacé, pulvérulent - f : thalle foliacé - fr : thalle fruticuleux - sq : thalle squamuleux.

R : Mode de reproduction - so : reproduction par sorédies - sp : reproduction par spores.

E : Ecologie - a : espèce acidophile - ca : espèce surtout calcicole - ne : espèces plutôt neutrophiles - ni : espèce nitrophile.

L'algue *Pleurococcus* est donnée comme référence. Les espèces sont classées en fonction de leur fréquence dans Paris.

Figure 15 - Liste des lichens corticoles trouvés dans Paris en 1991.

DU POINT DE VUE MORPHOLOGIQUE:

- une seule espèce est fruticuleuse, à thalle pendant: il s'agit d'*Evernia prunastri* observée 3 fois à l'état juvénile (spécimens de 2 à 3 mm de long alors que la taille normale varie de 5 à 10 cm).

- treize sont des espèces foliacées, elles aussi généralement présentes sous forme de thalles jeunes de quelques mm de diamètre.

- les 17 autres espèces sont des espèces crustacées dont 2 (*Lecanora conizaeoides* et *Lepraria incana*) ont un thalle vert, pulvérulent ou granuleux, comme l'algue *Pleurococcus viridis*.

LA PHYSIONOMIE ET LE RECOUVREMENT DES TRONCS :

- sont marqués par les espèces à thalle crustacé pulvérulent. L'algue *Pleurococcus viridis* occupe de grandes surfaces, (souvent 40 à 50% des troncs) qu'elle colore en vert. Elle est souvent localisée d'un seul côté de l'arbre. Dans le milieu a (arbres des rues), elle est présente au niveau des premiers embranchements d'où elle s'étend vers le bas, sur le haut du tronc.

- le recouvrement de *Lecanora conizaeoides* est très variable. Dans quelques rares cas, il peut recouvrir toute une face du tronc, mais plus généralement il forme sur le *Pleurococcus viridis* des taches vert-grisâtre de quelques cm² à quelques dm².

- dans les parcs et les jardins, *Lepraria incana*, à thalle pâle, vert-bleuté, est localisé dans les crevasses des écorces, à la base des troncs. Dans les bois, il peut recouvrir de 10 à 20% du tronc.

- *Lecanora dispersa* est une autre espèce qui peut recouvrir plusieurs dizaines de dm², surtout à la base des troncs, mais de teinte neutre, elle est peu visible.

- Les lichens foliacés, dont certains sont pourtant relativement communs, jouent un rôle mineur dans le recouvrement et l'aspect des troncs, car il s'agit le plus souvent de très jeunes thalles de quelques mm de diamètre, difficilement visibles, en particulier quand ils sont isolés. On note deux exceptions, soit que les thalles atteignent une taille un peu notable tel un exemplaire de *Xanthoria parietina* f. *calcicola* de 5 cm de diamètre dans les jardins de la Porte d'Auteuil ou *Physconia grisea* dont plusieurs thalles, à Bagatelle, mesurent 3 à 4 cm de large, soit que les thalles de petites taille, forment des peuplements denses. C'est le cas à Bagatelle, dans le parc Montsouris et dans le jardin du Luxembourg où *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia adscendens*, *Physconia grisea* et *Parmelia subrudecta* forment quelquefois des peuplements denses, recouvrant plusieurs dm², localisés, au moins pour les trois premières espèces, surtout à la base des arbres.

En ce qui concerne le MODE DE REPRODUCTION, outre les trois espèces à thalle pulvérulent vert, 18 espèces se multiplient par des sorédies ou autres boutures thallines formées à la fois d'algues et de filaments fongiques.

Parmi les 13 autres espèces qui se reproduisent par spores, seules deux espèces sont relativement fréquentes, l'une est crustacée: *Lecanora conizaeoides*, dont le thalle est par ailleurs totalement granuleux, l'autre est foliacée: *Xanthoria parietina* dont le cycle de reproduction est très court, moins d'un an, même en culture (Bonnier, 1889; Bublick et Galun, 1986).

Du point de vue de leur position dans la CLASSIFICATION PHYTOSOCIOLOGIQUE,

plusieurs espèces n'appartiennent pas à la classe des Epiphytea. Il peut s'agir de transfuges de groupements saxicoles, par exemple: *Lecanora dispersa* et *Lecanora muralis*. D'autres espèces se retrouvent indifféremment dans des groupements saxicoles ou corticoles. Ce sont généralement des espèces nitrophiles appartenant à l'alliance du *Xanthorion parietinae*. C'est le cas par exemple de *Phaeophyscia orbicularis*, une espèce préférentiellement calcicole, qui est fréquente sur les troncs d'arbres à Paris.

Parmi les espèces de la classe des Epiphytea, on trouve à Paris:

- des espèces peu spécifiques telles que *Pleurococcus viridis*, *Lecanora conizaeoides*, *Lepraria incana* et *Parmelia sulcata* ainsi que, exceptionnellement, *Buellia punctata* et *Diploicia canescens*.

- A un degré de spécialisation un peu plus élevé, celui de l'ordre, on trouve des espèces caractéristiques du *Physcietalia adscendentis* (*Physcia adscendens*, *Physcia tenella*, *Xanthoria parietina*) et du *Parmelietalia physodo-tubulosae* (*Hypogymnia physodes*).

- Parmi les caractéristiques d'alliances ont été observées *Phaeophyscia orbicularis* et *Physconia grisea* qui appartiennent au *Xanthorion parietinae* et *Parmelia subrudecta*, espèce du *Parmelion caperatae*.

- *Parmelia revoluta*, caractéristique d'association, n'a été observé qu'une fois.

Du point de vue de leurs EXIGENCES ECOLOGIQUES:

- onze espèces sont nitrophiles, ce qui révèle un milieu enrichi en azote et en substances organiques.

- quatre sont des espèces surtout saxicoles-calcicoles dont la présence sur les troncs traduit la richesse en poussières de l'atmosphère parisienne (Paris est la ville la plus empoussiérée de France).

- *Lecanora conizaeoides*, *Lepraria incana* et *Hypogymnia physodes* sont des espèces acidophiles dont il sera intéressant d'étudier la présence à Paris au cours du temps.

17 des espèces présentes à Paris sont utilisées comme ESPECES INDICATRICES DANS LES ECHELLES D'ESTIMATION DE LA POLLUTION.

Leur degré de poléotolérance est très variable puisqu'elles appartiennent aux zones 1, 2, 3, 4, 5, et 6 de l'échelle d'estimation de la pollution acide de Déruelle (1983). *Pleurococcus viridis*, caractéristique de la zone 1 de Déruelle, est la plus résistante. *Normandina pulchella* (zone 8 de Hawksworth et Rose) et *Parmelia revoluta* (zone 7 de Hawksworth et Rose, zone G de Van Haluwyn et Lerond, zone 6 de Déruelle) sont au contraire très sensibles.

Leur fréquence varie beaucoup dans Paris (fig. 15) ce qui ne dépend pas uniquement du degré de toxisensibilité des espèces. Une comparaison plus poussée (fig. 16) conduit à faire deux remarques.

Tout d'abord on note que le groupe d'espèces caractérisant une zone de pollution est souvent incomplet à l'exception de la zone 1 (groupement monospécifique à *Pleurococcus viridis*) et de la zone 3, encore que, dans ce cas, *Diploicia canescens* n'ait été vu qu'une fois. Dans les autres groupements d'espèces, une ou plusieurs d'entre elles n'ont pas été observées dans Paris. C'est le groupe caractéristique de la zone 4 (Déruelle, 1983) qui a la meilleure représentation avec 9 espèces sur 18.

Autre particularité, des espèces caractéristiques de zones faiblement polluées sont parfois plus communes à Paris que d'autres espèces plus toxitolérantes. C'est le cas par exemple de *Phaeophyscia orbicularis*, espèce caractéristique de la zone

totallement absente de Paris, la seconde, présente dans une maille seulement. De même pour la zone 3, *Diploicia canescens* n'a été vu qu'une fois et *Parmelia saxatilis* aucune.

Ce phénomène, signalé en Angleterre dès 1981 par Rose et Hawksworth, est connu sous le nom de "saut de zone" (Hawksworth et MacManus 1989; Seaward, 1990, 1993).

Ces observations montrent que parmi les espèces d'égale sensibilité à la qualité de l'air, certaines se réinstallent plus vite que d'autres après que le taux de pollution soit devenu compatible avec leur survie. Ce sont celles qui, en 1992, ont été désignées sous le nom d'espèces reconquérantes par Letrouit-Galinou.

Zones*	dans au moins 15 mailles	dans 6 à 4 mailles	dans 3 ou 2 mailles	dans 1 maille	non observées à Paris en 1991
1 > 170 mg m ⁻³	<i>Pleurococcus viridis</i>				
2 ≈125 mg m ⁻³	<i>Lecanora conizaeoides</i> , <i>Lepraria incana</i>			<i>Buellia punctata</i>	<i>Lecanora expallens</i>
3 ≈70 mg m ⁻³	<i>Physcia adscendens</i> (base), <i>Xanthoria parietina</i> (base)			<i>Diploicia canescens</i>	
4 ≈60 mg m ⁻³	<i>Physcia adscendens</i> , <i>Physcia tenella</i> , <i>Xanthoria parietina</i>	<i>Parmelia subrudecta</i> , <i>Parmelia sulcata</i> , <i>Xanthoria candelaria</i>	<i>Evernia prunastri</i>	<i>Pertusaria amara</i> , <i>Lecanora chlorotera</i>	<i>Parmelia acetabulum</i> , <i>Ramalina farinacea</i> , <i>Chrysothrix candelaris</i>
5 ≈50 mg m ⁻³	<i>Phaeophyscia orbicularis</i>	<i>Physconia grisea</i>		<i>Parmelia revoluta</i> , <i>Pertusaria albescens</i>	<i>Physconia distorta</i> , <i>Lecidella elaeochroma</i> , <i>Parmelia tiliacea</i>
6 = 40 mg. m ⁻³			<i>Parmelia subaurifera</i>		<i>Parmelia caperata</i> , <i>Ramalina fastigiata</i> , <i>Anaptychia ciliaris</i> , <i>Physcia aipolia</i> , <i>Parmelia perlata</i> , <i>Ramalina fraxinea</i>

* zones de l'échelle de Hawksworth et Rose (1970) modifiée par Déruelle (1983) et valeur estimée de la pollution acide globale exprimée en SO₂ par mg. m⁻³; en souligné, espèces "reconquérantes" s'installant rapidement.

Figure 16 - Fréquence comparée dans Paris des espèces caractéristiques des zones de pollution. Notion d'espèces reconquérantes et "sauts de zone".

A leur propos, on observe que:

- il est possible d'identifier de telles espèces pour chacun des groupes d'espèces caractéristiques des zones des échelles de poléotolérance. Par exemple, parmi les espèces caractéristiques de la zone 2, *Lecanora conizaeoides*, présent dans 30 mailles, est doté d'une capacité et d'une rapidité d'installation plus grandes que *Buellia punctata* observé une seule fois. Les espèces considérées comme espèces reconquérantes sont soulignées dans la figure 16. *Parmelia subaurifera*, qui est le seul lichen de la zone 6 présent dans Paris, est lui aussi considéré comme une espèce conquérante.

- ces espèces sont pour la plupart des espèces se reproduisant grâce à des sorédiés. A l'exception de *Lecanora conizaeoides*, toutes sont des espèces foliacées, généralement de petite taille et à longévité faible (*Physcia tenella*, *Physcia adscendens*, *Phaeophyscia orbicularis*). *Xanthoria parietina*, seule espèce conquérante non sorédiée, est connue pour la rapidité de son cycle de reproduction (Bubrick et Galun, 1986).

- à Paris, sans doute à cause d'une atmosphère enrichie en matières organiques, plusieurs de ces espèces sont des espèces nitrophiles appartenant, du point de vue syntaxonomique, à la classe des Physcietalia.

- à Paris, les espèces conquérantes, caractéristiques des zones 1 à 5 des échelles de pollution, se développent simultanément et ce sont les seules qui soient observables en de nombreux points de la capitale. Toutefois, on verra que même ces espèces ne se développent qu'à partir du moment où le niveau de la pollution atmosphérique est devenu compatible avec leur degré de poléosensibilité.

	Milieu riche en poussières basiques	Milieu pauvre en poussières
Zone 2	<i>Lecanora conizaeoides</i>	<i>Lepraria incana</i>
Zone 3	<i>Xanthoria parietina</i> <i>Physcia adscendens</i>	
Zone 4	<i>Physcia tenella</i> <i>Physcia adscendens</i> <i>Xanthoria parietina</i>	<i>Parmelia sulcata</i> <i>Parmelia subrudecta</i>
Zone 5	<i>Phaeophyscia orbicularis</i>	<i>Parmelia revoluta</i>
Zone 6	<i>Parmelia subaurifera</i>	

Figure 17 - Espèces "reconquérantes" ⁸ des différents groupements lichéniques, caractéristiques des zones de pollution.

- En fonction des conditions écologiques, ce ne sont pas les mêmes espèces qui reconquièrent l'espace. Ainsi (fig. 17), selon que l'environnement est plus ou moins riche en azote ou plus ou moins acide, ce sont des espèces différentes qui vont s'installer, des Physciacées, dans le premier cas, des Parméliacées dans le second.

Comparaison de la végétation lichénique épiphyte corticole du jardin du Luxembourg en 1866 et en 1990

Plusieurs auteurs soulignent que lors du retour des lichens, on observe des différences entre les lichens présents autrefois et ceux qui reviennent (Van Haluwyn, 1992; Seaward, 1993). Il aurait été intéressant de vérifier cela pour Paris, mais les renseignements manquent à l'exception d'un site, celui du jardin du Luxembourg, étudié en 1866 par Nylander et en 1990 (Seaward et Letrouit-Galinou, 1991). Letrouit-Galinou *et al.* (1992) ont comparé ces observations (fig. 18).

Entre ces listes existent des différences quantitatives (18 espèces corticoles citées par Nylander, 11 par Letrouit-Galinou) et des différences qualitatives tant du point de vue de la composition floristique que des exigences écologiques des espèces.

Si on compare les lichens présents en 1866 et en 1990, on peut distinguer 3 groupes d'espèces: celles qui sont communes aux deux listes, celles qui ne sont citées que dans la liste de Nylander et enfin des espèces observées seulement en 1990.

3 ESPECES SONT COMMUNES AUX DEUX LISTES.

Ce sont des espèces nitrophiles de l'alliance du *Xanthorion parietinae*. *Xanthoria parietina* et *Physcia tenella* sont caractéristiques d'un taux de SO₂ égal à moins de 60 mg. m⁻³ (moyenne hivernale). *Phaeophyscia orbicularis* est légèrement plus sensible.

15 ESPECES N'ONT ETE OBSERVEES QU'EN 1866.

Parmi elles, 5 sont des espèces foliacées, nitrophiles de l'alliance du *Xanthorion parietinae*. *Parmelia acetabulum*, *Physconia grisea* et *Physcia stellaris* sont des espèces relativement sensibles, appartenant au groupe F de Van Haluwyn et Lerond (1986) qui correspond à une pollution hivernale d'environ 40 µg par m³, c'est-à-dire plus faible que celle tolérée par les espèces communes aux deux listes.

Les huit espèces suivantes sont des espèces crustacées à thalle cortiqué et habituellement fructifiées. Parmi elles, *Caloplaca cerina* est considérée comme sensible à la pollution tandis que *Lecidella elaeochroma* au contraire est relativement poléotolérante (groupe 4 de Hawksworth et Rose, groupe D de Van Haluwyn et Lerond), les autres étant intermédiaires. L'absence de ces espèces dans les relevés de 1990 ne serait donc pas due à une sensibilité à la pollution plus grande que celle des lichens foliacés observés en 1990, mais plutôt à une capacité plus faible à réinvestir rapidement le milieu.

⁸ c-à-d, revenant les premières quand le taux de SO₂ dans l'air redevient compatible avec leur existence.

Espèces et poléosensibilité	1866	1990	Remarques	
<i>Xanthoria parietina</i> (5/6)(E)	X	X	Lichens foliacés nitrophiles de l'alliance du <i>Xanthorion parietinae</i>	
<i>Physcia tenella</i> (5/6)(E)	X	X		
<i>Phaeophyscia orbicularis</i> (6/7) (F)	X	X		
<i>Parmelia acetabulum</i> (6/7)(F)	X		Espèces foliacées, neutrophiles (1) et nitrophiles du <i>Xanthorion parietinae</i>	
<i>Physcia stellaris</i> (7)(G)	X			
<i>Physconia grisea</i> (6/7)(F)	X			
<i>Xanthoria candelaria</i> (5/6)(E)	X			
<i>Xanthoria fallax</i>	X			

<i>Arthonia tenellula</i>	X		Espèces crustacées, fructifiées, à thalle lisse, neutrophiles et de poléosensibilités diverses	
<i>Buellia pharcidia</i>	X			
<i>Caloplaca cerina</i> (9)(G)	X			
<i>Candelariella aurella</i>	X			
<i>Lecanora allophana</i>	X			
<i>Lecanora argentata</i> (4)(D)	X			
<i>Lecidella elaeochroma</i> (4)(D)	X			
<i>Rinodina exigua</i>	X			

? <i>Caloplaca saxicola</i>	X			Espèces non identifiées
? <i>Lecanora umbrina</i> var. <i>cyanescens</i>	X			
<i>Lecanora conizaeoides</i> (2)(B)		X	Espèces crustacées à thalle pulvérulent, acidophiles et poléotolérantes.	
<i>Lecanora expallens</i> (3)(C)		X		
<i>Lepraria incana</i> (3)(C)		X		

<i>Hypogymnia physodes</i> (5)(E)		X	Espèces acidophiles du <i>Parmelion</i>	
<i>Parmelia sulcata</i> (4)(D)		X		

<i>Lecanora dispersa</i>		X	Espèces proches de celles du groupe 1	
<i>Candelariella vitellina</i>		X		
<i>Physcia adscendens</i> (5/6)(E)		X		

<i>Pleurococcus viridis</i> (1)(A)			Algue formant des croûtes pulvérulentes, vertes	
<i>Pleurococcus viridis</i> + champignon(1)(A)				

Les chiffres entre parenthèses correspondent aux degrés des échelles de sensibilité de Hawksworth et Rose (1970) et Van Haluwyn et Lerond (1986).

Figure 18 - Lichens corticoles observés dans le jardin du Luxembourg (Paris, France) en 1866 (Nylander, 1866) et en 1990 (Letrouit-Galinou et al., 1992).

Deux espèces n'ont pas été identifiées avec exactitude du fait des changements dans la systématique et la nomenclature. *Lecanora umbrina* (Ehrht) Massalongo est incluse par les anglo-saxons dans l'espèce collective *Lecanora dispersa*. Il est donc possible qu'il s'agisse de la même espèce, ce qui porterait à quatre le nombre des espèces communes aux deux listes.

L'ensemble de ces espèces rappellent de près la végétation actuelle d'une zone rurale moyennement polluée et à caractère nitrophile accentué. On notera l'absence de lichens fruticuleux (même le relativement poléotolérant *Evernia prunastri* n'est pas cité) et la stérilité de *Parmelia acetabulum*, une espèce habituellement abondamment fructifiée dans les zones peu polluées.

7 ESPECES, APPARTENANT A TROIS GROUPES BIOLOGIQUES, N'ONT ETE TROUVEES QU'EN 1990.

Les 3 premières espèces, crustacées et à thalle pulvérulent sont connues pour être poléotolérantes. *Lecanora conizaeoides* est une espèce qui dans les zones non polluées est étroitement confinée aux substrats corticoles les plus acides (troncs de pins ou de bouleaux, par exemple). En acidifiant les écorces et en empêchant la croissance de nombreux lichens compétiteurs de *Lecanora conizaeoides*, la pollution atmosphérique par le SO₂ a permis une extraordinaire expansion de cette espèce dans les régions tempérées de l'hémisphère N (Seaward, 1989). La présence de *Lecanora conizaeoides* sur la liste de 1990 témoigne de l'importance atteinte par la pollution acide dans les décennies précédentes.

Parmelia sulcata et *Hypogymnia physodes* sont moyennement sensibles à la pollution (zones 4 et 5 de Hawksworth et Rose; zones D et E de Van Haluwyn et Lerond). Ce sont des espèces acidophiles, la seconde appartenant à l'alliance du *Parmelietalia physodo-tubulosae*. Leur présence dans la seule liste actuelle est sans doute elle aussi la conséquence de l'acidification des écorces sous l'influence de la pollution passée.

Les trois espèces suivantes sont assez proches des espèces communes aux deux listes par leur degré de poléotolérance et leurs exigences écologiques. A noter que la description de *Physcia adscendens* est postérieure à 1866 et qu'elle était jusque là confondue avec *Physcia tenella*. De même, il n'y a peut-être pas de différences entre *Lecanora dispersa* cité ici et *Lecanora umbrina*.

	P R U N U S	P I N U S	J U G L A N S	L I R I O D E N D R O N	K O E L L R E U T E R I A	U L M U S	A L N U S	C E D R E L A S	C A R P I N U S	P L A T A N U S	P T E R O C A R Y A	A C A C I A	F A G U S	C E R C S	A E S C U L U S	C A T A L P A	S O P H O R A	B R O U S S O N E T I A	B E T U L A	S A L I X	A C E R	G I N G K O	T I L I A	P O P U L U S	P A U L O W N I A	Q U E R C U S	F R A X I N U S	Nombre des genres d'arbres où l'espèce a été observée
nombre d'arbres étudiés	1	2	11	1	3	25	4	7	1	8	20	2	10	15	13	12	76	17	10	7	1	12	77	135	91	77		
<i>Pleurococcus viridis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	26
<i>Lecanora conizaeoides</i>		1																										22
<i>Pleurococcus chlorolobus</i>																					1	1	1	1	1	1	1	20
<i>Lecanora chlorota</i>																					1	1	1	1	1	1	1	16
<i>Physcia tenella</i>																					1	1	1	1	1	1	1	16
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	15
<i>Lecanora muralis</i>																					1	1	1	1	1	1	1	14
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	13
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																					1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Physcia adscendens</i>																												

Influence du type de milieu

La richesse spécifique varie beaucoup d'un milieu à l'autre (fig. 20). Le milieu *b* (arbres des pelouses) est le plus favorable, suivi de près par les milieux *d* (arbres des clairières) et *c* (arbres des allées). Ces trois milieux ont en commun d'être relativement éloignés des bâtiments et de la circulation automobile; les deux premiers se caractérisent par la présence d'herbe au pied des arbres ce qui entretient une atmosphère humide, plus marquée dans le milieu *b* du fait des arrosages. Le milieu *a* (arbres des rues) est le plus pauvre si on exclut le relevé effectué en bordure de l'avenue de l'hippodrome de Vincennes, dans une zone non bâtie et rappelant le milieu *c*. Ceci confirme l'effet négatif de la réverbération des murs d'immeubles sur le développement des lichens déjà signalé par Déruelle et Garcia-Schaeffer (1983). Le milieu *e* (arbres sous-bois) est également très pauvre, ce qui peut être à première vue surprenant. L'absence de lumière semble être là le facteur déterminant.

La figure 20 permet de préciser les préférences des différentes espèces pour chacun des cinq milieux. Si on ne tient pas compte du relevé, de l'avenue de l'hippodrome (bois de Vincennes) plus proche de celui du milieu *c* que du milieu *a*, on voit que: a) seuls *Pleurococcus viridis* (sous ses deux formes) et *Lecanora conizaeoides* sont présents dans tous les milieux, b) deux espèces sont présentes dans 4 milieux, *Lecanora dispersa*, espèce saxicole, est absente du milieu *e* tandis que *Lepraria incana* manque dans le milieu *a*, c) quand les espèces manquent dans deux milieux, il s'agit toujours des milieux *a* et *e*, d) quand elles sont présentes dans deux milieux, il s'agit indifféremment des milieux *b*, *c* ou *d*, e) enfin, si on ne les trouve que dans un milieu, il s'agit, pour six espèces du milieu *b*, *Buellia punctata* et *Physcia stellaris* n'ayant été trouvés que dans le milieu forestier ouvert (milieu *d*) et *Parmelia revoluta*, dans le milieu *c*.

	a	b	c	d	e	NB
<i>Pleurococcus viridis</i>	1	1	1	1	1	5
<i>Pleurococcus viridis</i> + champignon	1	1	1	1	1	5
<i>Lecanora conizaeoides</i>	1	1	1	1	1	5
<i>Lecanora cf. dispersa</i>	1	1	1	1	0	4
<i>Lepraria cf. incana</i>	0	1	1	1	1	4
<i>Physcia tenella</i>	(1)	1	1	1	0	4(3)
<i>Phaeophyscia orbicularis</i>	(1)	1	1	1	0	4(3)
<i>Xanthoria parietina</i>	(1)	1	1	1	0	4(3)
<i>Candelariella vitellina</i>	(1)	1	1	1	0	4(3)
<i>Physcia adscendens</i>	0	1	1	1	0	3
<i>Parmelia subrudecta</i>	0	1	1	1	0	3
<i>Evernia prunastri</i>	0	1	1	1	0	3
<i>Parmelia sulcata</i>	0	1	1	1	0	3
<i>Hypogymnia physodes</i>	0	1	1	1	0	3
<i>Xanthoria candelaria</i>	0	1	1	0	0	2
<i>Lecanora muralis</i>	0	1	0	1	0	2
<i>Parmelia subaurifera</i>	0	0	1	1	0	2
<i>Cladonia</i>	0	0	0	1	1	2
<i>Physconia grisea</i>	0	1	0	0	0	1
<i>Candelariella reflexa</i>	0	1	0	0	0	1
<i>Pertusaria amara</i>	0	1	0	0	0	1
<i>Xanthoria par. var. calcicola</i>	0	1	0	0	0	1
<i>Opegrapha rufescens</i>	0	1	0	0	0	1
<i>Diploicia canescens</i>	0	1	0	0	0	1
<i>Parmelia revoluta</i>	0	0	1	0	0	1
<i>Buellia punctata</i>	0	0	0	1	0	1
<i>Physcia stellaris</i>	0	0	0	1	0	1
Total des espèces présentes	8(4)	22	17	19	5	

a: milieu a, arbres des rues; b: milieu b, arbres sur pelouses des parcs et jardins; c: milieu c, arbres des allées des parcs et jardins; d: clairières et espaces ouverts dans les bois; e: sous-bois; NB: nombre de milieux où l'espèce est présente.

A noter que le nombre de 8 espèces pour le milieu *a* est atteint du fait d'un relevé exceptionnel en bordure de l'hippodrome de Vincennes. En l'absence de ce relevé seulement 4 espèces auraient été observées sur les arbres d'alignement.

Figure 20 - Présence comparée des épiphytes dans les différents milieux.

La figure 21, celle des fréquences⁸ des espèces dans les différents milieux, permet d'affiner ces observations. Ainsi, la fréquence des deux espèces présentes dans les cinq milieux est malgré tout plus faible dans le milieu *a* que dans les autres. Pour les autres espèces avec une fréquence moyenne supérieure à 0,25, celle-ci est plus élevée dans le milieu *b*, sauf pour *Lepraria incana* dont la fréquence est plus forte dans le milieu *e* ce qui conforte le fait que le milieu *b* est plus favorable que les autres à l'installation des épiphytes. Il n'est pas possible de tirer des conclusions quand la fréquence moyenne est inférieure à 0,25, les faibles différences observées n'étant pas significatives compte tenu du petit nombre des autres observations pour ces espèces. Elles peuvent tout au plus indiquer une tendance, par exemple le caractère plus favorable du milieu *b*.

⁸ Fréquence : rapport entre le nombre de mailles où l'espèce est présente dans un milieu donné et le nombre de mailles où ce milieu a été étudié.

Influence de la localisation dans Paris

REPARTITION GEOGRAPHIQUE DES ESPECES DANS PARIS

Le nombre de mailles où une espèce est présente variant d'un lichen à l'autre (fig. 15), il en découle une grande variabilité de la répartition spatiale. De plus, lorsque des espèces occupent le même nombre de mailles, ce peut être des mailles différentes (fig. 22, 23 et 24). Des cartes de répartition ont été dressées pour chaque espèce (Letrouit *et al.*, 1994) dont seulement quelques unes sont présentées ici.

Espèces (tri sur la moyenne)	Milieux					moy	EC/T
	a	b	c	d	e		
<i>Pleurococcus viridis</i>	0,83	1	1	1	1	0,97	0,08
<i>Pleurococcus viridis</i> + champ.	0,74	0,95	0,9	0,8	1	0,88	0,11
<i>Lecanora conizaeoides</i>	0,65	0,82	0,8	1	0,83	0,82	0,12
<i>Lepraria cf. incana</i>	0	0,32	0,25	0,8	1	0,47	0,41
<i>Lecanora cf. dispersa</i>	0,09	0,86	0,75	0,6	0	0,46	0,39
<i>Physcia tenella</i>	0,04	0,77	0,55	0,8	0	0,43	0,39
<i>Physcia adscendens</i>	0	0,59	0,4	0,4	0	0,28	0,27
<i>Xanthoria parietina</i>	0,04	0,68	0,2	0,4	0	0,27	0,28
<i>Phaeophyscia orbicularis</i>	0,04	0,73	0,25	0,2	0	0,24	0,29
<i>Parmelia subrudecta</i>	0,04	0,09	0,05	0,4	0	0,12	0,16
<i>Candelariella vitellina</i>	0,04	0,23	0,05	0,2	0	0,1	0,1
<i>Parmelia sulcata</i>	0	0,05	0,05	0,4	0	0,1	0,17
<i>Physcia stellaris</i>	0	0	0	0,4	0	0,08	0,18
<i>Evernia prunastri</i>	0	0,09	0,1	0,2	0	0,08	0,08
<i>Cladonia</i>	0	0	0	0,2	0,17	0,07	0,1
<i>Hypogymnia physodes</i>	0	0,05	0,1	0,2	0	0,07	0,08
<i>Lecanora muralis</i>	0	0,09	0	0,2	0	0,06	0,09
<i>Parmelia subaurifera</i>	0	0	0,05	0,2	0	0,05	0,09
<i>Physconia grisea</i>	0	0,23	0	0	0	0,05	0,1
<i>Buellia punctata</i>	0	0	0	0,2	0	0,04	0,09
<i>Xanthoria candelaria</i>	0	0,05	0,05	0	0	0,02	0,03
<i>Candelariella reflexa</i>	0	0,09	0	0	0	0,02	0,04
<i>Pertusaria amara</i>	0	0,09	0	0	0	0,02	0,04
<i>Parmelia revoluta</i>	0	0	0,05	0	0	0,01	0,02
<i>Xanth. par. var. calcicola</i>	0	0,05	0	0	0	0,01	0,02
<i>Opegrapha sp.</i>	0	0,05	0	0	0	0,01	0,02
<i>Diploicia canescens</i>	0	0,05	0	0	0	0,01	0,02

a, arbres d'alignements; b, arbres des pelouses de squares, jardins ou parcs; c, arbres des allées de squares, jardins ou parcs; d, arbres des espaces découverts des bois; e, arbres des sous-bois. MOY: fréquence moyenne. E/T: écart-type. Fréquence : rapport entre le nombre de mailles où l'espèce est présente dans un milieu donné et le nombre de mailles où ce milieu a été étudié.

Figure 21 - Fréquences des espèces dans les milieux étudiés.

On peut distinguer quelques types principaux de répartition.

- *Pleurococcus viridis* (sous ses deux formes) et *Lecanora conizaeoides* sont présents partout (fig. 23).
- *Lecanora dispersa* et *Physcia tenella* (fig. 23) sont aussi répartis à peu près également dans Paris, sauf que ces espèces manquent dans les mailles forestières C2, D2 et B11, ce qu'expliquent leurs préférences, pour les poussières calcaires en ce qui concerne *Lecanora dispersa*, pour les milieux enrichis en azote en ce qui concerne *Physcia tenella*. En outre, cette espèce fait défaut dans quelques mailles au centre et au Nord de Paris, probablement à cause d'une moindre tolérance à la pollution et à l'atmosphère urbaine.
- Trois autres espèces, également relativement communes dans Paris, *Physcia adscendens*, *Xanthoria parietina* (fig. 23) et *Phaeophyscia orbicularis* (fig. 24) ont en commun une forte représentation au Sud de la Seine, à l'Est et à l'Ouest (bois) alors qu'elles manquent dans les mailles les plus septentrionales et dans de nombreuses autres mailles au Nord de la Seine. Chacune, toutefois, a ses particularités. *Xanthoria parietina* est absent des mailles les plus forestières, C2, D2 et B11. *Physcia adscendens* est bien représenté dans le bois de Boulogne (jardin de Bagatelle) et dans les mailles allant du S-E (au Sud de la Seine) à l'Est (au Nord de la Seine). La répartition annulaire de *Phaeophyscia orbicularis* est originale.
- Parmi les espèces communes, *Lepraria incana* (fig. 24) a une répartition particulière, étant présent dans les mailles forestières et dans celles des grands parcs de l'Est parisien, alors qu'il manque à l'Ouest de la partie urbaine, y compris dans le parc Monceau. Il est possible que certaines espèces plus rarement rencontrées se rattachent à ce type de distribution comme, par exemple, *Cladonia coniocraea*, présent dans les bois de Vincennes et de Boulogne et dans le cimetière du Père Lachaise.

En ce qui concerne les autres espèces, moins fréquentes, certaines sont présentes uniquement au Sud de la Seine et dans les bois de Boulogne et de Vincennes. C'est le cas de *Parmelia subrudecta* (zone 4 de l'échelle de Hawksworth et Rose et

F de l'échelle de Van Haluwyn et Lerond) et de *Parmelia sulcata* (zone 4 de l'échelle de Hawksworth et Rose et zone E de l'échelle de Van Haluwyn et Lerond) (fig. 24) ainsi que de *Physconia grisea* (zone 5 de l'échelle de Hawksworth et Rose et zone F de l'échelle de Van Haluwyn et Lerond), observés six fois, dans le bois de Boulogne, le bois de Vincennes et l'un ou l'autre des grands espaces verts du S de Paris.

Numéro Maille	B	A	E	C	C	C	E	E	D	B	C	D	A	B	A	B	B	D	D	B	C	C	A	B	D	C	C	A	B	B	D	t						
	2	7	7	3	4	7	5	6	6	3	9	5	5	4	6	1	1	4	8	3	8	6	1	6	5	9	7	2	8	1	5	7	2	t				
Pleurococcus + champignon	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	33				
Pleurococcus viridis		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	32				
Lecanora comizaeoides		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	30				
Lecanora dispersa				1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	26				
Physcia tenella								1	1			1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	23				
Physcia adscendens										1		1		1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	19				
Xanthoria par. ssp. parietina					1					1		1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	18				
Phaeophyscia orbicularis										1		1					1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	18				
Lepraria incana											1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	15				
Parmelia subrudecta															1	1										1	1	1	1	1	1	1	1	1	6			
Physconia grisea															1			1								1	1	1	1	1	1	1	1	1	6			
Hypogymnia physodes																						1			1	1								6				
Parmelia sulcata														1									1											5				
Candelariella vitellina																																			5			
Xanthoria candelaria											1						1									1									5			
Evernia prunastri																																			4			
Lecanora muralis																																			3			
Candelaria concolor																																			3			
Cladonia sp.															1																				3			
Candelariella aurella																																			3			
Buellia punctata																1																			2			
Lecanora chlorotera																																			2			
Parmelia subaurifera																																			2			
Physcia stellaris																1																			2			
Diploicia canescens																																			2			
Pertusaria amara																																			1			
Pertusaria albescens																																			1			
Parmelia revoluta																																			1			
Xanthoria par. ssp. calcicola																																			1			
Normandina pulchella																																			1			
Opegrapha vermicellifera																																			1			
Opegrapha rufescens																																			1			
Caloplaca citrina																																			1			
Nombre d'espèces / maille	1	3	3	4	4	4	4	4	4	5	6	6	6	7	7	8	8	9	9	9	9	9	9	9	9	10	10	10	11	11	11	11	12	13	16	16	16	16

Figure 22 - Présence des espèces dans les mailles.

La distribution de quelques espèces plus rares peut en être rapprochée. *Xanthoria candelaria* est présent au S de la Seine et à Bagatelle. *Parmelia subaurifera*, *Candelariella aurella* et *Evernia prunastri*, la seule espèce fruticuleuse trouvée dans Paris (fig. 24), ont été observés dans deux mailles au S de la Seine et dans le bois de Vincennes. *Physcia stellaris* n'a été vu que dans le bois de Vincennes et *Lecanora chlorotera*, dans le parc Montsouris.

La plupart des espèces qui n'ont été observées qu'une fois ont presque toujours été vues à Bagatelle (C2, D2, D3), plus rarement dans le bois de Vincennes (A10, A11) ou dans les parcs du S de Paris (Montsouris, Luxembourg, jardin des Plantes, square de Choisy). La seule exception est *Caloplaca citrina*, observé dans le cimetière du Père Lachaise.

Outre cette espèce, quelques autres, plutôt nitrophiles (*Candelaria concolor*, *Candelariella vitellina*, *Candelariella reflexa*) ou normalement saxicoles (*Lecanora muralis*), sont présentes dans Paris, au N comme au S de la Seine. Elles manquent dans les bois.

Hypogymnia physodes, espèce acidophile, a une distribution originale: il manque totalement à l'O et est présent dans Paris au S et au N de la Seine (B8) (fig. 24).

Variation du nombre des espèces dans les mailles

De ces différences dans la localisation des espèces résulte une variation du nombre des épiphytes corticoles d'une maille à l'autre, qui va de 1 à 16 espèces (fig. 22). Leur report sur une carte permet quelques remarques (fig. 25).

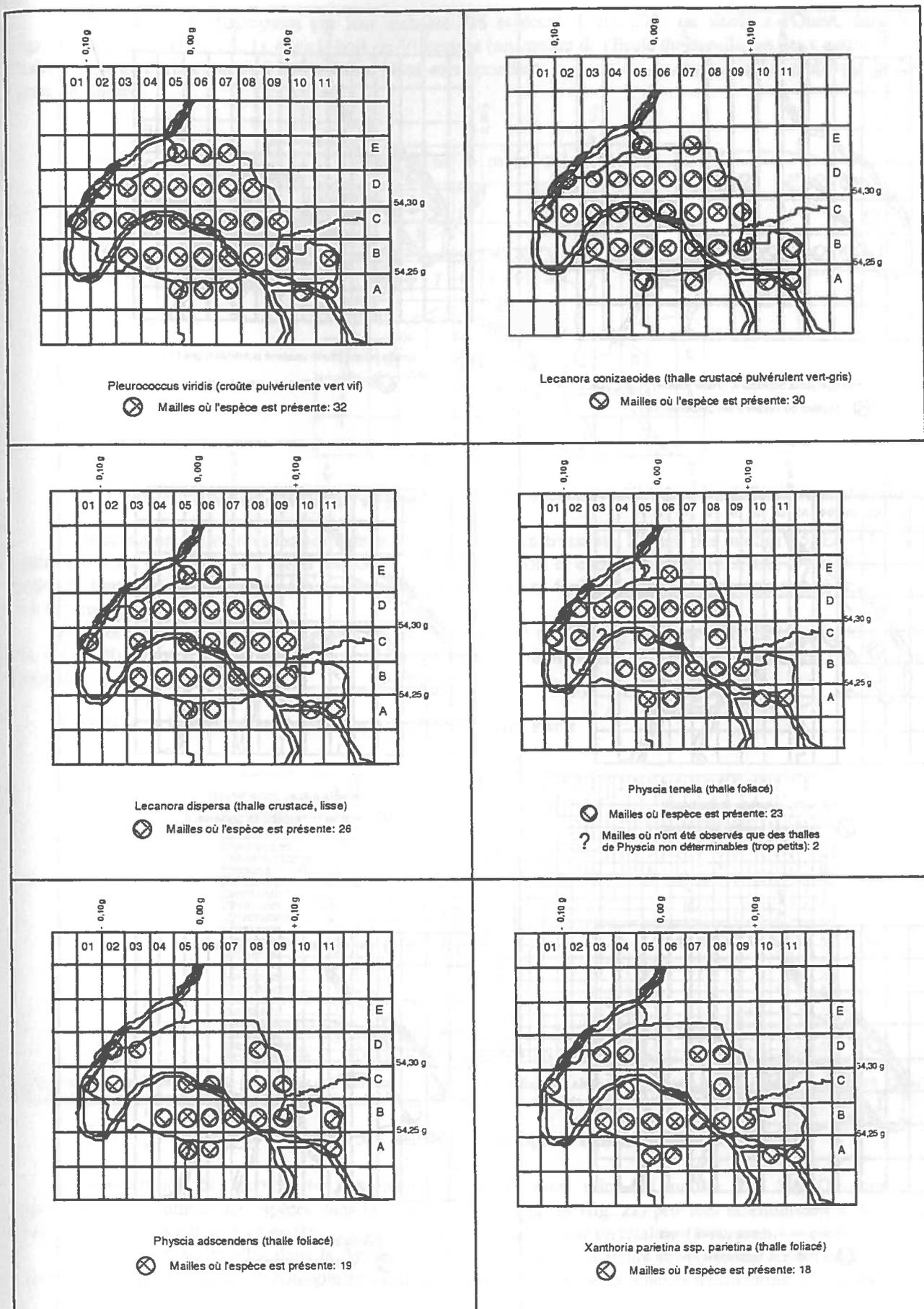


Fig. 23 - Cartes de répartition de quelques lichens dans Paris

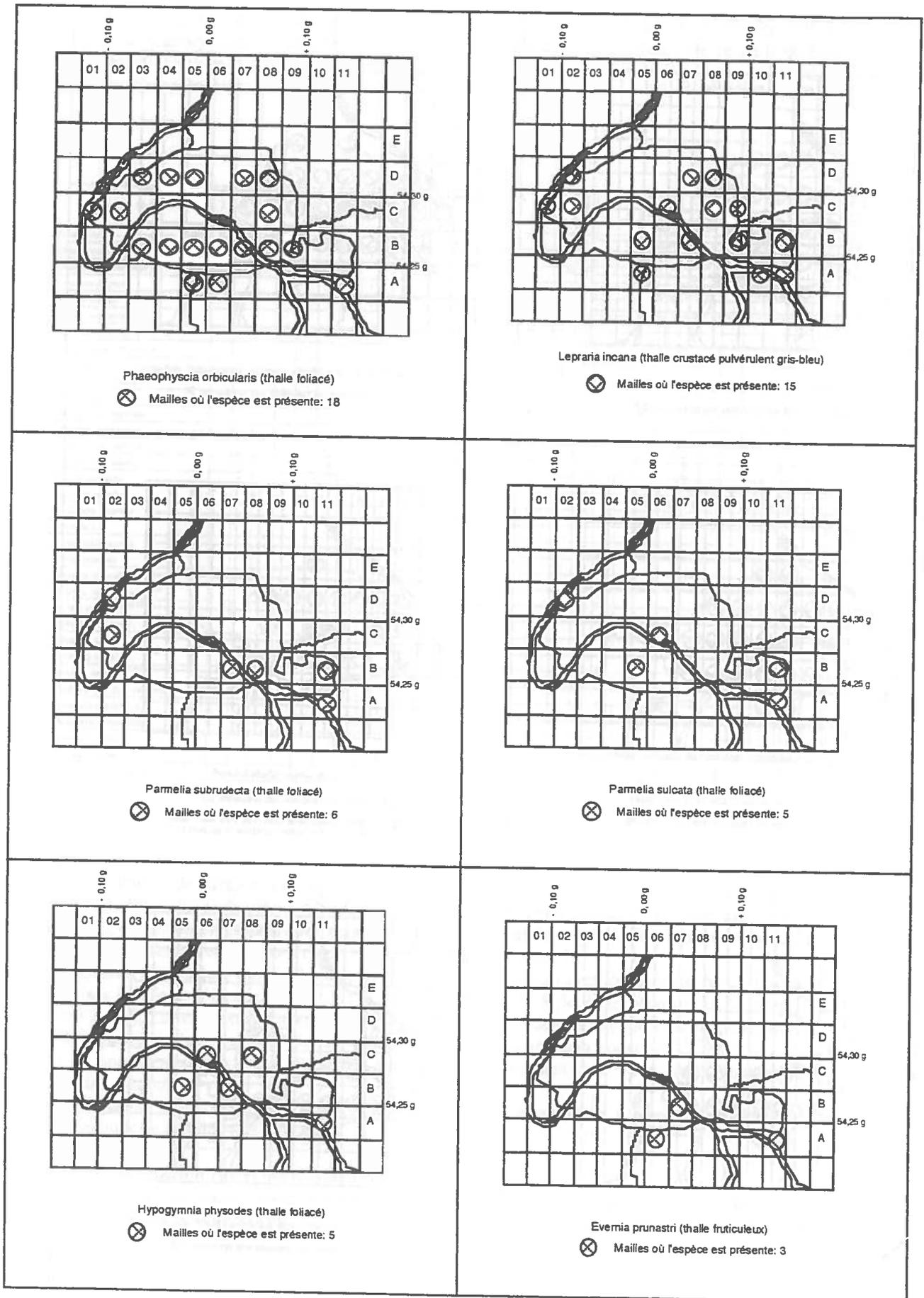


Fig. 24 - Cartes de répartition de quelques lichens dans Paris (suite)

Quatre mailles se distinguent par leur richesse (16 espèces). L'une (D2) est située à l'Ouest, dans le jardin de Bagatelle, une autre à l'Est (A11), dans le bois de Vincennes (arboretum de l'Ecole du Breuil), les deux autres (B5 et B7) sont situées à l'Est de Paris et au Sud de la Seine. Elles correspondent, la première au jardin du Luxembourg, la deuxième au square de Choisy.

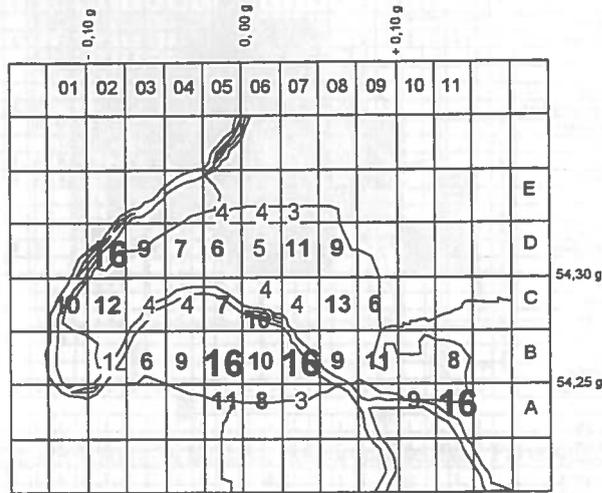


Figure 25 - Nombre d'espèces lichéniques (plus *Pleurococcus viridis*) dans les différentes mailles étudiées.

La localisation des mailles les plus pauvres est également intéressante. Il s'agit des mailles E5, E6 et E7 au Nord, des mailles D6 et C6 dans l'axe N/S (celui du boulevard de Sébastopol) et enfin des mailles B2, C3, D7 et de la partie N de la maille D6, toutes situées sur la rive droite. La maille A6 est située au Sud de la Seine: sa pauvreté tient à ce que seul le milieu a y a été étudié.

Pour les autres mailles, les plus riches (de 10 à 13 espèces) sont situées à l'Ouest (C1, C2), au S (B6 et C6) et à l'Est (B9, C8 et D8). On y trouve de grands espaces verts: Bagatelle, Montsouris, Luxembourg, Vincennes, Père Lachaise, Buttes Chaumont.

Variation de la végétation lichénique poléosensible dans Paris

	Maille	B2	A7	E3	C7	E6	E4	C4	D3	B3	D2	C2	A1	B1	D1	B1	B1	B1	A1	C1	C1	B1	C1	B1	D1	D1	
<i>Pleurococcus viridis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	33
<i>Lecanora cortezoides</i>	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	30
<i>Physcia tenella</i>	4					1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	23
<i>Physcia adscendens</i>	4							1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	19
<i>Xanthoria par. ssp. panetieri</i>	3					1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	18
<i>Phaeophyscia orbiculata</i>	5							1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	16
<i>Leprore incana</i>	2									1	1				1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	16
<i>Parmelia subrudecta</i>	4													1													8
<i>Physcia grisea</i>	5																			1	1	1	1	1	1	1	8
<i>Hypocyrtia physodes</i>	3																				1	1	1	1	1	1	8
<i>Parmelia sulcata</i>	3													1													8
<i>Xanthoria candelaria</i>	*5										1																4
<i>Evernia prunastri</i>	4													1													3
<i>Buellia punctata</i>	2																										2
<i>Lecanora chlorotera</i>	4																										2
<i>Parmelia subaurifera</i>	*5																				1						2
<i>Diplazia canescens</i>	2																										1
<i>Pertusaria emera</i>	5																										1
<i>Pertusaria obescens</i>	5																										1
<i>Parmelia revoluta</i>	6																										1
<i>Normandina pulchella</i>	*7																										1
Nombre d'espèces / maille		1	2	2	2	2	2	2	2	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	13

Dans ce tableau, les deux formes de peuplement de *Pleurococcus viridis* sont confondues alors qu'elles étaient distinguées dans la figure 29. "Zone" correspond aux zones de l'échelle de Déruelle (1983). Les chiffres précédés d'un astérisque ont été attribués par comparaison avec d'autres échelles.

Figure 26 - Répartition des espèces indicatrices dans Paris.

LA REPARTITION DES ESPECES POLEOSENSIBLES varie elle aussi selon les mailles (fig. 26). On constate ainsi que l'augmentation du nombre des espèces dans les mailles les plus riches (fig. 22) provient essentiellement du développement d'espèces indicatrices qui sont 11 en B5, 12 en A11 et 13 en B7 et D2, sur un total de 15 espèces.

Le rangement des mailles dans la figure 26 diffère de celui de la figure 22 où toutes les espèces sont comptées, y compris des lichens nitrophiles et coniophiles, communs, non utilisés dans les échelles d'estimation de la pollution.

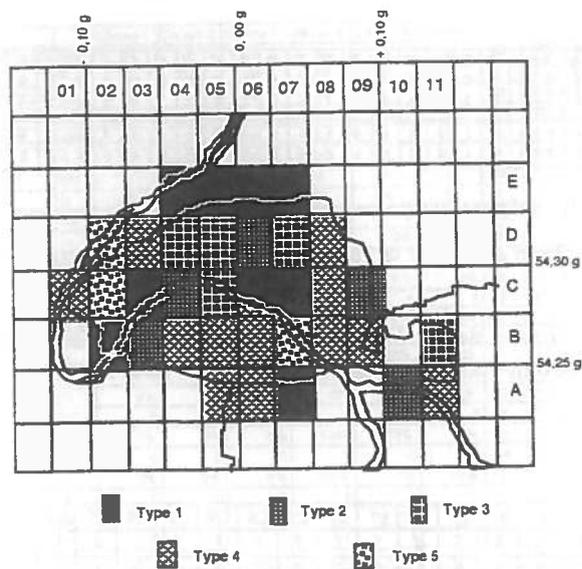
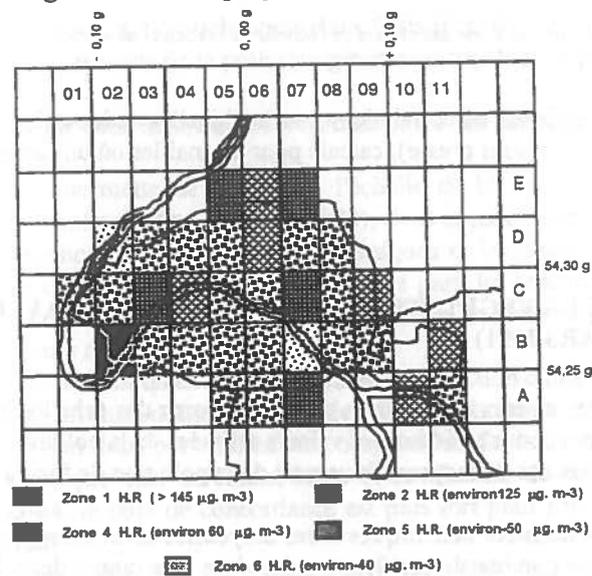


Figure 29 - Carte de la végétation lichénique poléosensible dans Paris selon Fredon *et al.* (1993).



Les zones se réfèrent à l'échelle de Hawksworth et Rose (1970), modifiée par Déruelle (1983).

Figure 30 - Carte de la végétation lichénique poléosensible dans Paris, basée sur l'espèce la plus sensible présente dans une maille (Delvalle et Letrouit-Galinou, sous presse).

SELON DELVALLE (1994)

L'attribution d'une maille à la zone de l'échelle de Déruelle (1983) dont l'espèce la plus sensible présente dans la maille est caractéristique (fig. 28) conduit à des résultats notablement différents, visualisés sur la carte de la figure 30.

- Paris apparaît cette fois moyennement ou même faiblement pollué: une seule maille est classée en type 1, 5 classées en type 2, aucune en type 3 et 6 en type 4, soit 12 mailles pour les types de très fortement à moyennement pollués au lieu des 31 mailles de la carte de Fredon *et al.* Les mailles classées en type 5 sont les plus nombreuses: 19, au lieu de 3 dans l'autre méthode et deux mailles sont classées en type 6 air pur.

- La variabilité de la végétation lichénique poléosensible est aussi forte que précédemment puisque l'écart des types couvre 5 zones, mais cette fois de la zone 2 à la zone 6.

DEGRE DE CORRELATION ENTRE LES ECHELLES DE FREDON ET AL. (1993) ET DELVALLE (1994)

Bien que les cartes obtenues apparaissent très différentes l'une de l'autre, le coefficient de corrélation entre les deux échelles est élevé en particulier si on tient compte de l'ensemble des mailles étudiées. Il est un peu plus faible si on ne compare que les mailles où un capteur a fonctionné même temporairement entre 1979 et 1990 (fig. 31 et 32). En fait cela est en accord avec le fait que dans les deux types de cartes, ce sont les mêmes mailles qui apparaissent les plus polluées. Ces mailles sont aussi celles qui sont les plus pauvres en espèces (fig. 22).

	A	A	A	A	B	B	B	B	B	B	B	B	C	C	C	C	C	C	C	D	D	D	D	D	D	E	E	E					
	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
	5	6	7	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	2	3	4	5	6	7	8	9	2	3	4	5	6	7					
FR	4	4	1	3	5	1	3	4	5	4	5	4	4	3	4	4	1	2	3	4	1	4	2	5	4	3	3	2	3	4	1	1	1
DLV	5	5	2	4	5	1	5	5	5	5	6	5	5	4	5	5	2	4	5	5	2	5	4	6	5	5	5	4	5	5	2	4	2

Coefficient de corrélation: 0,88

FR: attribution des mailles à une des classes de l'échelle de Fredon *et al.* (1993); DLV: attribution des mailles à une des classes de l'échelle de Delvalle et Letrouit-Galinou (sous presse).

Figure 31 - Coefficient de corrélation entre les échelles de bioestimation de Fredon *et al.* et de Delvalle et Letrouit-Galinou (sous presse), calculé pour l'ensemble des mailles parisiennes.

ma	A5	B4	B5	B6	B7	B9	C3	C6	C7	C8	C9	D3	D4	D5	D6	D7	D8	E5	E6	E7
FR	4	4	5	4	5	5	3	1	1	5	2	4	3	3	3	4	2	1	1	1
DLV	5	5	5	5	5	5	2	5	2	5	4	5	5	5	4	5	5	2	4	2

Coefficient de corrélation Fredon/Delvalle: 0,63

ma: n° des mailles; FR: attribution des mailles à une des classes de l'échelle de Fredon *et al.* (1993); DLV: attribution des mailles à une des classes de l'échelle de Delvalle et Letrouit-Galinou (sous presse).

Figure 32 - Coefficient de corrélation entre les échelles de bioestimation de Fredon *et al.* et de Delvalle et Letrouit-Galinou (sous presse), calculé pour les mailles où un capteur a fonctionné entre 1979 et 1990.

COMPARAISON DE LA VEGETATION LICHENIQUE EN 1991 AVEC LES DONNEES DES CAPTEURS (OCTOBRE 1979-MARS 1991)

Une question se pose: les valeurs de pollution estimées à partir des échelles lichéniques de Fredon *et al.* d'une part et de Delvalle d'autre part, qui prennent pour référence les valeurs estimées de la pollution de l'air des anciennes échelles lichéniques, sont-elles en accord avec les mesures de moyenne hivernale de la pollution de fond acide globale du réseau AIRPARIF ?

Comparaison entre les données lichéniques et les moyennes hivernales de SO₂ issues des mesures des capteurs

La figure 33 compare le nombre de mailles rangées dans une classe de pollution (valeurs absolues et pourcentages) selon que l'on prend pour base l'échelle indicative de Delvalle (1994), de Fredon *et al.* (1993) ou les données des capteurs (de 1979 à 1991) pour les mailles où on dispose de l'ensemble de ces données. Ce tableau comme les cartes de la figure 34 montre que l'échelle de Fredon révèle une plus grande variabilité de la qualité de l'air dans Paris (5 classes différentes) que les capteurs (quelle que soit l'année) ou que l'échelle de Fredon ce qui a été montré plus haut. On constate aussi qu'avec 4 mailles classées en type 1, l'échelle de Fredon indique une moins bonne qualité de l'air que les capteurs, y compris en 1979. On notera que cette année là, le plus grand nombre de données se rangent pour les capteurs en classe 2, alors que pour Fredon les classes de moindre pollution, 3, 4, 5 sont à égalité. La différence entre les données des capteurs et cette échelle est plus forte encore pour les années suivantes. Ainsi donc l'estimation de la qualité de l'air à Paris, à l'aide de l'échelle lichénique de Fredon, calée sur l'échelle de Déruelle (1993) donne des indications qui ne coïncident pas avec les données actuelles ou récentes des capteurs. Les résultats obtenus avec l'échelle de Delvalle s'en approchent davantage avec une ressemblance particulièrement proche avec l'année 1985-1986 (dominance des mailles rangées en classes 3 et 4). Cette évaluation de la qualité de l'air dans les différentes mailles reste plus sévère que celles données par les capteurs qui, depuis 1986-1987, rangent les 3/4 des mailles en classe 6 ce qui, selon l'échelle de Delvalle, n'est le cas d'aucune maille parmi celles où il y a des capteurs. La comparaison des cartes des données des capteurs pour les hivers 79-80, 86-87, 90-91 (fig. 34) et celles basées sur les échelles lichéniques (fig. 29 et 30) confortent ces observations.

		Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4	Classe 5	Classe 6		
DELVALLE	NB	0	4	0	3	13	0	20	TTL M
	%	0	0,2	0	0,15	0,65	0	3	TTL C
FREDON	NB	5	2	4	5	4	0	20	TTL M
	%	25%	10%	20%	25%	20%	0%	5	TTL C
79/80	NB	1	13	0	0	0	0	14	TTL M
	%	7%	83%	0%	0%	0%	0%	2	TTL C
80/81	NB	0	11	3	0	0	0	14	TTL M
	%	0%	79%	21%	0%	0%	0%	2	TTL C
81/82	NB	0	4	9	0	0	0	13	TTL M
	%	0%	29%	64%	0%	0%	0%	2	TTL C
82/83	NB	0	1	11	1	0	0	13	TTL M
	%	0%	8%	85%	8%	0%	0%	3	TTL C
84/85	NB	0	0	4	0	1	2	7	TTL M
	%	0%	0%	57%	0%	14%	29%	3	TTL C
85/86	NB	0	0	0	5	2	1	8	TTL M
	%	0%	0%	0%	63%	25%	13%	3	TTL C
86/87	NB	0	0	2	0	1	8	11	TTL M
	%	0%	0%	18%	0%	9%	73%	3	TTL C
87/88	NB	0	0	0	1	1	6	8	TTL M
	%	0%	0%	0%	13%	13%	75%	3	TTL C
88/89	NB	0	0	0	3	0	11	14	TTL M
	%	0%	0%	0%	21%	0%	79%	2	TTL C
89/90	NB	0	0	0	1	1	12	14	TTL M
	%	0%	0%	0%	7%	7%	86%	3	TTL C
90/91	NB	0	0	1	1	1	7	10	TTL M
	%	0%	0%	10%	10%	10%	70%	4	TTL C

NB: nombre de mailles appartenant à la classe considérée. TTLM: total des mailles étudiées. TTLC: total des classes présentes.

Figure 33 - Variabilité comparée de la végétation lichénique dans Paris (échelles de Fredon *et al.*, 1993 et de Delvalle 1994) et des taux mesurés de la pollution globale, entre 1979 et 1991.

Calcul du taux de concordance et du coefficient de corrélation entre les échelles lichéniques et les données des capteurs année par année

Bien que la comparaison des cartes permette de considérer l'échelle de bioestimation de Delvalle (1994) comme reflétant mieux les données des capteurs que celle de Fredon *et al.* (1993), il est apparu nécessaire de vérifier cette impression en calculant, d'une part le taux de concordance entre les données lichéniques et les données des capteurs (pourcentage du nombre de mailles pour lesquelles les deux indications concordent) et d'autre part, les coefficients de corrélation entre chaque échelle lichénique et les données des capteurs, ces coefficients ayant été calculés d'abord pour chaque année, ensuite par rapport à des moyennes établies pour plusieurs années (fig. 35).

On note tout d'abord que les capteurs ne sont qu'exceptionnellement en fonction d'une année sur l'autre de sorte que les taux de concordance et les coefficients de corrélation annuels entre les données lichéniques et les données des capteurs ne concernent jamais les mêmes mailles et ne sont donc pas strictement comparables. Seuls les capteurs des mailles C7 et C8 ont fonctionné régulièrement. On constate aussi que taux de concordance et coefficients de corrélation ne varient pas toujours dans le même sens (par exemple en 1983-84, le taux de concordance est plus fort pour Fredon que pour Delvalle, alors que c'est l'inverse pour les coefficients de corrélation).

LE TAUX DE CONCORDANCE, n'excède jamais 29% (en 1980-81 avec l'échelle de Delvalle). Entre octobre 1979 et avril 1984, le taux de concordance est plus élevé avec l'échelle de Delvalle qu'avec celle de Fredon (à l'exception de l'hiver 1982-83), alors que ce serait plutôt l'inverse après.

En ce qui concerne les COEFFICIENTS DE CORRELATION, ils sont ou très faibles (< 0,15) ou faibles (< 0,50) et il n'y a pas de différence significative de ce point de vue entre les données de Fredon *et al.* et celles de Delvalle (fig. 36). Cependant, il atteint pour l'hiver 1985-86, 0,76 entre les données des capteurs et les estimations lichéniques selon Fredon *et al.* et 0,53 entre ces mêmes données et les estimations de Delvalle. Il faut souligner l'irrégularité des variations des coefficients d'une année sur l'autre.

Calcul du coefficient de corrélation entre les échelles lichéniques et les moyennes hivernales calculées sur plusieurs années

Le coefficient de corrélation a également été calculé entre les données des deux échelles lichéniques et les données moyennes des capteurs pour les périodes hivernales allant d'octobre 1979 à mars 1991 (à l'exception de l'hiver 1983): le coefficient de corrélation est faible dans les deux cas, ~ 0,35, (fig. 37).

L'examen du tableau de la figure 35 montrant une certaine homogénéité des résultats à l'intérieur de deux périodes, respectivement avant et après 1985, les coefficients de corrélation entre données lichéniques et données des capteurs ont été calculés pour les valeurs moyennes de ces deux périodes. Les données de Fredon *et al.* (1993) n'apparaissent pas du tout corrélées avec les mesures des capteurs, tandis que les données de Delvalle le sont faiblement.

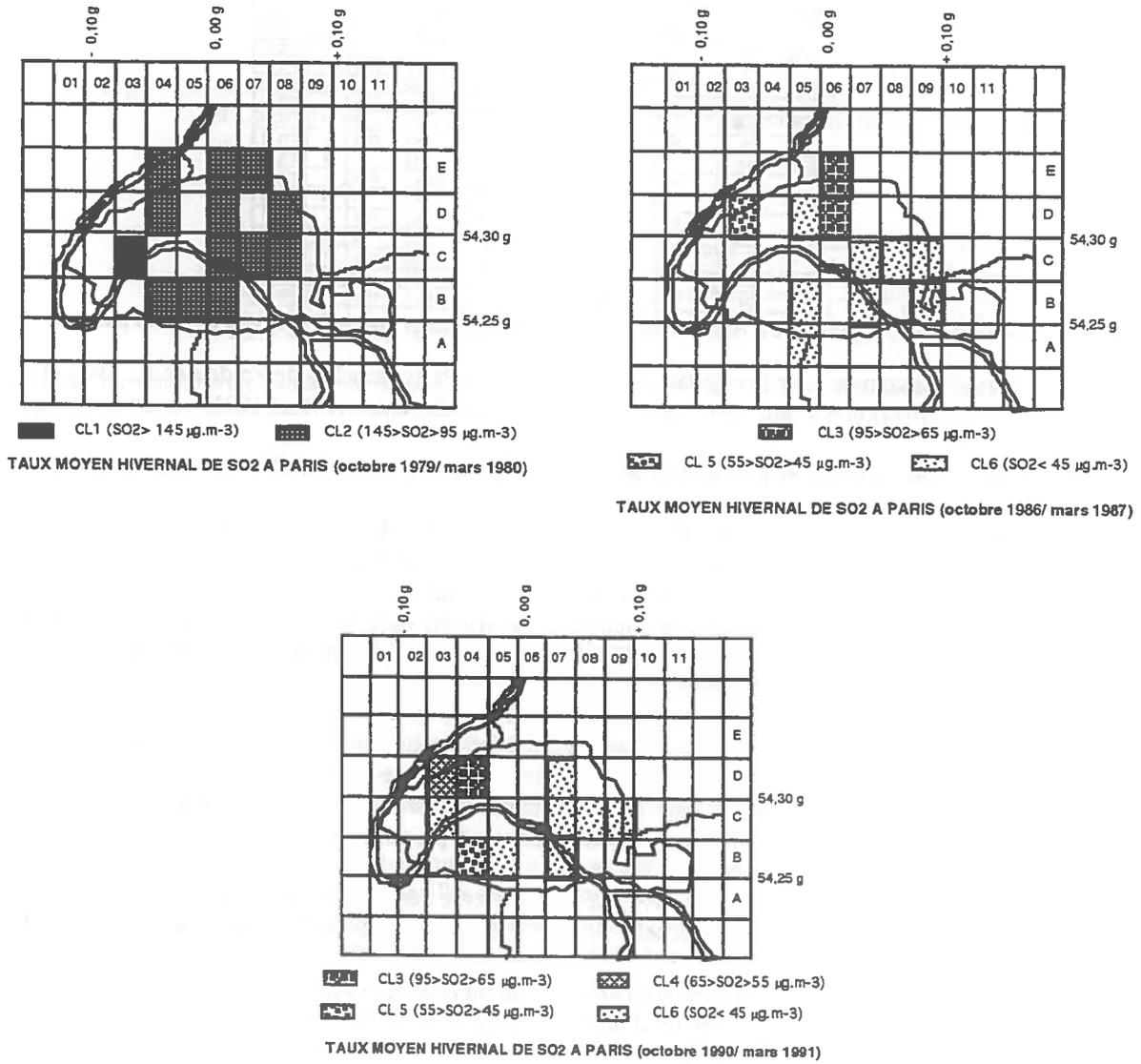


Figure 34 - Moyennes hivernales du taux atmosphérique de SO₂ dans les mailles où des capteurs ont fonctionné (hivers 1979-80, 86-87, 90-91).

	A5	B4	B5	B6	B7	B9	C3	C6	C7	C8	C9	D3	D4	D5	D6	D7	D8	E4	E6	E7	NM	concord	corrél.
79/80	2	2	2			2	1	2	2	2		2		2			2	2	2	2	14		
FR																	1				1	7%	0,03
DLV									1									1		1	3	21%	0,42
80/81		3	2	2		2	2	3	2	3			2		2		2	2	2	2	14		
FR																		1			1	7%	0,18
DLV							1	1										1		1	4	29%	0,39
81/82		3		3		3	2	3	3	3		2		2			3	3	2	3	13		
FR																					0	0%	0,05
DLV							1														1	8%	0,08
82/83		3		3		3	2	4	3	3		3	3		3		3	3	3		13		
FR												1		1							2	15%	0,26
DLV							1														1	8%	0,47
84/85			3		6				3	3		3		6		5					7		
FR																					0	0%	0,08
DLV																	1				1	14%	0,34
85/86	4		4			4			5	4	6	4					5				8		
FR	1											1									2	25%	0,76
DLV																					1	13%	0,53
86/87	6		6		6	6			6	6	6	5		6	3					3	11		
FR																	1				1	9%	0,43
DLV												1									1	9%	0,19
87/88	6		6		6				6	5		4				6				6	8		
FR									1	1											2	25%	0,28
DLV									1												1	13%	0,33
88/89	6	6	6		6		6		6	4	6	6	6	6	4	6				4	14		
FR																					0	0%	0,14
DLV																					2	14%	0,01
89/90	6	5	6		6		6	6	6	4	6	6	6	6	6					6	14		
FR											1										1	7%	0,19
DLV		1																			1	7%	0,24
90/91		5	6		6		6	6	6	4	3				6						10		
FR											1	1									2	20%	0,05
DLV		1																			1	10%	0,34

4 4 5 4 5 5 3 1 1 5 2 4 3 3 3 4 2 1 1 1 1

Rappel des zones définies à partir de la végétation lichénique observée en 1991 (Fredon *et al.*, 1992)

5 5 5 5 5 5 2 5 2 5 4 5 5 5 4 5 5 2 4 2

Rappel des zones définies à partir des espèces les plus sensibles (Delvalle et Letrouit-Galinou, sous presse)

Pour chaque groupe de trois lignes correspondant à un hiver (d'octobre à mars), la ligne du haut indique la classe de pollution d'après les données des capteurs, celle du milieu, les mailles en concordance de cette façon avec la classification de Fredon *et al.* et la ligne du bas, les mailles en concordance avec la classification de Delvalle et Letrouit-Galinou. La colonne NM indique pour chaque groupe de trois lignes, de haut en bas, le nombre de mailles pour lesquelles on dispose de données des capteurs, le nombre de mailles classées de la même façon par les capteurs et l'échelle de Fredon *et al.*, le nombre de mailles classées de la même façon par les capteurs et l'échelle de Delvalle et Letrouit-Galinou. Dans la colonne concordance, la concordance entre les données des capteurs et des échelles lichéniques est exprimée en %. Dans la colonne corrél. on trouve les coefficients de corrélation entre les données des capteurs et les données lichéniques.

Figure 35 - Concordance et coefficients de corrélation entre les moyennes hivernales d'acidité globale exprimées en mg de SO₂ par m³ d'air et les classes lichéniques de Fredon *et al.*, d'une part et de Delvalle, d'autre part.

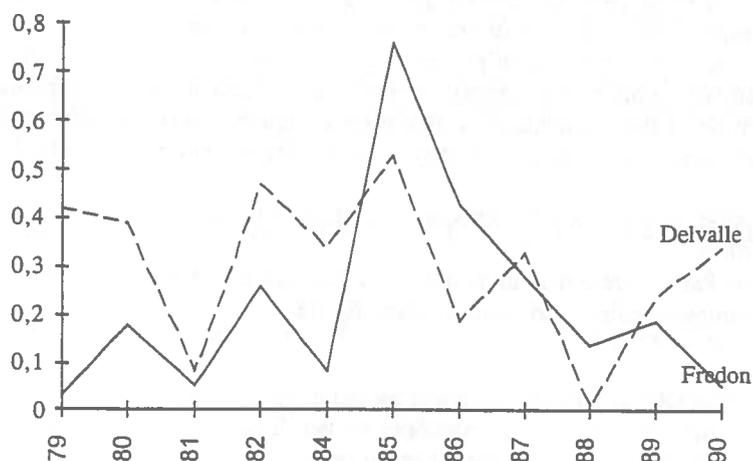


Fig. 36 - Evolution des coefficients de corrélation entre estimations lichéniques et données des capteurs (1979 - 1990).

ma	FR	DLV	m9/0	m9/2	m5/0	
A5	4	5	5,60		5,60	
B4	4	5	3,86	2,75	5,33	
B5	5	5	4,56	2,00	5,67	
B6	4	5	2,50	2,50		
B7	5	5	6,00		6,00	
B9	5	5	3,33	2,50	5,00	
C3	3	2	3,57	1,75	6,00	
C6	1	5	3,00	3,00		
C7	1	2	4,36	2,50	5,83	
C8	5	5	4,09	2,75	5,17	
C9	2	4	6,00		6,00	
D3	4	5	4,13	3,00	4,50	
D4	3	5	3,43	2,25	5,00	
D5	3	5	6,00		6,00	
D6	3	4	3,50	2,25	4,75	
D7	4	5	5,60		5,75	
D8	2	5	2,50	2,50		
E5	1	2	2,50	2,50		
E6	1	4	3,50	2,25	4,75	
E7	1	2	2,33	2,33		
			KRLFR	0,38	0,1	0,02
			KRLDL	0,31	0,42	0,28

ma: numéros des mailles; FR: classement de l'échelle de Fredon *et al.* (1993) ; DLV: classement de l'échelle de Delvalle et Letrouit-Galinou (sous presse) ; m9/0: valeurs moyennes des données des capteurs entre octobre 1979 et mars 1991; m9/2: valeurs moyennes des données des capteurs entre octobre 1979 et mars 1982; m5/0: valeurs moyennes des données des capteurs entre octobre 1985 et mars 1991; KRLFR: coefficient de corrélation avec l'échelle de Fredon *et al.* (1993); KRLDL: coefficient de corrélation avec l'échelle de Delvalle et Letrouit-Galinou (sous presse).

Figure 37 - Coefficients de corrélation entre les échelles de bioindication lichénique et les données des capteurs, regroupées sur plusieurs années.

DISCUSSION

REMARQUES SUR LA VEGETATION LICHENIQUE EPIPHYTE DE PARIS

31 espèces de lichens corticoles ont été identifiées dans Paris.

COMPARAISON AVEC LA SITUATION ANTERIEURE

Ce chiffre témoigne d'un enrichissement important par rapport à la situation décrite par Nylander en 1866 (18 espèces localisées en un seul site) et en 1896 (0 lichens), par Bouly de Lesdain en 1948 (1 espèce) et par Déruelle (1983), qui ne mentionne que deux espèces en 1981: *Lecanora conizaeoides* et *Lecanora dispersa*. Cet enrichissement (29 espèces) est considérable, même si on tient compte de la présence de trois espèces, observées et photographiées en 1988, *Hypogymnia physodes* (Buttes Chaumont et bois de Vincennes), *Parmelia subrudecta* et *Physcia adscendens* (Bagatelle).

L'enrichissement de la flore lichénique corticole est attribuable sans hésitation à la baisse importante de la pollution acide globale enregistrée depuis les années 1970 (fig. 1) et seul facteur environnemental à s'être sensiblement modifié pendant cette période.

COMPARAISON AVEC LA VEGETATION DES ARBRES ISOLEES EN ÎLE-DE-FRANCE

NOMBRE DE LICHENS

Les 31 lichens de Paris représentent un peu plus du tiers des 85 espèces dénombrées sur les arbres isolés (c-à-d du bord des routes, chemins, champs et prairies) en Ile-de-France (fig. 38).

Fruticuleux	Foliacés neutrophiles ou acidophiles	Foliacés nitrophiles	Crustacés non nitrophiles	Crustacés nitrophiles
%Paris/Idf= 14%	%Paris/Idf= 35%	%Paris/Idf= 53%	%Paris/Idf= 23%	%Paris/Idf= 58%
Anaptychia ciliaris Pseudevernia furfuracea Ramalina farinacea Ramalina fastigiata Ramalina fraxinea Usnea sp. <i>Evernia prunastri</i>	Cladonia coccifera Cladonia coniocraea Cladonia ramulosa Parmelia acetabulum Parmelia caperata Parmelia exasperata Parmelia perlati Parmelia quercina Parmelia saxatilis Parmelia sorodians Parmelia tiljacea Peltigera praetextata Platismatia glauca <i>Cladonia sp.</i> <i>Hypogymnia physodes</i> <i>Normandina pulchella</i> <i>Parmelia revoluta</i> <i>Parmelia subaurifera</i> <i>Parmelia subrudecta</i> <i>Parmelia sulcata</i>	Physcia alipolia Physcia caesia Physcia dubia Physcia semipinnata Physconia distorta Physconia peridiosa Xanthoria polycarpa <i>Phaeophyscia orbicularis</i> <i>Physcia adscendens</i> <i>Physcia stellaris</i> <i>Physcia tenella</i> <i>Physconia grisea</i> <i>Xanthoria candelaria</i> <i>X. parietina ssp. calcicola</i> <i>X. parietina ssp. parietina</i>	Bilimbia violacea Buellia alboatra Calicium sp. Chaenotheca ferruginea Chrysothrix candelaris Diploschistes scruposus Graphis scripta Hypoconomyce scalaris Lecanora atra Lecanora carpinea Lecanora distans Lecanora expallens Lecanora subfusca Lecidella elaeochroma Lepraria membranacea Opegrapha betulina Opegrapha viridis Pertusaria coccodes Pertusaria hemisphaerica Pertusaria pertusa Phlyctis argena Rimodina exigua Schismatomma decolorans <i>Lecanora chlorotera</i> <i>Lecanora conspicioides</i> <i>Lecanora dispersa</i> <i>Lepraria incana</i> <i>Opegrapha rufescens</i> <i>Opegrapha vermicellifera</i> <i>Pertusaria albescens</i> <i>Pertusaria amara</i>	Caloplaca cerina Caloplaca ferruginea Caloplaca luteoalba Caloplaca pyraea Candelariella reflexa <i>Caloplaca citrina</i> <i>Candelaria concolor</i> <i>Candelariella aurella</i> <i>Diplolcia canescens</i> <i>Lecanora dispersa</i> <i>Lecanora muralis</i>

En italique, lichens présents en Ile-de-France et à Paris. En romain, lichens franciliens, absents de Paris.

Figure 38 - Présence comparée des lichens épiphytes corticoles à Paris et en Ile-de-France

COMPARAISON DES SPECTRES MORPHOLOGIQUES

Si on compare pour chaque aire, le *pourcentage* du nombre d'espèces appartenant aux principaux types morphologiques, on constate (fig. 39A) une différence sensible pour les lichens fruticuleux, peu présents à Paris, un faible excès d'espèces foliacées dans Paris et peu de différences en ce qui concerne les espèces crustacées. Le petit nombre d'espèces à thalle pendant s'explique par leur grande sensibilité à la pollution acide. Par contre, on peut s'étonner de la proportion relativement élevée d'espèces foliacées par rapport aux espèces crustacées: ceci semble dû à leur pouvoir de recolonisation plus élevé, comme on le verra plus loin.

COMPARAISON DU NOMBRE D'ESPECES SORÉDIEES OU ISIDIEES (PRODUISANT DES DIASPORES MIXTES, ALGUES + CHAMPIGNONS) PAR RAPPORT A CELUI DES ESPECES SE REPRODUISANT PAR SPORES FONGIQUES

Le pourcentage des espèces sorédiées est plus élevé à Paris (61%) qu'en Ile-de-France (47%) (fig. 39B), ce qui est peut-être lié à la situation de recolonisation caractéristique actuelle de la ville.

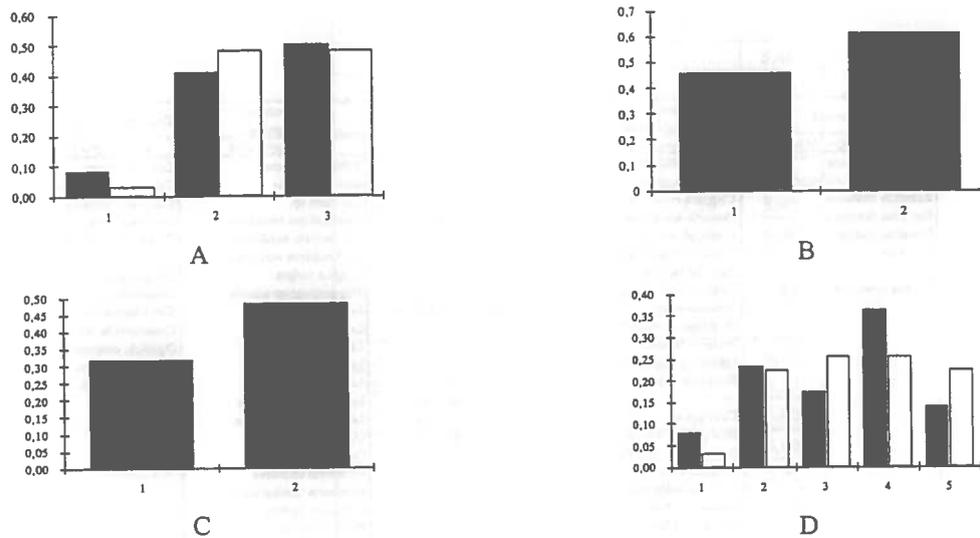
COMPARAISON DU NOMBRE DES ESPECES NITROPHILES

Le pourcentage des espèces nitrophiles est plus grand à Paris (48%) qu'en Ile-de-France (32%) (fig. 39C). Si on croise cette information avec les types morphologiques (fig. 39D), on constate alors dans Paris un excès d'espèces foliacées et crustacées nitrophiles par rapport au reste de l'Ile-de-France. Ce résultat étonne car on se serait attendu à rencontrer davantage d'espèces nitrophiles en zone rurale, d'élevage ou de culture. Y aurait-il une relation avec la présence excessive en ville de NOx rejetés avec les gaz d'échappement des véhicules à moteur?

REMARQUES SUR LES MODALITES DU RETOUR A PARIS DES LICHENS INDICATEURS DE LA QUALITE DE L'AIR

Parmi les 31 espèces de lichens présents dans Paris, 17 sont des espèces indicatrices à comparer aux 39 espèces de l'échelle de Déruelle (1983), connues en Ile-de-France.

Le fait que ces espèces indicatrices appartiennent à toutes les zones de l'échelle de Déruelle (1983), de la zone 2 à la zone 6, où l'air est pur, mérite de retenir l'attention, car il met en évidence trois points importants, relatifs aux modalités du retour des lichens poléosensibles dans Paris: l'existence d'espèces reconquérantes, le phénomène de saut de zone, les modalités d'enrichissement de la flore lichénique.



A: Pourcentages comparés des lichens fruticuleux (1), foliacés (2) et crustacés (3) en Ile-de-France (en noir) et à Paris (en blanc). B: Pourcentages comparés des espèces sorédiées en Ile-de-France (1) et à Paris (2); C: Pourcentages comparés des espèces nitrophiles en Ile-de-France (1) et à Paris (2); D: Pourcentages comparés des lichens présents en Ile-de-France (noir) et à Paris (blanc) selon leur type morphologique et leur nitrophilie (1: lichens fruticuleux, 2: lichens foliacés non nitrophiles, 3: lichens foliacés nitrophiles, 4: lichens crustacés non nitrophiles, 5: lichens crustacés nitrophiles)

Figure 39 - Comparaison de quelques caractères de la flore lichénique des arbres isolés à Paris et en Ile-de-France.

Espèces reconquérantes

La figure 40, qui concerne uniquement les espèces indicatrices de l'échelle de Déruelle (1983), fait particulièrement bien ressortir l'existence des espèces "reconquérantes" qui diffèrent d'autres espèces de poléosensibilité comparable ou même plus faible, par leur fréquence élevée à travers Paris. C'est le cas par exemple de *Phaeophyscia orbicularis*, espèce de la zone 5, qui est présente dans 18 mailles, alors qu'à l'inverse *Buellia punctata* et *Lecanora expallens*, espèces caractéristiques de la zone 2 de Déruelle (1983), sont respectivement présente dans une seule maille ou totalement absente de Paris.

Les espèces reconquérantes sont plus que d'autres, aptes à se réinstaller sur les troncs dès que le taux de pollution devient compatible avec leur existence. De telles espèces sont identifiables dans tous les groupes d'espèces caractéristiques des zones des échelles de bioindication. Il s'agit pour la plupart d'espèces de petite taille, à croissance rapide et se reproduisant par des sorédies. Echappent à cette description *Lecanora conizaoides*, espèce crustacée totalement pulvérulente et *Xanthoria parietina*, espèce foliacée non sorédiée, mais connue pour son cycle de reproduction particulièrement court, un an pour aller de la spore à la spore (Bonnier, 1889; Bublick et Galun, 1986). Ces caractères, abondance des diaspoires, brièveté du cycle de vie rappellent ceux des espèces pionnières décrites en écologie générale.

De plus, comme l'avait déjà signalé Letrouit-Galinou (1992), les espèces "reconquérantes" d'une même classe de toxisensibilité ne sont pas les mêmes selon les conditions environnementales.

Sauts de zones et vitesse de la baisse de la pollution

En fonction de leur composition floristique, on peut distinguer deux types de mailles dans Paris: celles où ne sont présentes que des espèces reconquérantes, et celles où on en trouve d'autres.

Quand seules existent des espèces reconquérantes, il faut distinguer deux cas. Tantôt, coexistent les espèces reconquérantes de plusieurs zones consécutives, zones 1, 2, 3, 4, éventuellement 5 (par exemple, la maille D8), tantôt sont présentes des espèces reconquérantes caractéristiques de zones non consécutives. Ainsi, dans la maille E6, on trouve *Pleurococcus viridis* (zone 1) et *Physcia tenella* (zone 4) sans aucune espèce des zones 2 et 3; dans les mailles D5 et C5, on observe des espèces des zones 1, 3, 4, 5, mais aucune de la zone 2.

Ce dernier phénomène, signalé en Angleterre dès 1981 par Rose et Hawksworth, est connu sous le nom de "saut de zone" (Hawksworth et MacManus 1989; Seaward, 1990, 1993). On peut en proposer l'explication suivante: quand la qualité de l'air s'améliore rapidement, les espèces conquérantes s'installent avec un temps de latence variant pour chacune d'elle. Si le temps de latence de l'espèce conquérante de la zone 4 est plus faible que celui de l'espèce conquérante de la zone 3, il y aura un saut de zone.

Modalités d'enrichissement des mailles en espèces poléosensibles

La figure 40, où les mailles sont ordonnées en fonction du nombre de lichens présents, permet d'étudier la façon dont les mailles s'enrichissent en espèces après l'installation des espèces reconquérantes. On peut distinguer plusieurs cas comme il est montré par quelques exemples.

Les mailles A10 et B11 sont dépourvues d'espèces de la zone 5, mais on y observe plusieurs espèces des zones 2, 3 et 4. Ceci conduit à penser que ces mailles n'ont jamais été placées dans des conditions permettant le développement d'espèces de la zone 5, tandis que les conditions permettant l'installation des espèces de la zone 4 ont été stables suffisamment longtemps pour permettre le retour d'espèces autres que les espèces reconquérantes des zones 2, 3 et 4.

Dans de nombreuses mailles, 1 seule espèce de la zone 5 est présente, alors qu'on y observe plusieurs espèces de la zone 4, et seulement les espèces reconquérantes des zones 2 et 3. Dans ce cas, la qualité de l'air n'a atteint que récemment le niveau permettant le développement d'espèces de la zone 5. Par contre, cette qualité a stagné au niveau 4 un temps suffisant pour permettre le développement de plusieurs espèces de cette zone, mais insuffisant pour permettre celui des espèces non reconquérantes des zones 2 et 3, à faible pouvoir de colonisation.

Ce n'est que dans les mailles où plusieurs espèces de la zone 5 sont présentes, qu'on trouve non seulement plusieurs espèces de la zone 4, mais aussi plusieurs espèces caractéristiques des zones 2 et 3. Dans ces mailles, la qualité de l'air est apparemment compatible depuis longtemps avec l'installation d'espèces de la zone 5, ce qui a permis le développement progressif des espèces poléotolérantes non conquérantes, à développement lent.

n°	NOM	zone	B	A	C	C	E	E	E	D	C	B	C	D	C	D	D	A	B	D	A	B	D	B	A	B	B	C	C	C	C	B	D	A	B	N	
			0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
			2	7	3	7	5	7	6	6	4	3	9	5	5	4	3	0	1	7	6	6	8	8	5	4	9	1	8	2	6	5	2	1	7	M	
1	Pleurococcus viridis	1																																		33	
2	Lecanora conizaeoides	2																																		30	
3	Lepraria incana	2											2					2	2	2			2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	15	
4	Buellia punctata	2																2																2		2	
5	Diploicia canescens	2																																2		1	
6	Lecanora expallens	2																																		0	
7	Xanthoria par. ssp. parietina (b)	3									3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	18		
8	Hypogymnia physodes (b)	3																																3	3	3	5
9	Parmelia sulcata (b)	3																	3														3	3	3	5	
10	Parmelia saxatilis (b)	3																																		0	
11	Physcia tenella	4						4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	23	
12	Physcia adscendens	4																																			19
13	Xanthoria par. ssp. parietina	4									4							4	4	4			4	4	4										4	9	
14	Parmelia subrudecta	4																	4																4	4	6
15	Hypogymnia physodes	4																																4		4	3
16	Evermia prunastri	4																	4																4	4	3
17	Parmelia sulcata	4																																		2	
18	Lecanora chlorotera	4																																4		2	
19	Ramalina farinacea (b)	4																																		0	
20	Parmelia acetabulum (b)	4																																		0	
21	Phaeophyscia orbicularis	5																																		18	
22	Physconia grisea	5																																		6	
23	Xanthoria candelaria*	5																																		4	
24	Parmelia subaurifera*	5																																		2	
25	Pertusaria amara	5																																		1	
26	Pertusaria albescens	5																																		1	
27	Parmelia caperata (b)	5																																		0	
28	Xanthoria polycarpa	5																																		0	
29	Caloplaca luteoalba	5																																		0	
30	Parmelia revoluta	6																																		1	
31	Normandina pulchella*	6																																		1	
32	Parmelia tiliacea	6																																		0	
33	Parmelia perlata	6																																		0	
34	Physcia aipolia	6																																		0	
35	Anapychia ciliaris	6																																		0	
36	Ramalina fastigiata	6																																		0	
37	Ramalina fraxinea	6																																		0	
38	Caloplaca cerina	6																																		0	
39	Usnea sp.	6																																		0	
Nombre d'espèces / maille				1	2	2	2	2	2	2	3	4	4	4	4	4	5	5	6	7	7	7	7	7	8	8	8	8	8	9	10	11	13	14	14		

Figure 40 - Présence dans les différentes mailles de Paris des espèces de l'échelle de bioestimation lichénique (Déruelle, 1983). Mise en évidence des espèces reconquérantes et du phénomène de saut de zone.

Modalités du retour des lichens corticoles poléosensibles

Ces observations permettent de concevoir de la façon suivante les modalités du retour des lichens épiphytes à la suite d'une amélioration de la qualité de l'air. Quand la qualité de l'air s'améliore, ce qui va conditionner l'installation des lichens, c'est leur degré de poléosensibilité (il faut que l'air soit compatible avec la survie de l'espèce) et leur capacité de colonisation dans un environnement donné. Cette capacité varie beaucoup d'une espèce à l'autre ce qui a conduit à reconnaître, pour chaque groupe d'espèces d'égale poléosensibilité, des espèces reconquérantes qui s'installent en premier après une amélioration de la qualité de l'air. Quand le taux de pollution baisse rapidement, dans un premier temps, seules les espèces reconquérantes

s'installent. Il arrive même, dans le cas d'une baisse récente et forte, que les espèces reconquérantes les plus poléosensibles, mais à forte capacité recolonisatrice, reviennent avant des espèces reconquérantes plus poléotolérantes, mais à pouvoir colonisateur moindre. Ce n'est qu'au bout d'un certain temps que des espèces autres que reconquérantes vont s'installer et là encore c'est l'aptitude à la colonisation qui va régler ce retour dès lors que la qualité de l'environnement est compatible avec le degré de poléosensibilité. De ce point de vue, la figure 40 montre clairement que de nombreuses espèces caractéristiques de la zone 4 ont un pouvoir colonisateur plus grand que les espèces non reconquérantes de la zone 2.

En définitive, la présence des lichens épiphytes poléosensibles à Paris semble dépendre de la combinaison de quatre éléments: qualité de l'air atteinte, rapidité de l'amélioration, pouvoir colonisateur et poléosensibilité des espèces. Il s'ensuit qu'un même nombre d'espèces, 7 par exemple, peut résulter de processus de recolonisation différents. Dans les mailles A10 et B11 la qualité de l'air n'a pas permis l'installation d'espèces de la zone 5, mais elle s'est maintenue suffisamment longtemps au niveau 4 pour permettre un enrichissement en espèces de cette zone et, dans une moindre mesure, des zones 2 et 3. Dans les autres mailles, on trouve une espèce de la zone 5 (l'espèce reconquérante) ce qui indique que ce niveau a été atteint, mais récemment; la présence de plusieurs espèces de la zone 4 permet de penser qu'il y a eu une période de stabilisation à ce niveau, mais pas assez longue pour permettre l'installation des espèces non reconquérantes des zones 2 et 3.

IMPORTANCE DE FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX AUTRES QUE LA POLLUTION ATMOSPHERIQUE

Des résultats, il ressort que la richesse floristique dépend très largement de la nature de l'arbre ainsi que du type de milieu. L'importance, pour le développement des espèces lichéniques, des caractères des écorces, notamment pH, rétention en eau et composition minérale, est bien connue (Barkman, 1958). Malgré son intérêt fondamental, cette question ne sera pas abordée ici en détail. En effet, ce phénomène ne joue qu'un rôle modeste dans la différence de la richesse spécifique des mailles, plusieurs espèces d'arbres ayant été, sauf exception, étudiées dans chacune d'elles, ce qui minimise les différences liées à ce facteur (Déruelle, 1983).

Plus intéressantes par rapport à l'objet de ce travail sont les différences liées au type de milieu.

Influence du type de milieu où croît le phorophyte

Les milieux les plus riches en lichens corticoles, c'est-à-dire les milieux b (arbres sur pelouses), c (arbres des allées des jardins) et d (clairières des bois) ont en commun d'être des milieux ouverts, lumineux et aérés, au moins relativement, éloignés des habitations et voies de grande circulation. Compte-tenu de la faible différence du nombre d'espèces entre ces milieux (respectivement 20, 15 et 17 lichens), leurs particularités écologiques jouent apparemment un rôle plus modeste qu'on l'avait pensé sur le développement des lichens. Ce serait le cas par exemple de l'arrosage des pelouses et de l'apport d'engrais qui caractérisent le milieu a comparativement aux milieux b et c, ou encore de la présence d'herbe au pied des arbres des milieux b et d par opposition à ceux du milieu c.

Les milieux a (arbres des rues) et e (sous-bois) ont en commun d'être très pauvres en lichens. Pourtant ils sont écologiquement très différents l'un de l'autre, et on peut penser que ce ne sont pas les mêmes facteurs qui dans ces deux cas limitent la richesse spécifique. Dans les sous-bois, la lumière est certainement le facteur limitant comme cela a déjà été souvent établi (Lerond *in* Letrouit-Galinou, 1993, p.115), alors qu'au bord des rues, c'est vraisemblablement la pollution de proximité, liée à la circulation automobile, qui intervient couplée à des facteurs microclimatiques particuliers. Il faut noter que *Lecanora dispersa* et *Lepraria incana* sont respectivement absents des milieux e et a. La présence de *Lecanora dispersa* sur les arbres des rues, généralement à leur base, traduit un milieu enrichi en poussières alcalines tandis que celle de *Lepraria incana* dans les sous-bois témoigne plutôt d'une humidité atmosphérique relativement élevée.

Plusieurs explications ont été avancées pour expliquer la pauvreté du milieu a, comparativement aux deux autres milieux urbains, b et c (squares, parcs et jardins). Ainsi, l'installation préférentielle des lichens à la base des arbres au moment de leur retour dans les villes, est rendue impossible sur les arbres des rues, utilisés comme urinoirs par les nombreux chiens de la capitale. Les facteurs microclimatiques peuvent jouer un rôle non négligeable: ainsi la réverbération des murs qui élève la température et abaisse l'hygrométrie (Escourrou 1993). L'influence négative de la proximité des murs se voit bien par opposition dans le cas de la maille A11 où les arbres d'alignement étudiés, situés loin de toute habitation dans un habitat qui rappelle davantage le milieu c que le milieu a, sont nettement plus riches en lichens (8 espèces) que les autres arbres des bords de rues. Mais surtout la rue est le lieu d'une intense circulation de véhicules automobiles qui est à l'origine d'une pollution complexe, gazeuse et particulaire, directe et indirecte (gaz d'échappement, usure des pneus, remise en suspension de poussières). Or, les murs qui s'opposent à l'action de dispersion des vents, favorisent la stagnation et le dépôt des polluants à proximité de leur point d'émission. En définitive, il semble bien que ce soit l'existence d'une intense pollution de proximité qui freine l'installation des lichens sur les arbres des rues.

Variabilité de la végétation lichénique dans Paris

Les mailles étudiées varient tant du point de vue du nombre d'épiphytes présents, de 1 à 16, que du degré de poléosensibilité établi par la méthode de Fredon *et al.* (1993) (végétation de types 1 à 5) ou par celle de Delvalle (1994) (végétation variant des types 1 à 6). Plusieurs facteurs contribuent à expliquer cette diversité.

INFLUENCE DES TYPES DE MILIEUX ETUDIÉS

Par exemple, la pauvreté des mailles A7 et B2 vient de ce que dans ces mailles seuls des arbres du milieu ont été étudiés (absence de jardins publics), mais cette explication est insuffisante pour les mailles C3, C4, C6(N), C7, D6, E5, E6, E7 où des jardins ont été observés.

INFLUENCE DE LA TAILLE DES JARDINS SUR LA RICHESSE SPECIFIQUE

La superficie des jardins agit sur leur richesse en lichens. Ainsi, les mailles les plus riches, avec 16 espèces, correspondent, à l'Ouest, au jardin de Bagatelle, qui est inclus dans la bordure Ouest du bois de Boulogne (maille D2), à l'Est, à l'arboretum de l'Ecole du Breuil, en bordure Est du bois de Vincennes (A11) ainsi que, dans Paris, aux mailles B5 (partie S-O du jardin du Luxembourg) et B7 (jardin des Plantes et square de Choisy), tous des espaces verts de grande superficie. Il en va de même pour les mailles avec au moins 10 espèces: A5 (parc Montsouris), B9 (bois de Vincennes, autour du lac Daumesnil). A l'Est de Paris, les mailles C8 (cimetière du Père Lachaise), D7 (parc des Buttes Chaumont) sont plus riches que les mailles environnantes. Cependant, cette particularité n'explique pas tout, et par exemple la maille D4 où se trouve le parc Monceau, est peu riche. Quant à l'existence de 7 espèces dans le jardin des Tuileries, elle est due à la présence d'un arbre de judée, au tronc horizontal.

INFLUENCE DES FACTEURS MICROCLIMATIQUES ET DES BRISES LOCALES

La pauvreté des mailles centrales semble s'expliquer par les facteurs microclimatiques dont l'importance a été soulignée par Escourrou (1993) avec l'existence d'un point chaud créant un appel d'air frais venant de la banlieue. Ces brises, convergentes, freinent la dispersion des polluants ce qui s'opposerait au retour des lichens.

Des brises plus locales, divergentes cette fois, peuvent naître de part et d'autre de la Seine qui joue le rôle de point froid. Celles soufflant vers le N ajoutent leur effet à la brise de banlieue. La dissymétrie entre les parties Sud et Nord de la maille C7 pourrait être due en partie à cela. La pauvreté de l'extrémité Sud du 16ème arrondissement s'explique peut-être en partie par sa localisation dans une boucle de la Seine où restent plus ou moins bloqués les polluants en provenance du périphérique. Les jardins peuvent avoir un effet similaire, quoique très localisé, avec pour résultat d'arrêter à leur périphérie les polluants des rues avoisinantes.

Les deux bois, qui sont plus frais que la ville, font eux aussi barrière à la dispersion des polluants venus de Paris, effet révélé par la richesse plus grande des faces tournées vers la banlieue.

INFLUENCE DE LA TOPOGRAPHIE

La topographie, avec la présence de hauteurs périphériques, peut contribuer à freiner la dispersion des polluants. La pauvreté des mailles C6(N), D6 et E6 pourrait s'expliquer par leur situation en contre-bas des hauteurs de Montmartre et de Belleville.

COMBINAISON DE PLUSIEURS FACTEURS

Enfin intervient une autre raison de diversité: celle de la combinaison de facteurs différents qui peuvent se conforter ou au contraire se contrarier. Par exemple, dans le cas du parc Monceau se combine un facteur favorable, la superficie, et un facteur défavorable: sa situation au N-O de Paris, à proximité du point chaud de la capitale.

RELATION ENTRE LE TAUX DE SO₂ MESURE DANS L'AIR ET LA VEGETATION LICHENIQUE POLEOSENSIBLE

Rappel du problème

La typification de la végétation lichénique par Fredon *et al.* (1993) et par Delvalle (1994), méthodes basées sur la connaissance antérieurement acquise de la sensibilité des espèces au taux d'acidité globale de l'atmosphère (Hawksworth et Rose, 1970), a mis en évidence, dans les deux cas, une variabilité importante à travers Paris de la végétation lichénique poléosensible. La question se pose alors de savoir si ces variations permettent d'estimer la qualité de l'air dans les différents points étudiés. On se rappelle que la faisabilité de l'étude de la qualité de l'air à l'aide des lichens en période d'amélioration rapide de la pollution atmosphérique a été mise en doute par plusieurs auteurs ainsi que la validité des échelles établies pendant des périodes de pollution stable. Que nous apprennent sur ce point la confrontation des résultats de Fredon *et al.* (1993) et de Delvalle (1994) aux données des capteurs?

Hystérésis

Les observations faites à Paris confirment l'existence d'un phénomène d'hystérésis puisque les lichens recueillis en 1991 dans la zone intra-périphérique appartiennent au mieux au groupe des espèces caractéristiques de la zone 5 ($\cong 50 \mu\text{g SO}_2$ par m^3) alors que les valeurs des capteurs donnent pour cette même année et pour la plupart des mailles des valeurs généralement voisines de $30 \mu\text{g SO}_2$ par m^3 d'air (fig. 12).

Ces observations montrent aussi que la durée de ce temps de latence varie considérablement d'une espèce à l'autre, l'hystérésis étant notablement plus courte pour les espèces reconquérantes que pour les autres. Une question en découle: doit-

on prendra comme repère pour calculer l'hystérésis le moment du retour de l'espèce reconquérante (ce qui est relativement simple) ou le moment où la végétation caractéristique de la zone de pollution est reconstituée soit du seul point de vue floristique, soit, ce qui est plus complexe, du point de vue aspect, recouvrement, taille. Plusieurs années peuvent en effet s'écouler entre chacune de ces étapes. L'utilisation du premier repère, l'observation de l'espèce la plus sensible semble la méthode la plus simple à mettre en oeuvre et la moins sujette à caution, d'autant que la taille des spécimens peut aider à préciser, si nécessaire la date de leur installation. Ce problème sera réexaminé plus loin.

Comparaison "intuitive" des cartes des moyennes hivernales de la pollution acide globale et de la végétation lichénique

La comparaison des cartes de la végétation lichénique avec celles de la moyenne hivernale de la pollution acide entre octobre 1979 et mars 1991, montrent que:

- la variabilité des valeurs de la pollution acide donnée par les capteurs est moindre que celle indiquée par la végétation lichénique qu'elle soit codifiée par Fredon *et al.* (1993) ou par Delvalle (1994) et cela pour toutes les années.
- aucune des deux méthodes de codification lichénique ne ressemble aux cartes d'acidité globale des années les plus récentes où dominent les classes 6 et 5, ce qui confirme l'existence du phénomène d'hystérésis.
- la carte de la végétation selon Fredon *et al.* (1993) ne ressemble à aucune des cartes de la pollution acide du fait de la présence de nombreuses mailles de classe 1. Il faudrait chercher antérieurement à 1979 pour trouver des valeurs comparables ce qui signifie que dans ce cas l'hystérésis serait supérieure à 11 ans.
- la carte de la végétation selon Delvalle (1994) quoique n'étant exactement semblable à aucune des cartes représentant les données des capteurs, rappelle plus ou moins celle des années 1984-85: dans ce cas l'hystérésis serait d'environ 6 ans.

Il est intéressant de rapprocher les différences d'hystérésis constatées ici de la discussion ébauchée au paragraphe précédent. En effet, alors que la méthode de Delvalle (1994) est basée sur la présence de l'espèce la plus sensible, celle de Fredon *et al.* (1993) est basée sur la présence de plusieurs espèces, appartenant éventuellement à plusieurs zones. Autrement dit, cette technique s'appuie sur la reconstitution au moins partielle de la végétation lichénique, reconstitution qui demande plus de temps que l'installation d'une seule espèce à fort pouvoir colonisateur.

Comparaison des données lichéniques avec les moyennes hivernales du taux de SO₂ dans l'air

REMARQUES PRELIMINAIRES

Il a été fait allusion aux irrégularités des enregistrements des capteurs: d'une année à l'autre, le nombre de capteurs en service varie et ce ne sont pas les mêmes capteurs qui ont fonctionné. Ces aléas sont normaux, mais ils ont pour effet que les coefficients de corrélation sont calculés chaque année à partir des résultats de mailles différentes (classes de végétation lichénique et de taux de SO₂) de sorte que la comparaison de ces coefficients ne peut donner au mieux que des indications à ne considérer qu'avec précautions.

Les coefficients de corrélation sont tous calculés par rapport aux données lichéniques de l'année 1991. Le fait de ne prendre en compte pour cette comparaison que les mailles pour lesquelles on a disposé de données de capteurs au moins à un moment, réduit la variabilité de la végétation lichénique codifiée selon Delvalle (1994) de 6 classes à 3 (fig. 33) ce qui a sans doute de l'importance lors de la comparaison avec les données des capteurs qui elles sont relativement homogènes à travers Paris (2 à 3 classes généralement).

CALCUL DES COEFFICIENTS DE CORRELATION

Le calcul du coefficient de corrélation ne repose pas sur la même logique que la comparaison visuelle des cartes et le simple calcul de la concordance maille à maille. Les premiers prennent en compte la ressemblance des données une à une. Le coefficient de corrélation compare des séries de données dans leur globalité en introduisant la notion de probabilité. Ces trois types d'informations ne sont donc pas comparables.

Sur l'ensemble des coefficients de corrélation calculés, deux valeurs seulement sont = 0,50. Elles correspondent à l'hiver 1985-86 et atteignent respectivement 0,75 et 0,53 pour les échelles de Fredon *et al.* (1993) et de Delvalle (1994). On peut évidemment se demander si le fait que les seuls coefficients de corrélation significatifs concernent l'hiver 1985-86 est la traduction du phénomène d'hystérésis décrit plus haut et pour lequel des durées comparables ont été citées (Henderson and Seaward 1979, Blandria 1985, Van Haluwyn et Lerond 1986).

Les autres coefficients ne mettent en évidence aucune corrélation entre les échelles lichéniques et les données des capteurs.

L'absence de corrélation claire entre la végétation lichénique et le taux moyen hivernal de SO₂ mesuré par les capteurs est conforme aux données de la littérature selon lesquelles la corrélation entre ces données diminue en période d'amélioration de la qualité de l'air et de retour de la végétation lichénique. Déruelle (1983) a calculé un coefficient de corrélation de $\approx 0,9$ entre les données lichéniques et les données des capteurs mesurant l'acidité globale, Blandria et Asta (1986) l'estime à 0,6 tandis qu'il est de 0,45 environ selon Van Haluwyn et Lerond (1986).

COMMENTAIRES

Le retour des lichens épiphytes à Paris a incontestablement pour cause la baisse du taux d'acidité globale de fond mesurée par les capteurs, mais la réinstallation de la végétation lichénique n'est pas réglée uniquement par ce facteur. Ainsi l'absence des relevés dans des jardins peut expliquer le classement en zone 1 des mailles B2 et C3, tandis que la taille des espaces verts explique la richesse plus grande d'autres mailles. La microtopographie de la ville (avec par exemple ses rues-canyons) et les phénomènes microclimatiques secondaires (brises de banlieue et brises locales) étudiés par Escourrou (1993) sont des points probablement importants à considérer. Ils ont en commun de limiter la dispersion des polluants et de favoriser leur accumulation à proximité du point d'émission. *Autrement dit, ce pourrait-être la pollution de proximité (et non pas la pollution de fond) qui limite et règle le retour des lichens dans Paris.*

CONCLUSIONS

Le passage du nombre des lichens corticoles de 2 en 1981 à 31 en 1991 représente un enrichissement considérable puisque cela représente un peu plus du tiers des espèces recensées sur les arbres en Ile-de-France. La reconquête des arbres parisiens par les lichens est donc relativement rapide, ce que confirme les observations non encore exploitées de 1993 et 1995. Toutefois, la végétation lichénique corticole n'ayant pas encore atteint son équilibre, il sera nécessaire de suivre leur réinstallation de longues années encore grâce à des inventaires périodiques effectués à des intervalles relativement rapprochés, annuels ou au maximum biennaux.

L'existence dans Paris d'une proportion d'espèces nitrophiles plus grande que dans le reste de la région révèle peut-être l'existence d'une pollution atmosphérique particulière dont il faudrait préciser l'origine (NOx des gaz d'échappement de voitures ou excès de composés organiques liés à la densité de la population).

Nous avons vu que le retour des lichens dans Paris s'explique par la forte baisse du taux de SO₂ dans l'air, aucun autre facteur environnemental n'ayant changé à la baisse aussi fortement dans la dernière décennie. 17 des 39 espèces utilisées dans l'échelle de bioestimation lichénique de Déruelle (1983) existent à Paris. La plus sensible est *Parmelia revoluta*, caractéristique de la zone 6 (très peu polluée, $\cong 40$ mg de SO₂ par m³), 6 espèces caractérisent la zone 5 ($\cong 50$ mg de SO₂ par m³) et 8 la zone 4 ($\cong 60$ mg de SO₂ par m³). Les recherches ont confirmé l'existence d'un phénomène de latence entre le moment où la qualité de l'air devient compatible avec l'installation d'un lichen et le moment où il est effectivement observé, mais elles ont permis de constater que cette durée varie beaucoup d'une espèce à l'autre. Parmi les espèces de même poléosensibilité, elle est minimale pour les espèces dotées d'un grand pouvoir de recolonisation dites espèces reconquérantes. Leur existence explique le phénomène de saut de zones. La façon dont les premiers lichens reviennent et la manière dont la flore s'enrichit rappellent les phénomènes de colonisation connus en écologie générale: le retour des lichens parisiens mériterait d'être analysé de ce point de vue.

Un point particulièrement important mis en évidence par ces recherches est la grande variabilité de la flore lichénique d'un point à l'autre de Paris et tout particulièrement celle de la flore poléosensible (échelles de Fredon *et al.* 1993 et de Delvalle 1994). Cette variabilité pourrait être due à des variations locales de la qualité de l'air, consécutives à la non dispersion des contaminants, essentiellement sous l'effet de facteurs microclimatiques caractéristiques notamment des mégapoles. Or ces variations de la flore lichénique, réparties en classes, ne sont que faiblement corrélées aux moyennes hivernales du taux d'acidité globale (pollution de fond) mesuré par les capteurs du réseau AIRPARIF. Ceci conduit à formuler l'hypothèse que la flore lichénique varie non plus (ou non pas) avec le taux d'acidité globale, pris comme traceur de la pollution de fond, mais en fonction de la *pollution de proximité* pour laquelle les lichens serviraient donc d'indicateurs. La vérification de cette hypothèse est en cours d'expérience. Des lichens et des mousses prélevés dans des zones-témoins peu ou pas polluées, seront exposés dans différents emplacements de Paris, puis, après un temps connu d'exposition, différents éléments y seront dosés (Deschamps *et al.*, sous presse). Si les résultats confirment l'hypothèse de départ, cela reviendrait à dire qu'à Paris, la végétation lichénique peut donner la mesure de la pollution de proximité. La différence de la flore lichénique des milieux a et b pourrait s'expliquer de la même manière: elle fera l'objet de recherches similaires.

BIBLIOGRAPHIE

- BARKMAN J.J., 1958 - Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Van Gorcum and Co, Assen, 628 p.
- BELANDRIA G., 1985.- Détection de la pollution acide par les lichens dans la région lyonnaise. *Rapport USMG-DDASSR*, Grenoble, 76 p.
- BELANDRIA G. & ASTA J., 1986 - Les lichens bioindicateurs de la pollution acide dans la région lyonnaise. *Poll. atm.*, 109, 10-23.
- BONNIER G., 1889 - Recherches sur la synthèse des lichens. *Annales des Sciences Naturelles*, VII^e série, t. 9, Masson Ed., Paris.
- BOULY DE LESDAIN M., 1948 - Ecologie (phanérogames, mousses, lichens) de quelques sites de Paris. *Encycl. Biogéogr. et Ecol.*, 4, 1-88.
- BUBRICK P. & GALUN M., 1986 - Spore to spore resynthesis of *Xanthoria parietina*. *Lichenologist*, 18(1), 47-49.
- CALVET C., 1984 - Climatologie de la région parisienne. *Données et statistiques*, n° 5, Paris, Météorologie nationale, 61 p.

- CLAUZADE G. & ROUX C., 1985 - Likenoj de Okcidenta Europo. Illustrita determinlibro. *Bull. Soc. bot. Centre-Ouest, Nouvelle série, Numéro spécial*, 7, 893 p.
- DELVALLE V., 1994 - Essai de corrélation entre la recolonisation actuelle des lichens épiphytes à Paris et les taux de SO₂ mesurés par les capteurs physiques. Mémoire de Maîtrise B.O.P. (Ecologie Générale) 30p. Université P. et M. curie. Tuteur de stage M.A. Letrouit-Galinou
- DELVALLE V. & LETROUIT-GALINOU M.A., sous presse - Essai d'évaluation à Paris du degré de corrélation entre la végétation lichénique corticole et les taux de SO₂ mesurés par les capteurs physiques. *Bull. Inform. Ass. Fr. Lichénol., Mémoires*, n° 3.
- DELZENNE-VAN HALUWYN C. & GEHU J.M., 1978 - Sur deux associations épiphytes du *Parmelion caperatae* des plaines et collines françaises. *In: Doc. Phytosoc.* 2, 117-126.
- DERUELLE S., 1977 - Influence de la pollution atmosphérique sur la végétation lichénique des arbres isolés dans la région de Mantes (Yvelines). *Rev. Bryol. Lichénol.*, 43, 2, 137-158.
- DERUELLE S., 1983 - Ecologie des lichens du Bassin parisien. Impact de la pollution atmosphérique (engrais, SO₂, Pb) et relations avec les facteurs climatiques. Thèse de Doctorat d'Etat, Université Paris VI, 360 p. et Annexe 202 p.
- DERUELLE S. & GARCIA-SCHAEFFER F., 1983 - Les lichens bioindicateurs de la pollution atmosphérique dans la région parisienne. *Cryptogamie, Bryol., Lichénol.*, 4, 47-64.
- DERUELLE S. & GUILLOUX F., 1993 - Evolution de la végétation lichénique en région parisienne entre 1981 et 1991, en relation avec la qualité de l'air. *Bull. Inform. Ass. Fr. Lichénol., Mémoires*, n° 2, 23-42.
- DESCHAMPS C., CARROT F., DESCHAMPS N., DERUELLE S. & LETROUIT-GALINOU M.A., sous presse - Le dosage d'éléments traces dans les lichens épiphytes: une approche de la pollution atmosphérique. *Troisième Conférence Internationale sur la Biochimie des Elements Traces*. 15-19 mai 1995, Paris, France.
- ESCOURROU G., 1983 - Evolution des brouillards dans la région parisienne. *Hommes et Terres du Nord*, Lille, 3, 60-64.
- ESCOURROU G., 1986 - Climat et société: l'exemple du froid de janvier 1985 dans la région parisienne. *Revue de Géographie de Lyon*, 3, 301-308.
- ESCOURROU G., 1990 - La spécificité du climat de la région parisienne. *Revue de Géographie de Lyon*, 65, 2, 85-89.
- ESCOURROU G., 1991 - Le climat et la ville. Géographie d'aujourd'hui, Nathan Université, 191 p.
- ESCOURROU G., 1993 - Climat et écosystème urbain. *Cahiers du C.R.E.P.I.F.*, n° 44, 147-156.
- ESCOURROU G., PELLIER S., COVIAUX F., LE MOULEC Y., FESTY B. & BOUSCAREN R., 1986 - Etude des retombées des dérivés soufrés et nitrés en fonction des conditions météorologiques. Ministère de l'Environnement, programme de l'action concertée "Pollution atmosphérique", Paris, 110 p.
- FREDON F., LETROUIT-GALINOU M.A. & AVNAIM M., 1993 - Recolonisation par les lichens des arbres de Paris. *Bull. Inform. Ass. Fr. Lichénol., Mémoires*, n° 2, 43-60
- HAWKSWORTH D.L. & Mc MANUS P.M., 1989 - Lichen recolonization in London under conditions of rapidly falling sulphur dioxide levels, and the concept of zone skipping. *Bot. J. Linn. Soc.*, 100, 99-109.
- HAWKSWORTH D.L. & ROSE F., 1970 - Qualitative scale for estimating sulphur dioxide air pollution in England and Wales using epiphytic lichens. *Nature*, 227, 145-148.
- HENDERSON-SELLERS A. & SEAWARD M.R.D., 1979 - Monitoring lichen reinvasion of ameliorating environments. *Environ. Pollut.*, 19, 207-213.
- KESSLER J. & CHAMBRAUD A., 1990 - Météo de la France, J.C. Lattès Ed., 391 p.
- LEBLANC F. & DE SLOOVER J., 1970 - Relation between industrialization and the distribution and growth of epiphytic lichens and mosses in Montréal. *Can. J. Bot.*, 48, 1485-1496.
- LETROUIT-GALINOU M.A., 1992 - Remarques sur les lichens corticoles de Paris en 1991. *Bull. Inform. Ass. Fr. Lichénol., Mémoires*, n° 1, 35-48.
- LETROUIT-GALINOU M.A., 1993. Les lichens, bioindicateurs de la qualité de l'air. *Bull. Inform. Ass. Fr. Lichénol., Mémoires*, n° 2, 117 p.
- LETROUIT-GALINOU M.A., FREDON F., DELVALLE V. & AVNAIM M., 1994 - Inventaires biologiques de Paris. Les lichens corticoles de Paris, situation en 1991. Rapport final. Université Pierre et Marie Curie, Laboratoire d'Ecologie URA 258. 78 p.
- LETROUIT-GALINOU M.A. & SEAWARD M.R.D., 1990 - Après 100 ans d'absence les lichens à la reconquête des arbres parisiens. *CNRS - Infos, Recherche-actualités*, n° 204, 1er Aout 1990, p. 1.
- LETROUIT-GALINOU M.A., SEAWARD M.R.D. & DERUELLE S., 1992 - A propos du retour des lichens épiphytes dans le Jardin du Luxembourg (Paris). *Bull. Soc. bot. Fr.*, 139, *Lettres bot.*, 115-126.
- NYLANDER W., 1866 - Les lichens du Jardin du Luxembourg. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 13, 364-372.
- NYLANDER W., 1896 - Les lichens des environs de Paris. *Typographie Paul Schmidt*, Paris, 9 p.
- ROSE C.I. & HAWKSWORTH D.L., 1981 - Lichen recolonization in London's cleaner air. *Nature*, 289, 289-292.
- SEAWARD M.R.D., 1989 - Lichens as monitors of recent changes in air pollution. *Plants Today*, 2, 64-69.
- SEAWARD M.R.D., 1990 - The lichen flora of industrial Teeside. *The Naturalist*, 115, 73-79.
- SEAWARD M.R.D., 1993 - Lichens and sulphur dioxide air pollution: field studies. *Environ. Rev.*, vol. 1, 73-91.

- SEAWARD M.R.D. & LETROUIT-GALINOU M.A., 1991 - Lichen recolonization of trees in the Jardin du Luxembourg, Paris. *Lichenologist*, 23, 181-186.
- SERNANDER R., 1926 - Granskor und Fiby urskog. *Acta geographica suecica*, 8, 1-232.
- SKYE E., 1968 - Lichens and air pollution. A study of cyptogamic epiphytes ans environment in Stockholm region. *Acta geographica suecica*, 52, 1-123.
- SØCHTING U., 1992 - Etat actuel de la bioindication par les lichens dans la région de Copenhague. *Bull. Inform. Ass. Fr. Lichénol., Mémoires, n° 1*, 56-57.
- VAN HALUWYN C., 1992 - La bioindication de la pollution atmosphérique dans la région Nord-Pas-de-Calais: bilan et perspectives. *Bull. Inform. Ass. Fr. Lichénol., Mémoires, n° 1*, 3-15.
- VAN HALUWYN C. & LEROND M., 1986 - Les lichens et la qualité de l'air. Evolution méthodologique et limites. Ministère de l'Environnement, S.R.E.T.I.E., 210 p.
- VAN HALUWYN C. & LEROND M., 1993 - Guide des lichens. Editions Lechevalier, Paris, 345 p.
- VAN HALUWYN C. & SCHUMACKER R., 1988 - Les groupements à *Parmeliopsis ambigua*, *Cetraria pinastri* et *C. sepincola* dans le nord de la France, en Belgique et dans les régions limitrophes. Synthèse critique du *Pseudevernia furfuracea* en Europe. In: *Doc. Phytosoc.* 11, 126-151.
- WIRTH V., 1980 - Flechtenflora. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 552 p.

BIODIVERSITE ET BIOINDICATION LICHENIQUE : QUALITE DE L'AIR DANS L'AGGLOMERATION GRENOBLOISE

Juliette ASTA* et Françoise ROLLEY**

* Centre de Biologie Alpine Université Joseph Fourier GRENOBLE I BP 53 X F-38041 Grenoble cedex
** Cemagref 2 rue de la Papeterie 38400 SAINT MARTIN D'HERES

INTRODUCTION

Depuis plusieurs années des travaux sont réalisés à l'Université de Grenoble sur la détection des pollutions atmosphériques à l'aide des lichens dans les Alpes françaises du Nord (Asta, 1991a et b, 1992a et b, 1993 et 1994a; Van Haluwyn *et al.*, 1986). Des recherches conduites pour la première fois en France sur l'utilisation des lichens dans la détection du fluor atmosphérique ont mis en évidence la baisse de la pollution fluorée entre 1975 et 1985 dans les vallées de la Maurienne et de la Romanche (Asta, 1980a et b, 1994b; Asta et Garrec, 1980; Belandria, 1986; Belandria et Asta, 1987; Belandria *et al.*, 1991).

Plus récemment, dans le cadre du programme DEFORPA (Dépérissement des Forêts par la Pollution Atmosphérique), nous avons montré que, par l'analyse des relevés lichéniques effectués dans les stations étudiées dans l'étage montagnard, la répartition des espèces retenues ne semblait pas en relation avec les critères de dépérissement des essences forestières (perte et jaunissement des aiguilles, croissance des cernes). Cependant, nous avons pu montrer que *Hypogymnia physodes* était plus développé sur les arbres à écorce acide et que le dioxyde de soufre n'était pas l'agent ou un des agents responsables du dépérissement puisque *Lobaria pulmonaria*, espèce très sensible à ce polluant, était présent et bien développé dans des stations présentant de forts signes de dépérissement. Par contre, si les lichens ont apporté moins d'indications sur l'impact de la pollution diffuse que dans le cas de pollution de proximité, l'étude des relations entre caractéristiques physico-chimiques des écorces et critères de dépérissement a apporté des renseignements plus intéressants et nous avons pu montrer que les arbres les plus dépérissants avaient statistiquement une écorce plus acide et une conductivité plus faible que celle des arbres sains. Par ailleurs, indépendamment de la pollution, nous avons mis en évidence un gradient positif du pH et de la conductivité le long du tronc avec la hauteur (Asta et Legrand, 1987; Legrand 1986, 1991a et b, 1992a, b et c; Legrand et Asta, 1991a et b, 1992 et 1993; Legrand *et al.* 1989).

Des analyses de la teneur en plomb dans des lichens prélevés dans la vallée de Chamonix en 1993 ont montré, d'une part la baisse de pollution atmosphérique plombique par rapport aux teneurs connues il y a une quinzaine d'années dans des régions de haute pollution plombique, d'autre part une concentration en plomb dans les lichens plus importante aux environs du tunnel du Mont-Blanc et légèrement en amont de Chamonix (Morel et Villard, 1993).

Quant à l'impact de la pollution due aux émissions de dioxyde de soufre, un contrat proposé par la DDASS du Rhône nous donnait l'opportunité d'entreprendre en 1984 l'étude de la détection de la pollution due au SO₂ à l'aide des lichens dans la région lyonnaise selon la méthode d'Hawksworth et Rose (1970). Ces travaux mettaient en évidence, pour la première fois en France et de façon statistique, que la végétation lichénique une fois atteinte par la pollution ne retrouve que lentement ses traits initiaux alors même que la pollution disparaît (phénomène d'hystérésis) (Belandria, 1985 et 1986; Belandria et Asta, 1986). Des études conduites en laboratoire nous permettaient aussi de montrer l'effet du dioxyde de soufre et du fluor sur la germination de spores de différentes espèces lichéniques (Belandria *et al.*, 1989).

En 1990 une cartographie de l'estimation de la pollution atmosphérique à l'aide des lichens sur le campus universitaire de Grenoble nous permettait de découvrir la présence de nombreux thalles d'*Usnée* de petite taille (0,5 à 2 cm de longueur), espèce très sensible au SO₂ (Benatt, 1990). Cette observation nous encouragea à entreprendre à partir de 1993 des études concernant l'estimation de la qualité de l'air à l'aide des lichens sur l'ensemble de la ville de Grenoble, dans le cadre de mémoires de maîtrise (Allalah et Pauze, 1993; Pierre, 1994). C'est la synthèse de ces premières études que nous présentons ici.

MATERIEL ET METHODES

1- Etude sur le terrain

La région étudiée correspond à un secteur de 8km d'ouest en est sur 5km du nord au sud recouvrant l'essentiel de la commune de Grenoble ainsi que quelques communes avoisinantes (Seyssins, Sassenage, Fontaine à l'ouest, La Tronche, Meylan, Gières, Saint Martin d'Hères à l'est). La carte a été divisée en 170 mailles de 500m de côté qui ont toutes été prospectées (planche 1, figures 1 et 2).

Dans une ville, du fait de l'hétérogénéité et de l'artificialité des milieux, la notion de station est difficile à appliquer, sauf dans les parcs où l'on rencontre le maximum d'homogénéité. On préfère utiliser le terme de « point terrain » pour indiquer la localisation des relevés dans une maille. A l'intérieur de chaque maille, on a examiné des lieux différents (arbres de parcs ou jardins sur pelouse ou dans les allées, arbres d'alignement le long des rues ou avenues, arbres isolés, parkings, aires limitrophes des sous-bois et clairières) (planche 2). On repère les arbres dont la biodiversité lichénique est la plus riche. Les phorophytes observés appartiennent à des espèces diverses et de diamètre minimum d'une quinzaine de cm. Chaque « point terrain » correspond à l'observation de plusieurs arbres afin d'inventorier le maximum d'espèces possible. Cependant, il n'est pas rare de ne rencontrer en milieu urbain qu'un nombre d'arbres plus réduit, 2, voire même un seul arbre que nous avons néanmoins retenu pour effectuer les relevés.

Les relevés lichéniques sont réalisés à hauteur d'homme d'après la méthode phytosociologique en estimant le recouvrement selon l'indice d'abondance-dominance de Braun-Blanquet (1951). En fonction du diamètre des phorophytes observés, nous choisissons la surface où se développent le plus d'espèces lichéniques.

La plupart des espèces sont déterminées directement sur le terrain. Dans les cas douteux, des échantillons réduits ont été prélevés hors surface de relevé et déterminés au laboratoire à l'aide des flores de Ozenda et Clauzade (1970), Clauzade et Roux (1985), Purvis *et al.* (1992) et vérifiés d'après des échantillons d'herbier. Les noms sont indiqués selon la nomenclature de Clauzade et Roux (1985).

2- Calcul de l'IPA et cartographie

Nous avons choisi de présenter une carte d'estimation de la qualité de l'air établie selon la formule de l'IPA (Leblanc et De Sloover, 1970)

$$IPA = 1/10 \sum^n f Q$$

où n = nombre d'espèces, f = indice de fréquence ou de recouvrement exprimé en classe de 1 à 5 et Q = indice écologique. De nombreuses variantes peuvent apparaître dans le calcul de l'IPA. Nous avons adapté la méthodologie préconisée à l'époque pour la présente étude (Rolley et Asta, 1998 ; Asta et Rolley, 1999). Nous avons établi une carte pour laquelle l'IPA a été calculé par maille.

a/ Au niveau du nombre d'épiphytes, n, nous avons pris en compte toutes les espèces présentes.

b/ Nous avons utilisé dans cette formule le recouvrement r (et non la fréquence) selon les classes suivantes :

- classe 1 : r de 1 à 5%
- classe 2 : r de 6 à 25%
- classe 3 : r de 26 à 50%
- classe 4 : r de 51 à 75%
- classe 5 : r ≥ 76%

Les espèces indiquées + sur le terrain (< 1%) sont représentées par la classe 0. Ces dernières interviennent cependant dans le calcul de l'indice écologique puisqu'elles sont comptabilisées dans le nombre d'espèces accompagnatrices. De ce fait elles influencent le poids attribué à l'espèce dans toute la zone géographique concernée.

Dans une maille, chaque espèce présente est affectée de sa note maximale de recouvrement.

c/ L'indice écologique a été calculé par maille: Q représente la moyenne du nombre d'espèces accompagnatrices d'une espèce dans les mailles où elle est présente.

d/ Une application cartographique a été développée sous microstation (Bentley) qui a permis d'établir toutes les cartes de présence-absence, de biodiversité et de qualité de l'air.

Les valeurs obtenues en sortie de requêtes Access ou Excel s'inscrivent automatiquement en superposition d'un fond de plan préalablement digitalisé. Les mailles sont automatiquement colorées en fonction d'une échelle de couleurs préalablement définies correspondant à des classes de 5 en 5, ou de 10 en 10 ou d' amplitude inégale : $0 \leq Q < 10$; $10 \leq Q < 25$ et $Q \geq 25$. Une option permet d'obtenir un grand nombre de cartes simultanément : à titre d'exemple l'ensemble des 61 cartes de répartition des lichens de la ville de Grenoble s'affiche à l'écran en quelques secondes. Il en va de même pour les cartes de nombre d'espèces par maille, et pour les diverses variantes de l'IPA. Ces cartes partageant une échelle commune de couleur, il est possible de les comparer en un seul coup d'oeil.

RESULTATS ET DISCUSSION

Nous examinerons en premier lieu l'inventaire des espèces observées, leur abondance puis les résultats du calcul de l'IPA.

1 - Les épiphytes observés et les phorophytes utilisés

401 relevés lichéniques ont été réalisés sur divers phorophytes : *Acer*, *Aesculus*, *Betula*, *Castanea*, *Catalpa*, *Fraxinus*, *Juglans*, *Malus*, *Paulownia*, *Populus*, *Prunus*, *Quercus*, *Salix* et *Tilia*.

Ils ont permis d'établir une liste de 61 épiphytes:

Anaptychia ciliaris Körber ex Massal.
Bryoria fuscescens Brodo & D.Hawksw.
Buellia punctata (Hoffm.) Massal.
Candelaria concolor (Dicks.) Steiner
Candelariella xanthostigma (Pers.) Lett.
Cladonia chlorophaea (Flörke ex Sommerf.)
 Spreng. em. Ahti
Cladonia coniocraea (Flörke) Spreng.
Cladonia fimbriata (L.) Fr.
Evernia prunastri (L.) Ach.
Graphis scripta (L.) Ach.
Hyperphyscia adglutinata (Flörke) Mayrh. et Poelt
Hypocenomyce scalaris (Ach. ex Lilj) M.Choisy
Hypogymnia physodes (L.) Nyl.
Hypogymnia tubulosa (Schaer.) Hav.
Lecanora allophana (Ach.) Nyl.
Lecanora argentata (Ach.) Malme
Lecanora carpinea (L.) Vain.
Lecanora chlarotera et *f.crassula* Nyl.
Lecanora conizaeoides Nyl.
Lecanora dispersa (Pers.) Sommerf.
Lecanora expallens Ach.
Lecanora intumescens (Rebent.) Rabenh.
Lecanora mughicola Nyl.
Lecanora muralis (Schreb.) Rabenh.
Lecidella elaeochroma (Ach.) Choisy
Lepraria incana (L.) Ach.
Lepraria latebrarum Ach.
Opegrapha atra Pers.
Parmelia acetabulum (Neck.) Duby
Parmelia caperata (L.) Ach.
Parmelia exasperata de Not.

Parmelia exasperatula Nyl.
Parmelia glabra (Schaer.) Nyl.
Parmelia glabratula (Lamy) Nyl.
Parmelia perlata (Huds.) Ach.
Parmelia revoluta Flörke
Parmelia subargentifera Nyl.
Parmelia subrudecta Nyl.
Parmelia sulcata Tayl.
Parmelia tiliacea (Hoffm.) Ach.
Pertusaria albescens (Huds.) Choisy & Werner
Pertusaria pertusa (Weigel) Tuck.
Phaeophyscia orbicularis (Neck.) Moberg
Phlyctis argena Ach.
Physcia adscendens (Fr.) H.Olivier
Physcia aipolia (Ehrh.ex Humb.) Fürnrohr
Physcia biziana (Massal.) Zahlbr.
Physcia leptalea (Ach.) D.C.
Physcia stellaris (L.) Nyl. em. Harm.
Physcia tenella (Scop.) D.C.
Physconia distorta (With) Laundon
Physconia grisea (Lam.) Poelt
Pseudevernia furfuracea (L.) Zopf.
Ramalina farinacea (L.) Ach.
Usnea sp
Xanthoria candelaria (L.) Th. Fr.
Xanthoria parietina (L.) Beltr.
Xanthoria polycarpa (Hoffm.) Rieber
 Aux espèces lichéniques inventoriées ci-dessus, il faut rajouter:
Pleurococcus viridis (Agardh) P.C. Silva (algue)
Trentepohlia aurea (L.) Mart. (algue)
Athelia arachnoidea (champignon parasite)

2 - Abondance des espèces (planches 3, 4 et 5)

En fonction du nombre de mailles dans lequel une espèce est présente, il est possible de classer les 61 espèces recensées en :

- espèces très abondantes (présentes dans plus de 85 mailles soit 50% des mailles) : *Pleurococcus viridis* (160 mailles), *Physcia adscendens* (132), *Parmelia sulcata* (129), *Candelariella xanthostigma* (123), *Buellia punctata* (105), *Xanthoria parietina* (102), *Parmelia glabratula* (98), *Hypogymnia physodes* (97) et *Physconia grisea* (94).
- espèces abondantes (présentes dans 43 à 85 mailles soit 25 à 50% des mailles) : *Parmelia tiliacea* et *Lepraria latebrarum* (72), *Evernia prunastri* (65), *Parmelia subrudecta* (62) et *P. acetabulum* (60), *Lepraria incana* (47 mailles), *Parmelia caperata* (46).
- espèces moyennement abondantes (présentes dans 18 à 42 mailles soit 10 à 25% des mailles) : *Physcia stellaris* (39), *Physcia tenella* (36), *Hypogymnia tubulosa* (30), *Xanthoria candelaria* (28), *Lecanora dispersa* (24), *Lecanora conizaeoides* (23), *Physconia distorta* (22), *Pseudevernia furfuracea* (21), *Physcia biziana* (20), *Phaeophyscia orbicularis* (19) et *Ramalina farinacea* (18).
- espèces peu abondantes (présentes dans 7 à 17 mailles soit 4 à 10% des mailles) : *Phlyctis argena* (17 mailles), *Parmelia exasperatula* (15), *Lecanora chlarotera* (13), *L.carpinea*, *L. expallens* et *Candelaria concolor* (10).
- espèces rares (présentes dans moins de 4% des mailles soit moins de 7 mailles) : *Anaptychia ciliaris*, *Bryoria fuscescens*, *Cladonia chlorophaea*, *C. coniocraea*, *C. fimbriata*, *Graphis scripta*, *Hyperphyscia adglutinata*, *Hypocenomyce scalaris*, *Lecanora allophana*, *L. argentata*, *L. intumescens*, *L. mughicola*, *L. muralis*, *Lecidella elaeochroma*, *Opegrapha atra*, *Parmelia exasperata*, *P. glabra*, *P. perlata*, *P. revoluta*, *P. subargentifera*, *P. tiliacea*, *Pertusaria albescens*, *P. pertusa*, *Physcia aipolia*, *P. leptalea*, *Usnea* sp, *Xanthoria polycarpa*, *Trentepohlia aurea* (algue), *Athelia arachnoidea* (champignon parasite).

Nous constatons immédiatement que, dans la zone géographique étudiée, les espèces les moins abondantes sont exclues du centre de la ville et localisées à la périphérie de la carte. C'est dans la partie centrale la plus soumise à l'urbanisation et au trafic automobile qu'il y a donc le moins de lichens, ainsi que le long d'un axe orienté NO-SE.

En revanche, on trouve une biodiversité lichénique importante plutôt dans le quart NE de la carte correspondant à la région la plus abritée et à une zone résidentielle, ainsi que dans les parcs publics les plus vastes tels que le Parc Paul Mistral.

En outre, nous pouvons voir que les espèces les plus rares sont en majorité des espèces acidiphiles, alors que les espèces abondantes sont surtout représentées par des espèces nitrophiles et neutrophiles. Ce fait peut s'expliquer par les émissions d'oxydes d'azote, suite au trafic automobile, et à leur effet favorisant l'eutrophication des écorces et par là même le développement des espèces recherchant les poussières azotées.

3 - IPA et cartographie

Dans la région étudiée, l'IPA est compris entre 0 et 62. Nous présentons en premier lieu une carte sur laquelle les valeurs de l'IPA ont été classées de 5 en 5 (planche 1 figure 3 et planche 6 figure A4). Les 11 classes sont indiquées par un gradient de couleur (rouge, orangé, jaune, vert et bleu).

Nous trouvons:

- $0 \leq \text{IPA} < 5$ (rouge) : 11 mailles
- $5 \leq \text{IPA} < 10$ (orange) : 41 mailles
- $10 \leq \text{IPA} < 15$ (jaune) : 40 mailles
- $15 \leq \text{IPA} < 20$ (vert) : 33 mailles
- $20 \leq \text{IPA} < 25$ (bleu 1) : 13 mailles
- $25 \leq \text{IPA} < 30$ (bleu 2) : 17 mailles
- $\text{IPA} \geq 30$ (bleu foncé) : 15 mailles.

On remarque que les mailles de couleur rouge et orange sont disposées selon une direction NO-SE qui correspond au centre ville et à des zones urbanisées à forte circulation automobile.

Les mailles bleues se retrouvent préférentiellement dans le quart NE de la carte qui correspond à une région naturellement protégée au pied de la Chartreuse. Dans le détail on remarque bien la présence des mailles de couleur bleue au niveau d'espaces verts et de parcs comme la maille J5 qui est située dans le Parc Paul Mistral.

Les résultats obtenus valident le fait que les lichens traduisent bien, dans les conditions d'observation, l'état de qualité de l'air de la région étudiée.

Il était intéressant de chercher à éprouver la robustesse des résultats en testant diverses variantes des modes de calcul d'IPA :

1/ prise en compte des espèces à faible recouvrement (<1%) ou non. Pour chacun de ces deux cas, 5 cartes sont présentées :

- prise en compte de toutes les espèces (planche 6 figures A1 à A5)
- les espèces à faible recouvrement ne sont pas prises en compte (planche 6 figures B1 à B5)

Dans ce dernier cas, on voit apparaître un axe secondaire de faible IPA partant du centre de l'agglomération allant vers le SE qui semble difficile à expliquer.

2/ calcul du recouvrement r :

- on a essayé d'exprimer les classes de recouvrement en utilisant les centres de classes en pourcentage: + : 0,1%; 1 : 2,5%; 2 : 15%; 3 : 37,5%; 4 : 67,5%; 5 : 87,5%. Dans ce cas, on met davantage en relief les espèces à fort recouvrement. Il ne nous a pas paru nécessaire d'illustrer tous les résultats obtenus.

Nous avons retenu uniquement les cartes pour lesquelles les calculs ont été réalisés avec des recouvrements notés sur une échelle de 0 à 5 plus traditionnelle.

- on a cherché à exprimer chaque espèce par son recouvrement soit moyen soit maximal, quel que soit le niveau d'agrégation et nous présentons ici les résultats obtenus soit en agrégeant les relevés directement dans la maille soit par point terrain.

Pour le recouvrement moyen voir planche 6 figures A2, A3, B2 et B3, pour le recouvrement maximal, voir planche 6 figures A4, A5, B4 et B5.

3/ On a aussi calculé l'IPA par point terrain. On obtient alors plusieurs IPA par maille. Dans un souci de simplification de la représentation cartographique et parce que nous considérons que dans une ville il est délicat de traduire les

résultats par lignes d'isopollution, nous avons choisi là aussi une représentation par maille : la coloration de la maille correspond alors soit à la moyenne des IPA de chaque point terrain de la maille (planche 6 figures A3 et B3) soit à la valeur maximale de l'IPA (planche 6 figures A5 et B5) .

4/ calcul de l'indice écologique Q : de la même façon, on a calculé le Q par maille ou par point terrain, avec ou sans les espèces à faible recouvrement. Les résultats sont présentés dans un graphique en rosace dont chaque rayon représente les 4 valeurs de Q pour une espèce lichénique (planche 6 C).

5/ La méthode utilisée étant basée sur la biodiversité, il était intéressant de savoir si une cartographie basée sur la simple somme des espèces par maille et sans pondération aucune pouvait être considérée. Les deux cartes obtenues (planche 6 figures A1 et B1) montrent que l'on peut tirer déjà beaucoup d'indications de cette représentation. Ce type d'approche nous semble pouvoir être utilisée dans les phases préliminaires du diagnostic, compte tenu de la rapidité de mise en oeuvre et du coût peu élevé.

6/ Pour des études ultérieures, la carte la plus contrastée donc la plus intéressante est celle de la qualité de l'air détaillée présentée en premier lieu (se reporter à la planche 1 figure 3 et également à la planche 6 figure A4). Nous présentons également deux cartes où l'IPA a été regroupé en un petit nombre de classes de plus grande amplitude:

- 6 classes : IPA croissant de 10 en 10 (planche 1 figure 4),

- en 3 classes : $0-10$; $11 < IPA \leq 25$; $IPA > 26$ (planche 1 figure 5).

L'intérêt de ce type de cartes est de montrer des résultats simplifiés faciles d'utilisation pour les décideurs et les gestionnaires.

Dans le secteur couvert par cette étude, le nombre de capteurs permettant des mesures physico-chimiques en continu est réduit à 1 ou 2 suivant les polluants considérés. Il n'a donc pas été possible d'établir des corrélations entre l'estimation de la qualité de l'air à l'aide des lichens et les mesures des polluants atmosphériques. Cependant des modèles de diffusion des polluants sont actuellement en cours d'étude par divers laboratoires de recherche en lien avec l'Association pour le Contrôle et la Prévention de la Qualité de l'air de la Région grenobloise (A.S.CO.P.A.R.G.).

Dans la perspective de relier les résultats obtenus à partir de la végétation lichénique avec ces recherches, nous cherchons à affiner la pertinence de nos observations. Pour cela nous disposons d'extraits de la base graphique de la ville de Grenoble comportant plus de 30000 géoréférencés sur le seul domaine public de la ville. Les informations contenues dans cette base nous permettent d'orienter les observations vers des phorophytes localisés dans des configurations spatiales représentatives pouvant servir de modèles pour des suivis à long terme dans un but de surveillance de la qualité de l'air et de l'environnement en général.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLALAH, C. & PAUZE, C. 1993 - *Les lichens bioindicateurs de pollution atmosphérique dans l'agglomération grenobloise (région nord)*. 21 p, 10 annexes. MBOP, UJF Grenoble I.
- ASTA, J., 1980a - *Flore et végétation lichéniques des Alpes Nord-Occidentales : écologie, biogéographie, écophysologie, biodétection de la pollution fluorée*. Thèse Doctorat d'Etat, Université Grenoble, 249p.
- ASTA, J., 1980b - Les lichens, indicateurs de pollution fluorée dans les vallées alpines : établissement de cartes d'iso-pollution. *Journées d'étude de l'A.F.I.E.* Grenoble, 13 et 14 Nov. 1980, 26-57.
- ASTA, J., 1991a - Etat des recherches sur les lichens dans les régions alpines françaises. *Bull. Ass. Fr. Lichénol. Mémoires n°1, Problèmes actuels posés à la bioindication lichénique*, 51-53.
- ASTA, J., 1991b - Les lichens, bioindicateurs de milieux naturels et perturbés. Texte d'une conférence prononcée le 21 Octobre 1991. *Bull. Bio-Club Grenoble, nouvelle série*, 19, 89-94.
- ASTA, J., 1992a - Etat de l'art dans le domaine des bioindicateurs végétaux : les lichens. *3èmes Rencontres Internationales sur l'Environnement, Charbonnières*, 6-7 Février 1992. 13-15.
- ASTA, J. 1992b - *Les lichens et l'environnement*. Cours de Télé-Enseignement Universitaire. ISBN 2-907193-60-0. 30 p, 21 planches.
- ASTA, J. 1993 - Les lichens, bioindicateurs de pollution atmosphérique dans la région Rhône-Alpes. *Bull. Ass. Fr. Lich. Mémoires n° 2, Les lichens bioindicateurs de la qualité de l'air*, 71-84.
- ASTA, J., 1994a - Lichens et pollutions. *ARET, Actualités aux bioindicateurs de pollution*, 6-8.
- ASTA, J. 1994b - Lichens et pollution fluorée. *Actes du Colloque " L'environnement et la santé des végétaux sur le littoral "*. SPPI, Dunkerque, 6 Avril 1994, p 89.
- ASTA, J., & GARREC, J.P., 1980 - Etude de l'accumulation du fluor dans les lichens d'une vallée alpine polluée. *Environm. Poll.*, 21, 267-286.
- ASTA, J. & LEGRAND, I., 1987 - Lichens et dépérissement des forêts. *Actes du 112ème Congr. Nat. Soc. Sav., Lyon, III*, 65-75.

- ASTA, J. & ROLLEY, F., 1999 - La qualité de l'air de l'agglomération grenobloise : cartographie à l'aide des lichens. *IVèmes journées recherche des sciences de la vie et de la santé*, 22-24 avril 1999, Grenoble, 18-19.
- BELANDRIA, G., & ASTA, J., 1986 - Les lichens bioindicateurs : la pollution acide dans la région lyonnaise. *Poll. Atm.* 109, 10-23.
- BELANDRIA, G., & ASTA, J., 1987 - Les lichens bioaccumulateurs : régression de la pollution fluorée dans la vallée de la Romanche (Isère, France). *Bull. Ecol.* 18, 117-126.
- BELANDRIA, G., 1985 - *Détection de la pollution acide par les lichens dans la région lyonnaise*. Rapport DDASS Rhône - U.J.F. Grenoble I 73p.
- BELANDRIA, G., 1986 - *Lichens et pollution atmosphérique dans la région Rhône-Alpes : biodétection de la pollution acide et fluorée, effets des polluants sur la germination des spores*. UJF Grenoble I, 160p.
- BELANDRIA, G., ASTA, J. & NURIT, F. 1989 - Effects of sulphur dioxide and fluoride on ascospore germination of several lichens. *Lichenologist*, 21, 1, 79-86.
- BELANDRIA, G., ASTA, J., & GARREC, J.P., 1991 - Diminutions of fluorine contents in lichens due to a regression of pollution in an alpine valley (Maurienne, Savoie, France) from 1975 to 1985. *Rev. Ecol. Alpine*, 1, 45-58.
- BENATT, B. 1990 - *Estimation de la pollution acide à l'aide des lichens sur le campus de l'Université de Grenoble*. 33p, 31 fig.
- BAUN-BLANQUET, J.J. 1951 - *Pflanzensoziologie*. 2ème Aufl. Wien, 631p.
- CLAUZADE, G. & ROUX, C. 1985 - Lichenoj de okcidenta Europo. Ilustrita determinlibro. *Bull. S.B.C.O.*, Numéro spécial, 893p.
- LEGRAND, I., 1986 - *Contribution à l'étude des relations entre lichens et dépérissement des forêts*. D.E.A. de Géographie Ecologie et Aménagement des Montagnes. U.J.F. Grenoble I, 68 p. + annexes.
- LEGRAND, I., 1991a - *Végétation lichénique corticole et caractéristiques physico-chimiques des écorces : relation avec la symptomatologie du dépérissement des forêts des Alpes du Nord*. U.J.F. Grenoble I, 202 p., 8 annexes.
- LEGRAND, I., 1991b - Lichens épiphytes et caractéristiques physico-chimiques des écorces: relations avec le dépérissement des forêts dans les Alpes du Nord. Résumé de thèse. *Bull. Ass. Fr. Lichénol.*, 16,2, 37-47.
- LEGRAND, I., 1992a - Le dépérissement des forêts : connaissances actuelles sur ses origines et état sanitaire des peuplements. *Bull. Ass. Fr. Lichénol.*, 17,2, 13-21.
- LEGRAND, I., 1992b - Physiologie des lichens et pollution diffuse: synthèse bibliographique. *Bull. Ass. Fr. Lichénol.*, 17, 1, 33-38.
- LEGRAND, I., 1992c - Influence de l'ozone sur l'aspect morphologique de quelques espèces lichéniques: expériences en laboratoire. *Bull. Ass. Fr. Lichénol.*, 17, 1, 29-32.
- LEGRAND, I. & ASTA, J., 1991a - Lichens épiphytes et caractéristiques physico-chimiques des écorces : relations avec le dépérissement des forêts dans les Alpes du Nord. *Actes du 116ème Congrès National des Sociétés Savantes*, Chambéry, 29 avril - 4 mai 1991. 129-146
- LEGRAND, I. & ASTA, J., 1991b - Lichens épiphytes et caractéristiques physico-chimiques des écorces dans les forêts dépérisantes. *Journées de Travail DEFORPA, 8-10 Octobre 1991, Pulnoy* 2p.
- LEGRAND, I. & ASTA, J., 1992 - Flore épiphyte et écorces en relation avec le dépérissement des forêts.. *Pollution atmosphérique et dépérissement des forêts dans les montagnes françaises. Programme DEFORPA 1992*, 317-319.
- LEGRAND, I. & ASTA, J. 1993 - Le dépérissement observé en Isère sur sapin et épicéa : relations avec les caractéristiques physico-chimiques des écorces. *Ann. Sc. For.*, 50, 235-247.
- LEGRAND, I., ASTA, J., & GOUDARD, Y., 1989 - Flore lichénique épiphyte et dépérissement : analyses préliminaires et premières indications. *Journées de travail DEFORPA, 2 & 3 Mars 1989, Nancy*, 10.0.1-10.0.4.
- MOREL, S. & VILLARD, H. 1993 - *Pollution automobile et forêt dans la vallée de Chamonix*, 166 p. Maîtrise de Géographie, Institut de Géographie Alpine, Grenoble.
- OZENDA, P. & CLAUZADE, G., 1970 - *Les lichens. Etude biologique et flore illustrée*. Masson, 801p.
- PIERRE, L. 1994 - *Les lichens bioindicateurs de la qualité de l'air dans le sud de l'agglomération grenobloise*. 20 p, 10 annexes. MBOP, UJF Grenoble I.
- PURVIS, O.W., COPPINS, B.J., HAWKSWORTH, D.L., JAMES, P.W. & MOORE, D.M. 1992 - *The lichen flora of Great Britain and Ireland*. Natural history museum publications in association with the British Lichen Society, 710p.
- ROLLEY, F. & ASTA, J. 1998 - Les lichens et la qualité de l'air. Cartographie de la ville de Grenoble. *Séminaire sur l'Information Géographique*. Montpellier, 15-16 Décembre 1998. Poster.
- VAN HALUWYN, C., ASTA, J., BEGUINOT, J., BOTINEAU, M., DERUELLE, S., LEROND, M., & ROUX, C., 1986 - Lichens et environnement. Quelques travaux français depuis 1970. In Progrès récents en lichénologie, *Journées d'Etudes du 24 Janvier 1986. Bull. Soc. Bot. Fr.*, 133, *Actualités Botaniques*, 1986-2, 81-112.

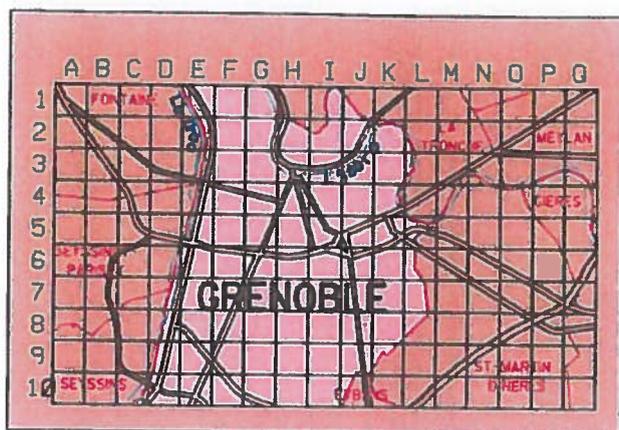


FIGURE 1

MAILLAGE UTILISE POUR LA CARTOGRAPHIE DE L'IPA :
VILLE DE GRENOBLE

maillage 500m=500m ; principaux axes routiers ; limites de communes ; rivières



FIGURE 2

VILLE DE GRENOBLE
33000 arbres géoréférencés,

en fond de plan : les rues et les rivières
(extrait de la base de données graphiques
du bureau du plan, mairie de Grenoble)

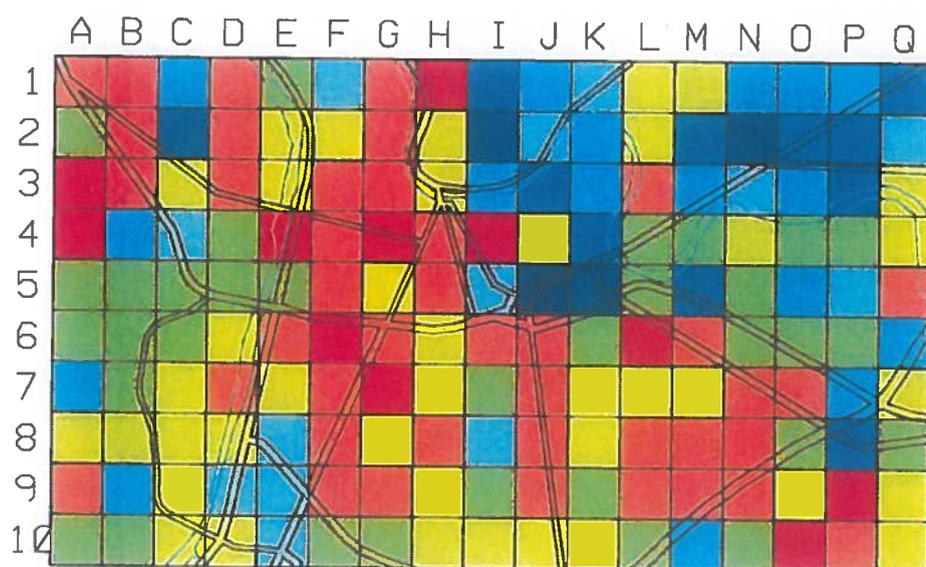


FIGURE 3

CARTOGRAPHIE DE L'IPA

- $0 \leq IPA < 5$
- $5 \leq IPA < 10$
- $10 \leq IPA < 15$
- $15 \leq IPA < 20$
- $20 \leq IPA < 25$
- $25 \leq IPA < 30$
- $30 \leq IPA < 35$
- $35 \leq IPA < 40$
- $40 \leq IPA < 45$
- $45 \leq IPA < 50$
- $50 \leq IPA$



FIGURE 4 Classes d'IPA de 10 en 10



FIGURE 5 IPA en 3 classes : 0-10 , 10-25 , >25

figures 4 et 5 : les valeurs d'IPA s'affichent dans chaque maille

VUE RAPPROCHEE DE QUELQUES SITES D'OBSERVATIONS



FIGURE 1 arbres de parc

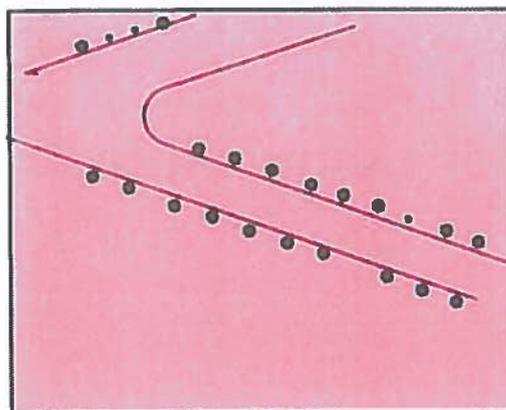


FIGURE 2 arbres d'allignements

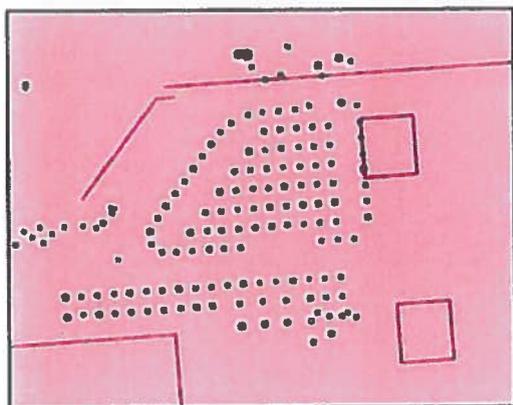


FIGURE 3 arbres sur parking

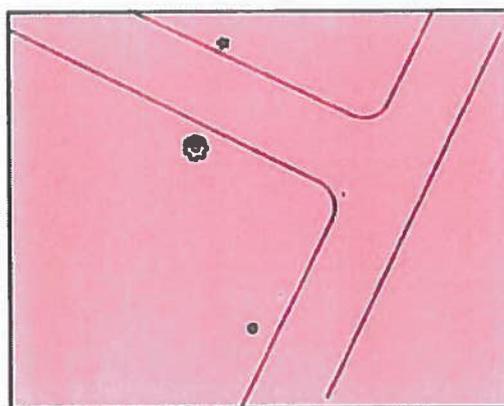


FIGURE 4 arbres isolés sur trottoirs

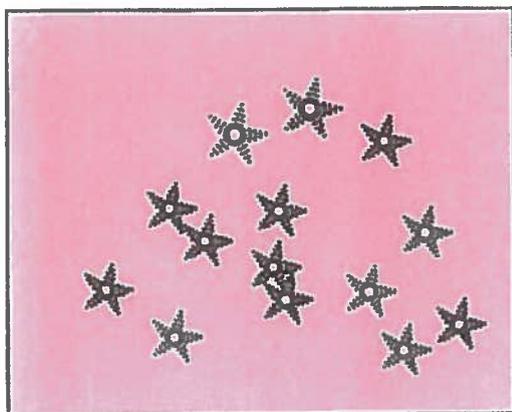


FIGURE 5 bosquet de résineux

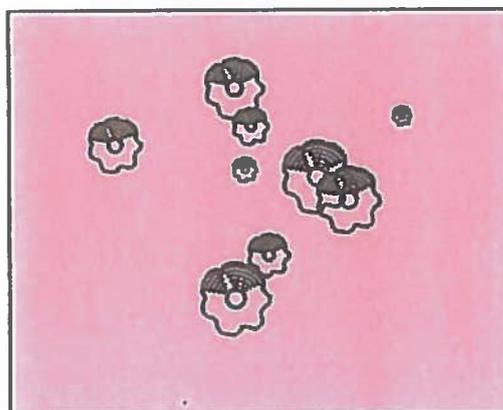
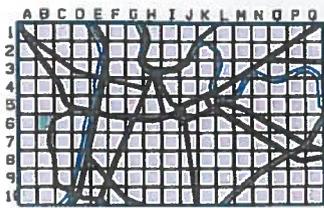


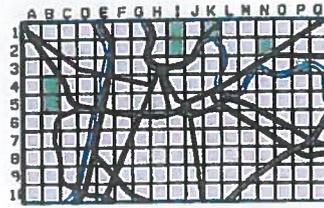
FIGURE 6 bosquet de feuillus

LES LICHENS EPIPHYTES DE L'AGGLOMERATION GRENOBLAISE

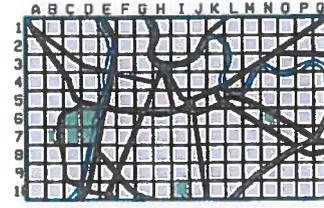
ANAPTYCHIA CILIARIS



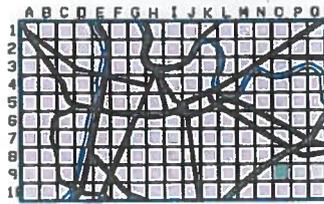
CLADONIA FIMBRIATA



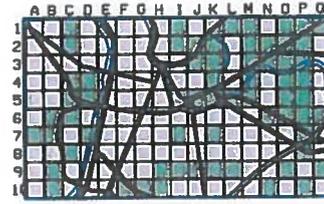
LECANORA ALLOPHANA



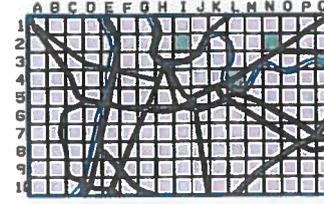
BRYORIA FUSCESCENS



EVERNIA PRUNASTRI



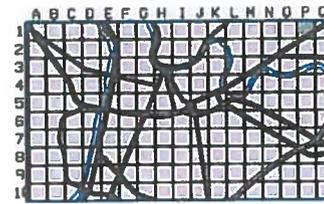
LECANORA ARGENTATA



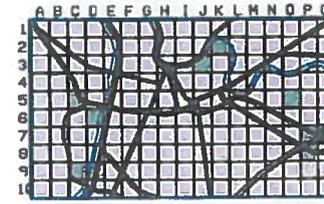
BUELLIA PUNCTATA



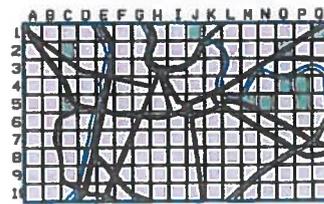
GRAPHIS SCRIPTA



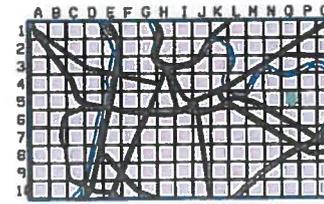
LECANORA CARPINEA



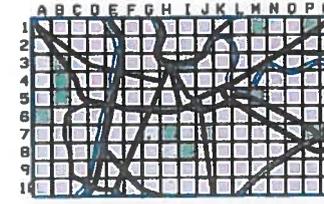
CANDELARIA CONCOLOR



HYPERPHYSICIA ADGLUTINATA



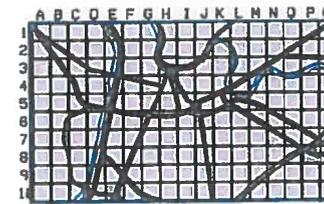
LECANORA CHLAROTERA



CANDELARIELLA XANTHOSTIGMA



HYPOCENOMYCE SCALARIS



LECANORA CONIZAEIDIDES



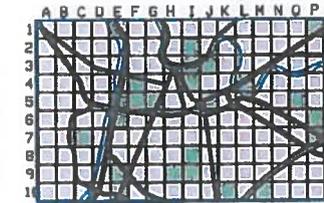
CLADONIA CHLOROPHAEA



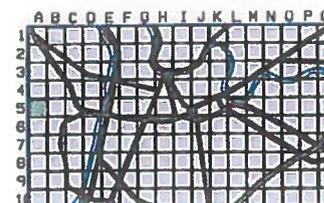
HYPOGYMNIA PHYSODES



LECANORA DISPERSA



CLADONIA CONIOCRAEA



HYPOGYMNIA TUBULOSA

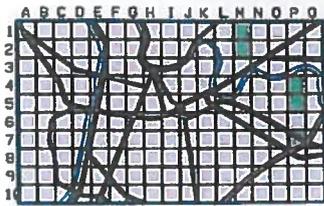


LECANORA EXPALLENS

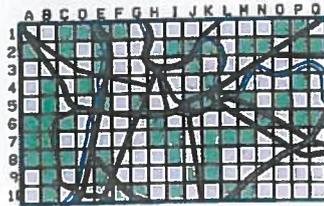


LES LICHENS EPIPHYTES DE L'AGGLOMERATION GRENOBLAISE

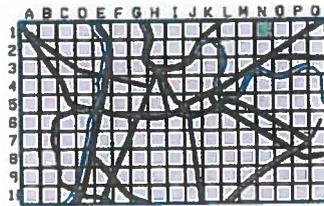
LECANORA INTUMESCENS



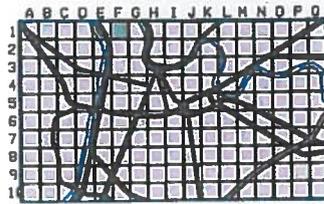
PARMELIA ACETABULUM



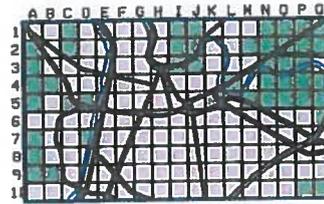
PARMELIA REVOLUTA



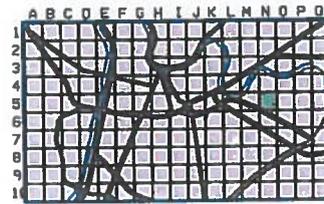
LECANORA MUGHICOLA



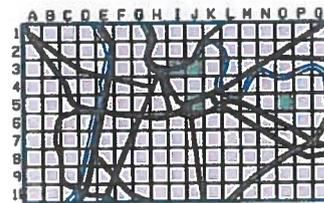
PARMELIA CAPERATA



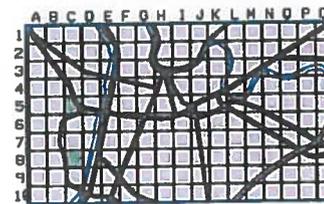
PARMELIA SUBARGENTIFERA



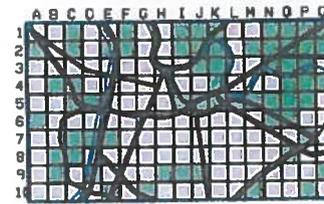
LECANORA MURALIS



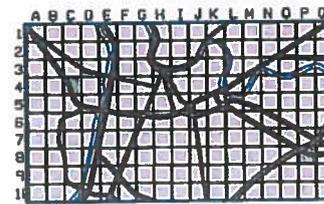
PARMELIA EXASPERATA



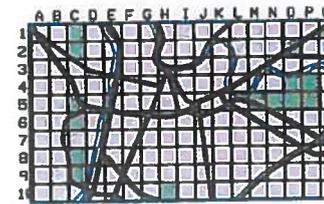
PARMELIA SUBRUDECTA



LECIDEELLA ELAEOCHROMA



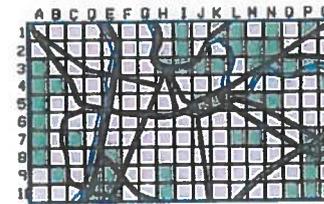
PARMELIA EXASPERATULA



PARMELIA SULCATA



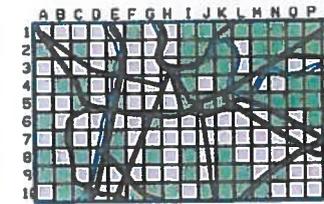
LEPRARIA INCANA



PARMELIA GLABRA



PARMELIA TILIACEA



LEPRARIA LATEBRARUM



PARMELIA GLABRATULA



PERTUSARIA ALBESCENS



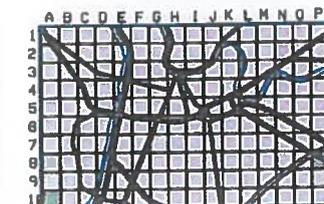
OPEGRAPHA ATRA



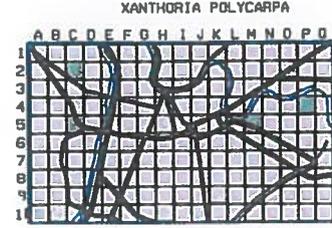
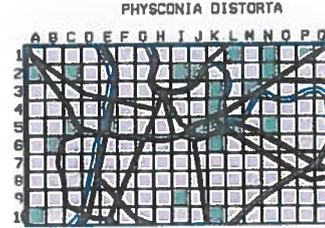
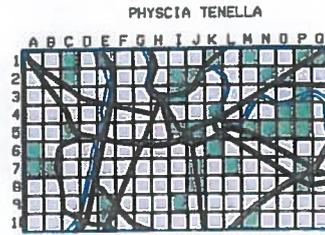
PARMELIA PERLATA



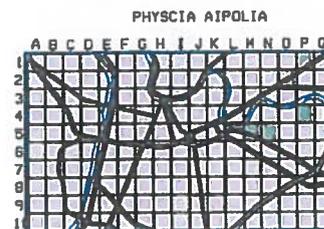
PERTUSARIA PERTUSA

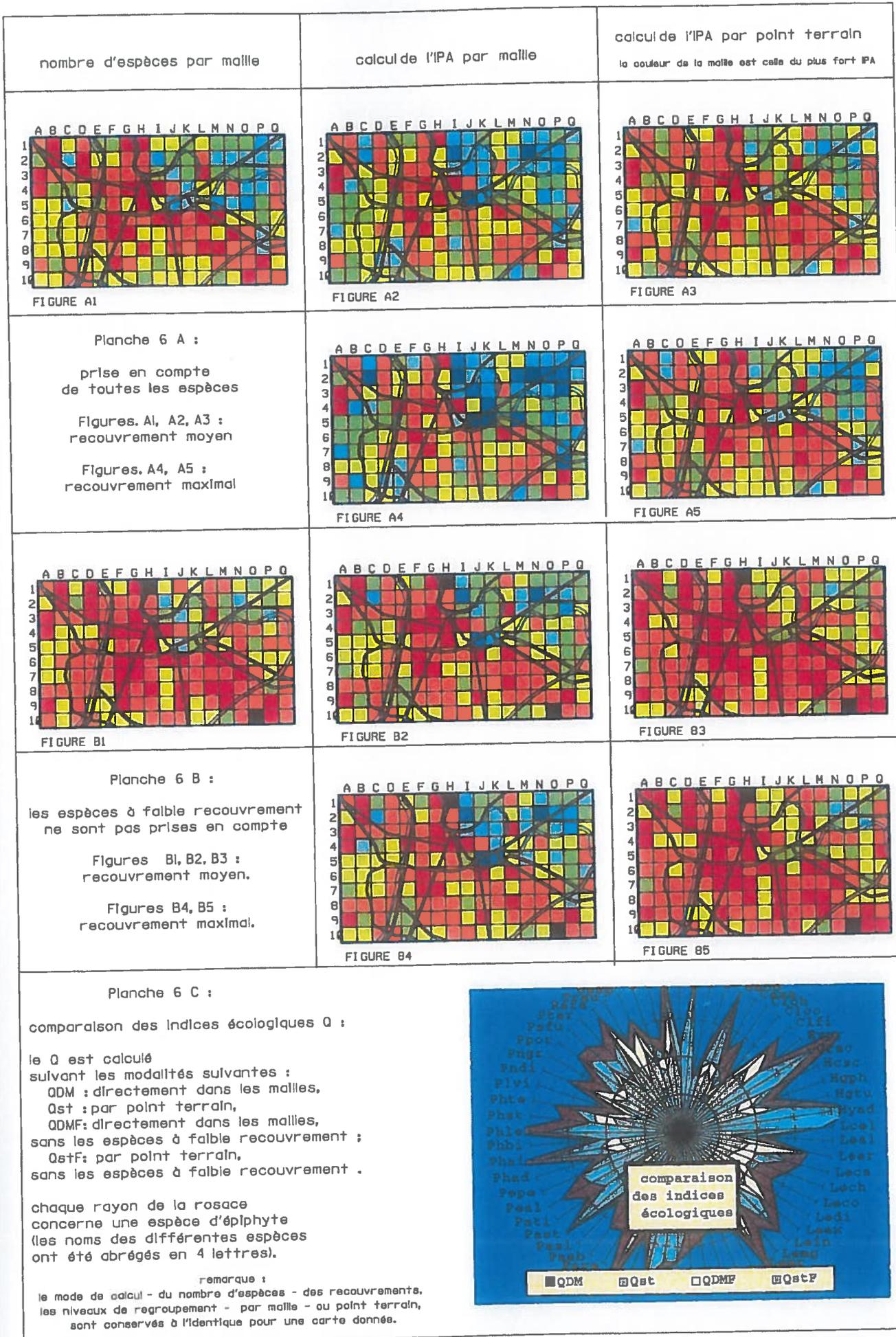


LES LICHENS EPIPHYTES DE L'AGGLOMERATION GRENOBLOISE



AUTRES EPIPHYTES :





LABORATORY CULTURE
AND THE FORMATION OF
LICHENS AND CL. P. P. P.

RESUMES DES POSTERS

**LABORATORY CULTURES OF LICHENS:
THALLUS FORMATION OF *CLADONIA FIMBRIATA* FROM
SOREDIA AND *CL. FURCATA* FROM TISSUE FRAGMENTS.**

Elfie STOCKER - WÖRGÖTTER

University of Salzburg, Institute of Plant Physiology
A-5020 SALZBURG, Austria/Autriche

The development of soredia of *Cladonia fimbriata* was studied by cultivation on soil substratum. The basal squamules (thallus horizontalis) were formed by a sequence of stages already known from cultivation of foliose lichens. Further development resulted in the formation of the thallus verticalis. Podetia carrying initials of fruiting bodies grew up from the established basal squamules within a time span of 1 to 3 months. Corticated squamules with well developed podetia were formed after an incubation time of at least a half year.

Further cultures were conducted with the related *Cladonia furcata*. Tissue cultures (developments of incubated thallus fragments) provided a similar sequence of developmental stages as resynthesis cultures or cultures with vegetative diaspores. The results with *Cl. furcata* showed that this lichen living in the natural environment in strong competition with higher plants, had a very effective regeneration capacity. Segments of the thalli redifferentiated into mature squamules and podetia within a time interval of 6 to 7 months. Thallus morphogenesis of both *Cladonia* species was studied as a continuous process in laboratory controlled cultures and documented by micro- and macrophotography.

LICHENS : MODELS TO STUDY THE ADAPTATION TO EXTREME HIGH MOUNTAIN ENVIRONMENT

Juliette ASTA*, Christine JUGE**, Elizabeth GOUT***
and Richard BLIGNY***

* Centre de Biologie Alpine, Université Joseph Fourier Grenoble I
BP 53 - 38041 GRENOBLE CEDEX

** Université François Rabelais, Tours

*** Laboratoire de Physiologie Cellulaire Végétale et de Résonance Magnétique en Biologie et Médecine
Centre d'Etudes Nucléaires de Grenoble - BP 85 -38041 GRENOBLE CEDEX

STUDIED LICHEN SPECIES

6 species have been studied : *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Cetraria nivalis* (L.) Ach., *Cladonia rangiferina* (L.) Ach., *Peltigera aphthosa* (L.) Willd., *Collema tenax* (Sw.) Ach. and *Xanthoria elegans* (Link.) Th. Fr. Photographs show a vertical section in a gelatinous lichen (*Collema* with *Nostoc*, cyanobacteria) with homoimerous structure and in a foliose lichen (*Xanthoria*), with heteromerous structure.

METHODS

Studied of water relations, photosynthesis and respiration (measured in oxygene chamber), contents of main soluble carbohydrates, organic acids and energy-P compounds (identified by ³¹P and ¹³C NMR spectroscopy).

RESULTS

It has been observed that :

1) The so called "dry" lichens contain 8-15% of matter. The water inhibition of lichens is a very rapid phenomenon that increases by 190 to 39% the lichen "dry" weight. Absorption and dessication depend on the species of lichens and on other field factors (light, temperature, moisture...).

2) Fungal and algal partners of lichen thallus give to these symbiotic organisms respiratory and photosynthetic activities that mimic what is observed for photosynthetic higher plant tissues. Before imbibition no significance of exchanges were noticed. Long-time immersion restrains photosynthesis and respiration. The values of saturating light intensities for photosynthesis range between 5 000 and 10 000 lux depending on lichen species. Photosynthetic activities change with lichen species : *Peltigera aphthosa*, *Cetraria islandica*, *Xanthoria elegans* and *Collema tenax*, *Cladonia rangiferina* and *Cetraria nivalis*. We observed that the response of respiration and photosynthesis to inhibitors is similar in lichens compared to other plant materials. As soon as free matter is present in lichenic tissues, the synthesis of fresh material starts. Under light conditions and particularly at low temperature, the photosynthetic activity widely overcomes the respiration :

- at 20°C the ratio of carbohydrates is about 70% for synthesis and 30% for respiration,
- at 0°C, it is about 90 % for synthesis and 10% for respiration.

3) The lichenic concentration of the main energy compounds (NTP, Glc-6-P, sucrose, etc.) remained about the same in dry and wet lichens. There was no major mineral deficiencies since ³¹P and ¹³C NMR spectra show a pretty good abundance of free Pi and P-compounds including glucose-6-P and NTP. We also noticed the presence of sucrose, aminoacids (glutamine, glutamate) and high amounts of mannitol. The presence of mannitol has already been reported in different studies. At is proposed that this carbohydrate could protect tissues against the consequences of extreme drought and sudden high-range variations of temperature. As a matter of fact it was observed for the first time that cell energy compounds like glucose-6-P and NTP remained present in apparently dry lichens. This could explain why almost immediatly after the inhibition of tissues by water.

CONCLUSION

Taken together, these observations help under standing how lichen are adapted to high mountains conditions: drough sudden and high amplitude variations of temperature, etc. Thus, it is clear that as soon as water imbibits lichen thallus during the day (rain, melting ice), the synthesis activity of cell compounds starts sustaining the pioneer feature of these vegetals.

LICHENS ET COLONISATION

Juliette ASTA

Centre de Biologie Alpine, Université Joseph Fourier Grenoble I
BP 53 - 38041 GRENOBLE CEDEX

Par leur capacité à coloniser les biotopes les plus inhospitaliers sous les climats les plus rudes, les lichens jouent un rôle de premier plan comme pionniers dans l'établissement de la végétation sur les surfaces rocheuses nues, sur les sols en cours d'élaboration, etc.

Le poster présente le résumé et l'illustration de diverses études entreprises sur l'installation des lichens et la colonisation du substrat.

I COLONISATION DU SOL (en collaboration avec Letrouit, Paris VI)

Objectif:

Suivi de la colonisation d'un talus de piste de ski (La Plagne, Savoie) par un lichen (*Baeomyces rufus*) et une mousse (*Pogonatum urnigerum*) depuis 1982.

Méthodes utilisées:

Sur le terrain: observations de parcelles (0,50 x 0,25m) localisées le long du talus; photographies et calques de chaque parcelle (de 1 à 10).

En laboratoire: étude structurale du complexe sol-lichen-mousse; observation de coupes sériées et colorées et de lames minces.

- Résultats :

L'exemple de la parcelle n°3 est présenté. On constate que *Baeomyces* est progressivement envahi par les pieds de mousse.

Baeomyces colonise le sol le premier par développement simultané de nombreux thalles. Le thalle présente 3 strates :

- un encroûtement superficiel formé de squamules juxtaposées qui contiennent les algues,
- un feutrage mycélien hypogé qui joue un rôle dans la stabilisation du "mini-sol" formé, son aération et sa capacité de rétention en eau,
- des rhizomorphes.

Pogonatum se caractérise par une stratégie de colonisation différente. Il présente un appareil souterrain à croissance rapide qui se développe plus profondément que le lichen.

- Conclusion et discussion:

Il n'y a pas de véritable compétition entre mousse et lichen en profondeur, chaque végétal occupant une strate différente du sol.

Par contre, les pousses feuillées de la mousse, en se développant, désorganisent les thalles. A ce stade et en surface, il y a donc antagonisme entre mousse et lichen.

Des analyses pédologiques fines sont effectuées afin de comprendre l'action réelle de chacun des protagonistes dans l'élaboration du "mini-sol" formé.

II COLONISATION SUR ROCHES CALCAIRES (en collaboration avec Brun, Cemagref, Grenoble)

Le problème posé: Peut-on utiliser des lichens dans le camouflage d'un front de carrière?

Site d'étude : carrière calcaire de Marchaux, près de Besançon (Doubs).

Méthodes :

Lichens utilisés, choisis en fonction de leur écologie, de la typologie et de l'exposition de la carrière. Suivi d'une trentaine de placettes (0,50 x 1 km) préparées avec différents types de support (mortier, terre végétale, bitume, colle, glue, avec ou sans engrais ...). Transplants de lichens entiers (collés à l'araldite et cimentés) et ensemencement de lichens broyés (diamètre des fragments : 1 mm).

Résultats :

1) Les lichens des transplants se sont bien comportés puisque les thalles ont progressé suffisamment pour passer du support à la roche en place (ex. : thalles de *Xanthoria calcicola* *Caloplaca aurantia*);

2) Quant à la colonisation à partir des broyats de lichens, certains milieux (ex. : colle et terre végétale) la favorisent davantage que d'autres. Ainsi, une bouture de *Xanthoria calcicola* implantée en 1982 d'un diamètre de 1mm est passée en 1986 à un diamètre de 5 mm.

Ces premiers résultats ne permettent pas d'envisager à brève échéance une application pratique efficace. Mais, bien que modestes, ces essais qui restent encore les premiers du genre montrent qu'il est possible de réaliser des cultures de lichens sur substrat rocheux, même dans des conditions difficiles. Il n'est donc pas exclu de pouvoir mettre au point des techniques permettant une application à grande échelle.

COLONISATION DE QUARTZITES EN MILIEU ALPIN PAR RHIZOCARPON GEOGRAPHICUM (L.) DC, LICHEN CRUSTACE SAXICOLE

Juliette ASTA*, Marie-Agnès LETROUIT** et Jean WAGNER**

*Centre de Biologie Alpine, Université Joseph Fourier Grenoble I BP 53 - 38041 GRENOBLE CEDEX

**Laboratoire de Cryptogamie, Université Paris VI, Paris.

Dans le cadre général d'une étude concernant l'impact de l'aménagement d'une station de montagne sur la végétation, un suivi de la colonisation de blocs de quartzites par *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC. et de son mode de croissance a été commencé à partir de 1982.

SITE ETUDE

L'étude a été réalisée sur blocs de quartzites localisés au col de la Forcle, Aime-La-Plagne, Savoie, Alpes françaises, à 2270 m d'altitude.

MATERIEL ET METHODE D'ETUDE

L'espèce observée, *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC, est une espèce crustacée saxicole dont les thalles adultes sont caractérisés par la présence d'un hypothalle noir, bien visible à la périphérie, formé par le champignon seul et une partie centrale du thalle constituée de compartiments ou aréoles jaunes contenant les algues symbiotiques. Cette partie centrale est limitée par une marge continue et présente de nombreuses apothécies noires. Cette espèce est très utilisée en lichénométrie, technique de datation basée sur l'affirmation que l'âge du thalle est proportionnel au diamètre de ce dernier.

RESULTATS DES OBSERVATIONS

Les premiers stades de colonisation

Dans un premier stade se forment les initiums du thalle, filaments mycéliens noirs issus de la germination des spores lichéniques. Dans une deuxième étape, ces filaments capturent les algues libres et apparaît ainsi la première aréole. Puis se forment de nombreuses hyphes noires hypothalliques: un jeune thalle est ainsi constitué. Nous avons découvert que le développement du thalle pouvait se poursuivre selon trois scénarios combinant quatre phénomènes fondamentaux.

Les quatre phénomènes fondamentaux

- 1) Croissance de l'aréole. On peut remarquer la formation de craquelures qui délimitent des "aréoles secondaires" ainsi que l'apparition d'apothécies.
- 2) Apparition de nouvelles aréoles sur l'hypothalle. Ce phénomène peut s'observer sur des thalles de tout âge.
- 3) Confluence des aréoles d'un même thalle.
- 4) Fusion de thalles par leur hypothalle.

Les trois scénarios

1) Le premier scénario se caractérise par la densité des germinations et des jeunes thalles sur la roche: le grand développement de l'hypothalle arachnoïde, la fréquence du phénomène de fusion des thalles qui permet un recouvrement rapide de la roche, la constitution d'une marge unique.

Ce scénario qui est, de loin, le plus fréquent des trois, combine les phénomènes 1, 2, 3 et 4, ce dernier jouant un rôle fondamental dans le recouvrement de la roche.

2) Dans le cas du deuxième scénario, on remarque: la dispersion des germinations et des jeunes thalles sur la roche, la croissance de l'aréole initiale qui reste unique un certain temps, la formation de nouvelles aréoles sur l'hypothalle actif.

Ce scénario met en jeu les phénomènes 1, 2 et 3 et tout à fait exceptionnellement le phénomène 4.

3) Le troisième scénario diffère des précédents par des thalles de petite taille, isolés sur la roche, un hypothalle mince et peu actif, une partie centrale craquelée sans hypothalle visible, de nouvelles aréoles rares à croissance faible, la confluence exceptionnelle de thalles sans fusion véritable.

Ce scénario se réduit pratiquement au phénomène 1, les phénomènes 2 et 3 étant accessoires.

LE DEVELOPPEMENT ULTERIEUR

Il peut se poursuivre soit par la formation exceptionnelle de grands thalles, soit par la dégénérescence et la mort des thalles pouvant survenir à n'importe quel stade du développement.

CONCLUSION

Jusqu'ici la croissance de *Rhizocarpon geographicum* était considérée comme résultant d'une croissance marginale régulière dans le temps. Le présent travail montre que d'autres processus de croissance efficaces interviennent dans les premiers stades de développement du thalle. Le plus important de ces processus, d'un point de vue écologique (recouvrement de la roche), est celui de la fusion des thalles que l'on rencontre dans le scénario 1.

Ceci pourrait expliquer en partie pourquoi les courbes de croissance taille/temps montrent que la croissance moyenne diamétrale est plus rapide les premières années.

On doit noter aussi que le premier scénario de développement conduit à des thalles "grands et jeunes" tandis que les scénarios 2 et 3 aboutissent à des thalles "petits et vieux".

Deux phénomènes semblent en contradiction avec la lichénométrie : l'existence de thalles "petits et vieux" (scénarios 2 et 3) ainsi que la fusion des thalles (scénario 1), qui est un phénomène aléatoire. A cela on peut répondre que la technique la plus utilisée en lichénométrie est basée sur l'observation des plus grands thalles d'un site, ce qui exclut de fait les petits thalles des modes 2 et 3. Quant à la fusion des thalles, ce phénomène ne jouerait que dans les limites statistiquement compatibles avec la lichénométrie.

LICHENS ET ECORCES, BIOINDICATEURS DE POLLUTION ATMOSPHERIQUE DANS LA REGION RHONE-ALPES

Juliette ASTA, Gladys BELANDRIA et Isabelle LEGRAND

Centre de Biologie Alpine, Université Joseph Fourier Grenoble I
BP 53 - 38041 GRENOBLE CEDEX

Les lichens constituent les meilleurs indicateurs biologiques de la pollution qui soient dans l'état actuel de nos connaissances, en raison de leur longévité, de leur croissance lente, de leur fonction photosynthétique continue, de leur grand pouvoir d'accumulation et de leur état de dépendance vis-à-vis de l'atmosphère. Trois types d'études sont présentés dans le poster: pollution acide, pollution fluorée et pollution diffuse.

1. LICHENS ET DETECTION DE LA POLLUTION ACIDE

La pollution due au SO₂ modifie la flore lichénique épiphyte en faisant disparaître des espèces sensibles et en permettant le développement d'espèces résistantes.

L'étude de la détection de la pollution acide à l'aide des lichens selon la méthode de Hawksworth et Rose (1970) a été réalisée dans la région lyonnaise en 1984. 6 zones de pollution ont été reconnues, allant de 40 à 170 µg/m³. Les résultats montrent que la pollution estimée est supérieure aux teneurs de SO₂ de l'air mesurés entre 1980 et 1984 (moyennes mensuelles hivernales) mais en corrélation très nette avec la pollution, plus élevée, mesurée entre 1971 et 1979. Il y a donc un décalage d'environ quatre années entre la valeur estimée à partir des lichens et le taux très faible indiqué en 1984 par les capteurs. Ces travaux mettaient en évidence, pour la première fois en France, et de façon statistique, que la végétation lichénique une fois atteinte par la pollution ne retrouve que lentement ses traits initiaux alors même que les nuisances disparaissent. (On donne à ce phénomène de retard le nom d'hystérésis). En 1990, la présence de nombreux thalles d'*Usnée* (espèce très sensible) de quelques centimètres de longueur a été décelée sur le campus universitaire de Grenoble. La recolonisation par les lichens en zones dépolluées est en train de s'effectuer.

2. LICHENS ET DETECTION DE LA POLLUTION FLUOREE

La détection de la pollution fluorée a été réalisée dans des vallées alpines (Maurienne et vallée de la Romanche) où des émissions de fluor dans l'atmosphère sont provoquées par des usines d'aluminium. Le fluor s'accumule dans les thalles de lichens et l'accumulation, que l'on peut analyser à l'aide d'une électrode spécifique, est le reflet du niveau de pollution de l'air et de ses variations dans l'espace et dans le temps.

La méthode utilisée consiste en une minéralisation des échantillons et le dosage du fluor par électrode spécifique dans les lichens récoltés (*Xanthoria parietina*, *Peltigera canina*, *Cladonia* gr. *pyxidata*, *Umbilicaria pustulata*, etc.). Dans la vallée de la Romanche, des cartes établies selon cette méthode en 1976 et 1984 ont mis en évidence une relation avec la baisse de pollution très marquée dans cette vallée. Dans la vallée de la Maurienne, les résultats du suivi réalisé sur 11 années (de 1975 à 1985) montrent une baisse de la concentration en fluor dans les thalles de lichens corticoles, terricoles et saxicoles en relation avec la diminution de la teneur en fluor de l'atmosphère.

En conclusion, dans les deux vallées, la baisse de concentration en fluor des thalles est bien le reflet du niveau de pollution atmosphérique.

Cependant, l'accumulation du fluor dans les lichens varie secondairement selon:

1. les espèces lichéniques; 2. la localisation des stations de prélèvement; 3. les conditions climatiques (en particulier les fortes précipitations entraînent un lessivage du fluor des lichens).

3. LICHENS ET POLLUTION DIFFUSE

Dans le cadre du programme européen DEFORPA, les recherches en lichénologie ont été conduites selon deux directions: la mise en évidence des changements éventuels de la flore et de la végétation lichéniques sur les arbres dépérissants (sapin et épicéa) et celle des modifications des caractéristiques physico-chimiques des écorces.

Méthodes:

1) Appréciation du dépérissement des arbres: -épaisseur des trois derniers cernes (0-3 mm, 4-5, 6-7, 8-45 mm); -pourcentage de perte d'aiguilles (0%, 5-10%, 15-30%, + 35%); -pourcentage de couleur anormale du houppier (0%, 0-25%, 25-60%).

2) Relevés de la flore lichénique: des espèces et des groupes d'espèces ont été choisis: *Hypogymnia physodes*, *Pseudevernia furfuracea*, *Platismatia glauca*, genre *Usnea*, genre *Bryoria*, lichens crustacés, genre *Lepraria*, *Lobaria pulmonaria*; appréciation du recouvrement moyen global (RMG): recouvrement moyen de chaque espèce (en %) sur l'ensemble des arbres observés.

3) Prélèvement et analyse des écorces: mesure du pH et de la conductivité en laboratoire, sur des cylindres d'écorce de 2 cm de diamètre d'une épaisseur de 2 à 3 mm (partie superficielle de l'écorce, non broyée).

4) Analyse statistique des relations existant entre les critères de dépérissement, le recouvrement des espèces lichéniques et les caractéristiques des écorces.

Les résultats ont montré:

1) Sur les relations entre lichens et dépérissement :

- que la répartition des espèces lichéniques étudiées n'est pas liée aux critères de dépérissement des arbres,
- on observe une relation entre lichens et acidité d'écorce: ainsi *Hypogymnia physodes* est plus abondant sur les arbres à écorce plus acide, et les lichens crustacés se développent mieux sur les arbres à écorce moins acide.

2) Sur les relations entre écorces et dépérissement:

- épaisseur des trois derniers cernes: sur sapin, le pH de l'écorce diminue avec l'épaisseur des cernes, donc l'acidité augmente avec le dépérissement; sur épicéa, la conductivité est plus faible pour les arbres à cernes étroits;

- pourcentage de perte d'aiguilles: sur sapin, les arbres très défoliés ont une écorce plus acide; les arbres les plus défoliés ont une conductivité d'écorce plus faible;

- pourcentage de couleur anormale du houppier : sur sapin, les arbres de plus de 25% d'aiguilles de couleur anormale ont une écorce plus acide et une conductivité plus faible que celle des arbres sains.

En conclusion, les lichens ne sont pas aussi sensibles à la pollution diffuse qu'ils le sont à la pollution chronique de proximité. Par contre, les écorces sont d'excellents indicateurs de l'état de dépérissement des arbres, les arbres dépérissants ayant une écorce plus acide et une conductivité plus faible que celle des arbres sains.

ENJEUX ET PERSPECTIVES DE L'UTILISATION DES LICHENS POUR LA SURVEILLANCE DE LA QUALITE DE L'AIR : TROIS EXEMPLES DANS LE BASSIN PARISIEN

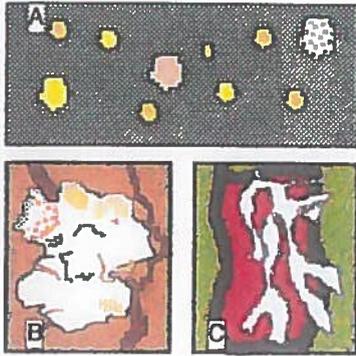
par S. Déruelle, F. Guilloux et M.A. Letrouit-Galinou.

Equipe de Lichénologie, Laboratoire d'Ecologie, Université Pierre et Marie Curie BP 33 75252 PARIS cedex 05

LES LICHENS, BIOINDICATEURS DE LA QUALITE DE L'AIR

Lorsque le nombre des capteurs est réduit ou lorsque leur répartition est inégale, il peut être utile de compléter leurs données chiffrées par les indications fournies par des bioindicateurs. Parmi ceux-ci les lichens, du fait de certains caractères biologiques, sont des indicateurs particulièrement fiables et sensibles.

Les lichens qui ont des formes variées, sont plus ou moins adhérents au support. Plus la surface de contact est réduite, plus la dépendance à l'air est grande.



Les lichens crustacés (A) sont intimement collés au support. Les lichens foliacés (B), en forme de feuilles, y adhèrent peu. Les lichens fruticuleux (C), y sont attachés par un disque étroit.

Les lichens sont des champignons (filaments de la figure du haut à droite) vivant en symbiose avec des algues microscopiques (cellules vertes) qui leur fournissent des sucres. Il en résulte une croissance lente et une faible capacité de récupération.

REPRODUCTION	ASSIMILATION ET ABSORPTION	DIFFERENCIER ANATOMIQUES / FEUILLES / THALLES	RISQUE
<p>SPOROPORES</p> <p>Spores séchées de quelques minutes</p>	<p>AIR</p> <p>Alimentation par l'air de la partie ou de l'extrémité des filaments. Absorption osmomotrice par le thalle. Ni racines ni vaisseaux.</p>	<p>Muricage absorbant</p> <p>Les poils</p> <p>Phénols et autres les polluants</p> <p>Pourriture piégée entre les filaments</p>	<p>Les lichens sont sensibles à l'acidité</p> <p>Les lichens sont sensibles à l'acidité</p>
<p>PHENOLANES</p> <p>Graines à échappement dans les indices en décroissance permanent dans le sol</p>	<p>ABSORPTION</p> <p>Transport par sénes transpiration dans les vaisseaux</p> <p>Alimentation par l'air (Nutrition Absorption sélective par les racines)</p>	<p>En cuticule, imperméable, empêcher l'eau de pénétrer</p> <p>Les lichens sont sensibles à l'acidité</p> <p>Les lichens sont sensibles à l'acidité</p>	<p>Les lichens sont sensibles à l'acidité</p> <p>Les lichens sont sensibles à l'acidité</p>

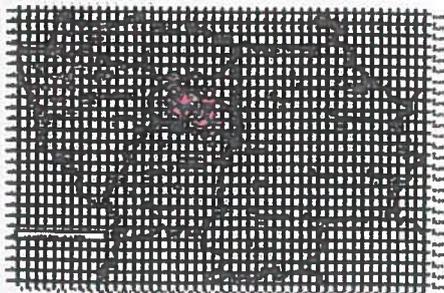
Certaines particularités structurales et biologiques des lichens en font de vrais pièges à polluants

Selon leur nature, les polluants agissent différemment sur les lichens, ce qui permet d'utiliser plusieurs méthodes de bioindication, les unes basées sur l'étude des individus, les autres sur l'observation des peuplements lichéniques.

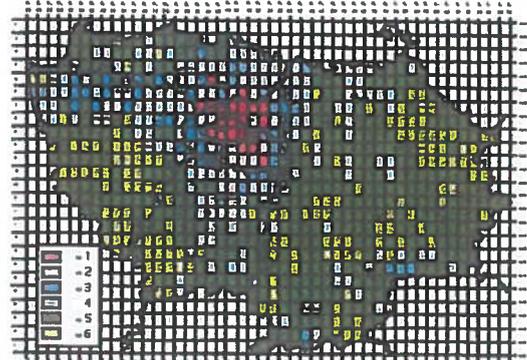
	POLLUANT	TECHNIQUE DE BIOINDICATION
INDIVIDUS	<p>AIR</p> <p>APAH D'ATTEINTES METABOLIQUES</p> <p>Les polluants s'accumulent dans le lichen sans le laver, au moins jusqu'à un certain seuil</p>	<p>Analyses spatiales des individus en cause</p>
	<p>LIQUIDES</p> <p>DE ATTEINTES METABOLIQUES</p> <p>Le plus toxique, la respiration, agit sur les cellules lichéniques</p> <p>la perméabilité cellulaire</p> <p>Effets sur la croissance et la reproduction</p>	<p> dosage des pigments, mesure des acides gras</p> <p> dosage des ions</p> <p> mesure de la conductivité (force de l'ionisme)</p> <p> mesure de la teneur en matière des lichens</p>
POPULATIONS	<p>CHANGEMENTS DE LA VEGETATION LICHENIQUE</p> <p>Le nombre d'espèces</p> <p>de composition floristique</p> <p>des peuplements lichéniques</p> <p>Ces modifications surviennent en fonction du taux de pollution dans l'air</p>	<p>Qualité floristique de la végétation de l'air</p> <p>Mise au point d'indices comparatifs (sur les caractéristiques de la végétation de l'air)</p>

TROIS APPLICATIONS DE LA BIOINDICATION LICHENIQUE DANS LE BASSIN PARISIEN

1. La pollution acide globale en Ile de France



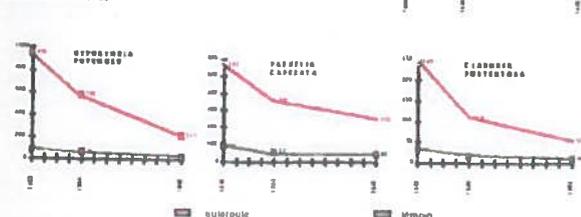
Les capteurs mesurant la pollution globale ou le SO2 sont peu nombreux et concentrés dans les limites des anciens départements de la Seine et dans la région de Mantes/Les Mureaux (hiver 1988/89)



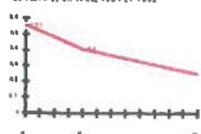
L'étude de la flore lichénique corticole, connue pour sa sensibilité à la pollution acide permet de cartographier celle-ci dans toute l'île de France en utilisant une échelle allant d'une zone 6 non polluée à une zone 1, étant ou ayant été fortement polluée. Le calage sur les données des capteurs permet de passer d'une carte comparative de la qualité de l'air à une carte estimative.

2. Evolution de la pollution par le Pb d'origine automobile en bordure de l'Autoroute A6, entre 1981 et 1993

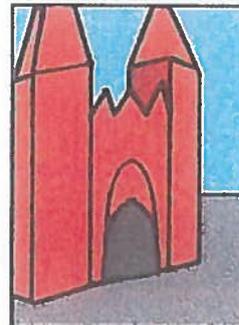
L'introduction de composés de plomb dans l'essence comme additifs a débuté en 1924. Elle a posé des problèmes de santé publique. En France, à partir de 1978, le taux en a été limité à 0,53 g par litre, puis, en 1981, à 0,42 g par litre. En 1988 a commencé la distribution d'essence "sans plomb" dont la teneur maximale en cet élément est limitée à 0,10 g par litre. En 1992, l'essence sans plomb représentait 50% des ventes d'essence, ce qui permet de constater que cette année là, la teneur moyenne en plomb de l'essence vendue était approximativement de 0,25 g par litre.



Taux moyen de plomb dans l'essence consommée en 1981, 1984 et 1992



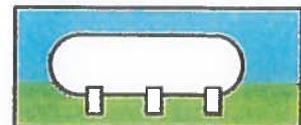
3. Origine de la brutale détérioration de la façade de la basilique Notre-Dame de l'Epine (Haute-Marne).



Vers 1970, la façade W s'est couverte de salissures brunâtres



constituées de lichens à la fois nitrophiles et hygrophiles



dont la soudaine pullulation était due à l'emploi récent d'engrais azotés liquides, épanchés sous forme d'aérosols, au gré du vent.