

BULLETIN MENSUEL
DE LA
SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

Siège social : 33 rue Bossuet, F 69006 LYON

Rédaction : P. BERTHET

Les lichens et l'histoire de la symbiose vers 1870, notes historiques portant en particulier sur le genre *Usnea*

Olivier Perru

Université catholique de Lyon, 25, rue du Plat, 69002 Lyon, France.

Résumé. – A partir de 1868, Schwendener admit la double nature des lichens et l'existence d'une relation d'antagonisme entre le champignon et l'algue, (il parlait d'ailleurs explicitement de relation de maître à esclave). Il situait donc les lichens dans le cadre d'une relation de parasitisme, alors qu'ils étaient classés à l'époque dans une catégorie distincte des plantes, intermédiaire entre les algues et les champignons. Dans cette perspective, il poursuivit ses travaux à Bâle et publia l'année suivante *Die Algentypen der Flechtengonidien* (1869). Mais les botanistes Reinke et De Bary ne seront pas aussi catégoriques. De nombreux botanistes acceptèrent l'hypothèse de la double nature des lichens. En ce même sens, Famintsyn et Baranetsky accomplirent la culture des algues en dehors du thalle du lichen (1867). Mais certains savants protestèrent contre la désignation de cette association par la relation « maître-esclave ».

Summary. – From 1868, Schwendener supposed a double nature for the lichens and he recognized an antagonistic relation between fungi and algae. Moreover, he talked about a relation between a master and a slave. So, he located lichens within the limits of parasitism, while, at the time, they were classified in a particular category of plants, between fungi and algae. In this view, he carried on with his works and published next year *Die Algentypen der Flechtengonidien* (1869). But some botanists, as Reinke and De Bary, will not be so categorical. Many botanists accepted the assumption that lichens have a double nature. In this view, Famintsyn and Baranetsky cultivated the algae outside the thallus of lichen (1867). But some scientists protested against the name of this association : the relation between a master and a slave.

Simon Schwendener (1829-1919) fut l'un des savants allemands du dernier tiers du XIX^e siècle qui permit une avancée très forte dans les travaux sur les lichens, à la fois du fait de ses propres recherches, du rayonnement de son Institut de Botanique de l'Université de Berlin, et par les scientifiques qu'il forma. Or, l'apogée des travaux de Schwendener s'ouvre sur la décennie 1870-1880 qui verra une éclosion de divers ouvrages et articles qui résument les recherches les plus variées sur le parasitisme, le commensalisme, le mutualisme, la symbiose. Si on se réfère aux célèbres articles de Schwendener, *Untersuchungen über den Flechtenthallus* I et III (1860 et 1868) et *Die Algentypen der Flechtengonidien* (1869), il semble que le débat sur la nature des lichens ait largement dominé les controverses de cette époque. Vers 1860, tous les scientifiques considéraient que les lichens étaient des végétaux comme les autres, et que leur nature était unique. Schwendener a pris une position précise à partir de 1868 quant à leur double nature et quant à l'existence d'une relation d'antagonisme entre le champignon et l'algue, (il parlait d'ailleurs explicitement de relation de maître à esclave) ; cela suggérait une explication de l'existence de ces végétaux intermédiaires et inclassables dans le cadre d'une relation de parasitisme.

Accepté pour publication le 17 décembre 2002

En 1860, à Leipzig, Simon Schwendener publiait un premier texte intitulé *Untersuchungen über den Flechtenthallus* (pp. 109-186). Il expose ainsi son intention au début de l'ouvrage (1860, p. 109), « Au début, je n'avais pas l'intention de publier ces observations en diverses parties, les circonstances m'y ont déterminé. En effet, la connaissance précise des relations anatomiques, spécialement dans les diverses espèces de lichens ont donné lieu à de nombreuses questions dont la solution pourrait retarder de beaucoup la clôture de ces recherches. En outre, malgré les essais sans succès qui ont eu lieu jusqu'à présent, je n'ai pas abandonné l'espoir de pouvoir faire connaître le développement du thalle à partir de la spore sous un jour nouveau. Et je pense maintenant devoir confronter à nouveau à cet objet, mes observations et mes recherches ». On pourrait sans doute rajouter sans trahir le sens de ce texte : « pour en retirer quelque chose de plus ».

Ainsi, en 1860, Schwendener a conscience d'inaugurer un champ de recherches encore nouveau et particulièrement ardu. Il lui apparaît déjà clairement que le développement du thalle sera un objet privilégié de ces recherches, mais que celles-ci ont été jusqu'à présent insuffisantes. Il faut donc faire un effort de systématisation de la recherche sur les diverses espèces de lichen pour acquérir des connaissances nouvelles sur les « relations anatomiques » qui président à la croissance du lichen.

Pour étudier la croissance des diverses espèces de lichens (et d'abord ceux du genre *Usnea*), Schwendener se livre à diverses observations de la croissance des filaments du thalle, mais il observe aussi leur relation aux gonidies. Les gonidies, qui seront après 1868 assimilées aux algues vertes, étaient considérées avant les travaux de Schwendener comme des organes asexués (c'est ce que signifie le mot) provenant des hyphes et permettant de développer un nouveau thalle de lichen. Ce sont les incertitudes autour de cette hypothèse qui ont poussé des chercheurs comme Schwendener à décrire et à analyser de plus près le développement des diverses espèces de lichens, du côté des hyphes et du côté des gonidies.

Schwendener pense que l'ensemble des gonidies « se dessine très vite dans la pointe du thalle en pratiquant une coupe longitudinale ». Il décrit en fait la colonisation des algues par les filaments du champignon en croissance. Il poursuit : « Comme nous nous y attendions, les gonidies apparaissent ici ordonnées de façon symétrique en deux rangées. A droite et à gauche, se placent les filaments extérieurs, et au milieu, entre deux rangées de gonidies, les filaments centraux. Les filaments centraux et périphériques s'achèvent dans la pointe du thalle. Ici, ils s'y placent l'un à côté de l'autre sans communication, tandis que, au dessus des gonidies, ils fusionnent en une masse filamenteuse unique et ininterrompue » (SCHWENDENER, 1860, p. 114). Ainsi, Schwendener observe chez les lichens du genre *Usnea*, que les filaments en croissance n'ont pas le même comportement en présence ou en l'absence de gonidies, c'est-à-dire d'algues (mais en 1860, on ignorait encore leur nature). Autour de ces gonidies, les filaments en croissance fusionnent en une masse inextricable, ce qui suggère une pénétration et des échanges nutritifs. En dehors des gonidies, ils croissent dans un ordre déterminé et sans communiquer entre eux.

C'est donc surtout la croissance des lichens du genre *Usnea* que Schwendener examina tout particulièrement en 1860. Au terme de toute une description, il s'intéresse à « la multiplication des cellules vertes » (SCHWENDENER, 1860, p. 132), c'est-

à-dire en réalité des algues. Les nouvelles gonidies « qui apparaissent par division sont liées aux filaments par de petites cellules qui les supportent » (SCHWENDENER, 1860, p. 132). Schwendener affirme aussi que la gonidie qui va se développer et se diviser, peut prélever ce dont elle a besoin pour se nourrir à partir des filaments avec lesquels elle est en contact. L'auteur constate donc une multitude de liaisons morphologiques qui réalisent l'association des filaments et des gonidies, mais il n'exclut pas ici une double relation de nutrition qui pourrait fonctionner au profit de chaque partenaire.

Outre les lichens du genre *Usnea*, Schwendener écrit : « Jusqu'à présent, les autres lichens frutescents correspondent seulement un peu aux *Usnea*, du point de vue de leur mode de croissance, lorsque leurs thalles se composent également de filaments parallèles qui croissent de façon illimitée le long de l'axe du thalle. Par contre, la plupart des genres ont un autre mode de croissance, dans lequel les filaments s'écoulent vers la courbure du sommet, en se rapprochant à la verticale de la surface » (SCHWENDENER, 1860, p. 140). En d'autres termes, Schwendener aurait repéré un type de croissance le long d'un axe longitudinal chez les *Usnea*, *Bryogopogon* et *Cornicularia*, et un autre type de croissance, qui se terminerait par une dispersion des filaments vers une surface en courbe, chez les *Roccella*, *Sphaerophorus*, *Lichina* (Cf. SCHWENDENER, 1860, p. 140). Il ressort de ce texte qu'en 1860, Schwendener s'intéresse surtout aux modes de croissance des filaments du champignon, parce qu'ils semblent commander la formation de l'organisme adulte. La place des gonidies, de leur production et de leur croissance, est très relativisée dans ce processus.

Voyons la conclusion. Schwendener y reparle de la production des gonidies. Il écrit donc : « A l'exception des *Cladoniacées*, les gonidies seront produites dans un éloignement assez constant de la surface. Elles apparaissent aussi, comme chez les *Usnea*, dans la croissance latérale des enchaînements de cellules, etc. » (SCHWENDENER, 1860, p. 143). Ainsi, d'après les textes de Schwendener, il y aurait quand même une synchronisation entre la croissance des hyphes et la multiplication des gonidies. Concernant la deuxième catégorie déjà évoquée de lichens comme *Roccella* et *Lichina*, Schwendener écrit : « La formation des gonidies commence tôt dans l'incurvation de la partie supérieure, elles demeurent les mêmes (abstraction faite des altérations en gonidies plus grosses ou plus petites). Cette formation provoque un déploiement des cellules à partir de leur position primordiale vers l'axe, ... » (SCHWENDENER, 1860, p. 143). Il y a alors une croissance simultanée des filaments et des gonidies, les filaments semblant transporter avec eux les gonidies (d'où l'expression que Schwendener reprendra dans les textes suivants « gonidienführenden »). La multiplication des gonidies, même relativisée à la croissance des cellules des filaments du champignon, est donc bien constatée dans les divers types de lichens. Mais le lichen demeure encore un organisme unique.

Il faut souligner le caractère révolutionnaire pour l'époque de l'hypothèse que fera Schwendener en 1868, quant à la double nature des lichens. Les lichénologues classaient les lichens dans une catégorie distincte des plantes, intermédiaire entre les algues et les champignons (Cf. SCHNEIDER, 1897). En 1883, dans un texte peu connu mais qui fut publié dans le cadre du congrès des naturalistes allemands, cinq ans après celui de De Bary, O. HERTWIG mettra en perspective les travaux de De Bary et ceux de Schwendener. Voici ce qu'écrivit le zoologiste allemand : « Depuis 20 ans, on

ne pensait à rien d'autres qu'aux lichens comme à des plantes élémentaires et cette conception erronée était si solidement enracinée dans le cours des idées des chercheurs en lichénologie, que seuls la contradiction et le désaveu venant de chercheurs comme De Bary et Schwendener purent mettre en doute l'unité de nature des lichens. Dans l'avancée scientifique actuelle, ce n'est plus discutable : les lichens sont des réalités composées qui se sont assemblées par elles-mêmes : qui forment des végétaux incluant deux espèces appartenant à des groupes distincts du règne végétal, en d'autres termes ce sont des algues et des champignons qui vivent ensemble » (O. HERTWIG, 1883, p. 16). Dans un tel texte, le travail de S. Schwendener est abordé sous son aspect le plus positif. Hertwig rappelle que Schwendener et De Bary ont suggéré une double nature des lichens à partir de l'observation de leur croissance qui engendre à la fois des filaments de champignons et des noyaux d'algues. En 1883, Hertwig peut présenter cette croissance des deux organismes par division cellulaire comme un argument décisif (Cf. O. HERTWIG, 1883, p. 17). Une autre observation va dans le même sens : l'identification des « cellules sphériques des algues de couleur verte, qui ressemblent remarquablement à des algues vivant en liberté ».

Toutes ces observations sont effectivement présentes dans le texte de Schwendener de 1868 : il a observé des lichens dans lesquels sont identifiés des *Cytococcus*. « des algues unicellulaires, à forme sphérique, avec une fine membrane et qui se multiplient par division » (S. Schwendener, 1868, p. 196). Et 15 ans plus tard, Hertwig pourra conclure : « Rien ne démontre plus clairement la double nature des lichens comme l'histoire de leur croissance ou l'apparition de nouvelles colonies ». Mais, nous sommes en 1883. En 1868, lorsque Schwendener publie la troisième partie de *Untersuchungen über den Flechtenthallus*, cette hypothèse de la double nature des lichens n'était pas encore étayée de nombreuses observations et elle demeurerait entourée de réserves. Dans la conclusion à laquelle nous faisons références et où Schwendener synthétise ses résultats acquis sur de nombreuses espèces de lichens, il émet « l'hypothèse de la formation d'un thalle à partir de la croissance d'un champignon parasite vivant avec des algues » (S. SCHWENDENER, 1868, p. 195). Il rappelle que la formation du thalle exige de la nourriture et qu'il faut donc déterminer scientifiquement si les cellules incolores sont bien des « hyphes de champignons » donnant lieu à une « prolifération parasite » et devant leur nutrition aux gonidies qui seraient assimilables à des algues (S. SCHWENDENER, 1868, p. 195).

Mais déjà, Schwendener insiste comme plus tard Hertwig dans le texte de 1883, sur la distinction radicale des deux partenaires dans l'ordre des fonctions biologiques essentielles que sont la nutrition, la croissance et la reproduction. Les deux partenaires entretiendraient alors une relation très inégale. Schwendener considérerait l'association lichénique comme « une communauté entre un champignon maître et une colonie d'algues esclaves que le champignon retient en perpétuelle captivité, afin de lui fournir sa nourriture » (M. GALUN, 1990, p. 161). Schwendener en était donc arrivé à voir le champignon comme une sorte de parasite de l'algue, qui lui fournirait sa nourriture. Dans cette perspective du parasitisme, il poursuit ses travaux à Bâle et publia l'année suivante *Die Algentypen der Flechtengonidien* (1869). Mais ni Reinke, ni De Bary ne seront aussi catégoriques. REINKE (1873) considérerait que la relation entre le champignon et les algues était plus équitable et coopérative du point de vue nutritionnel que ce que Schwendener pressentait, le champignon apportant à l'algue l'eau et les matières minérales dont elle a besoin. Par ailleurs, le lichen ayant

une autonomie spécifique, comment le ramener à un champignon simplement modifié ? (Cf. SAPP, 1994, p. 6). Quant à l'hypothèse de la double nature des lichens, elle fut confirmée par de nombreux botanistes. Ceux-ci « isolèrent les algues qui s'associent avec divers types de champignons pour former des espèces particulières de lichens. Quelques uns envisagèrent même de produire des lichens de façon synthétique en cultivant séparément le champignon et l'algue, qu'ils appelaient gonidie, et en les réunissant pour observer la formation du thalle du lichen. Mais les cultures isolées des algues et des champignons étaient difficiles à réaliser » (SAPP, 1994, p. 5).

Il est intéressant de constater que, dans l'Europe de la fin du XIX^e siècle, les savants biologistes des divers pays communiquent activement entre eux. C'est le cas en particulier des Allemands (les universités de Berlin, Iéna, Strasbourg...) et des Russes (Université de Saint Petersburg). En 1870, A.-S. FAMINTSYN publie en russe un rapport sur les « travaux de Schwendener sur les lichens » dans les *Actes de la Société des naturalistes de Saint Petersburg*. Famintsyn travaillait déjà avec Baranetsky avant les déclarations de Schwendener de 1868-69. Ces deux savants russes ont réellement découvert la présence des algues dans les lichens. Selon KHAKHINA (1992), Famintsyn et Baranetsky (1867) accomplirent la culture des algues en dehors du thalle lichénique par diverses méthodes. Les résultats des travaux de Famintsyn et Baranetsky furent publiés en allemand dans les *Mémoires de l'Académie impériale des Sciences de Saint Petersburg*. Schwendener ne pouvait pas l'ignorer lorsqu'il écrivit son texte en 1868. Une fois les algues (les gonidies) séparées du filament des champignons, elles se reproduisaient en formant des zoospores. Khakhina écrit : « Les conclusions générales de leur recherche étaient que les cellules vertes des lichens peuvent exister pendant une période prolongée en culture (à l'extérieur du lichen) : comme les algues et les champignons, les cellules vertes peuvent développer des zoospores. Les gonidies sont semblables aux algues unicellulaires... » (KHAKHINA, 1992, p. 22). Lorsque Schwendener donna son point de vue en 1868 et 1869, notamment lorsqu'il présenta les cellules d'algues comme étant cernées de toutes parts par les hyphes d'un champignon parasite (SCHWENDENER, 1869), Famintsyn reçut ce point de vue avec une certaine circonspection. En effet, les expériences menées jusqu'alors démontraient la double nature du lichen et l'autonomie de chacun des partenaires, mais pas le caractère parasite du champignon. Dans plusieurs textes, Famintsyn considéra que la découverte de la formation des lichens à partir des champignons et des algues fut l'essentiel de l'apport de Schwendener. Mais, il ne semble pas avoir accepté à l'époque l'idée d'un complexe où l'hôte (champignon) est le parasite de son partenaire (l'algue). Il semble que, pour Famintsyn, la question de la transformation et de la nature du lichen restait irrésolue par l'affirmation de Schwendener quant à l'antagonisme supposé des deux partenaires (Cf. KHAKHINA, 1992, p. 23).

De nombreux botanistes reçurent l'hypothèse de la double nature des lichens formulée par Schwendener, mais parmi ceux-ci, certains protestèrent contre la caricature de la relation « maître-esclave » pour désigner l'association entre l'algue et le champignon. Schwendener lui-même avait accepté que le champignon apportait l'eau et les éléments minéraux, et l'algue fabriquait la matière organique par photosynthèse à partir du dioxyde de carbone. Jan SAPP (1994) mentionne à ce propos la réaction de Johannes REINKE (« Zur Kenntnis des Rhizoms von *Corallorhiza* und *Epipogon* », *Flora*, 1873, 31, pp. 145-209), qui considérait que « la relations des

algues et du champignon était celles des feuilles et des racines d'une plante verte. L'algue (autotrophe) synthétise les hydrates de carbone et emprunte au champignon (hétérotrophe) les matières azotées et albuminoïdes que ce dernier construit avec l'aide des hydrates de carbone fournis par l'algue ; à côté de cela, le champignon achemine l'eau et les substances minérales » (SAPP, *Evolution by association*, 1994, p. 6). REINKE (1873) a donc suggéré l'usage du terme de consortium pour exprimer cette relation. Sapp approfondit la question en montrant que l'enjeu est la compréhension correcte de la fabrication d'une « autonomie biologique » : « le fait demeure que si l'un des partenaires de la symbiose est enlevé, le lichen n'existe plus ; son autonomie est détruite » (SAPP, 1994, p.6). C'est donc la question de l'individualité biologique que Schwendener n'aurait pas suffisamment précisée.

Notes.

- Les textes anglais et allemands ont été traduits par l'auteur. Les citations de Famintsyn ont été reprises dans la traduction anglaise de L.N. Khakhina.
- Les gonidies sont les cellules vertes que renferme le thalle d'un lichen.
- Les hyphes sont l'ensemble des filaments qui constituent le mycélium du champignon.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

- FAMINTSYN A.-S., 1870. — « Les travaux de Schwendener sur les lichens », *Actes de la Société des naturalistes de Saint Petersburg* (Cf. Khakhina, 1992).
- FAMINTSYN A.-S., Baranetsky O., 1867. — « Zur entwicklungsgeschichte der gonidien und zoosporen : bildung der flechten », *Mémoires de l'Académie impériale de Saint Petersburg*, série 7, 11 (9), pp. 1-6 (Cf. Khakhina, 1992).
- GALUN M, 1990. — « Lichen research, An overview with some emphasises. » *Endocytobiology*, 4, 161-168, Ed. INRA, Paris.
- HERTWIG O., 1883. — « Die Symbiose oder das Genossenschaftsleben im tierreich », 56. *Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte*, Freiburg in B.
- KHAKHINA L. N., 1992. — *Concepts of symbiogenesis*, Yale University Press.
- SAPP J., 1994. — *Evolution by association. A history of symbiosis*, Oxford University Press, New York.
- REINKE J., 1873. — « Zur Kenntniss des Rhizoms con Corallorhiza und Epigopon », *Flora*, 31, pp. 145-209.
- SCHNEIDER A., 1897. — *A textbook of lichenology*, Willard N. Clute, Lancaster.
- SCHWENDENER S., 1860. — *Untersuchungen über den Flechtenthallus I*, Leipzig.
- SCHWENDENER S. 1868, in Galun M., 1990, « Lichen research : an overview with some emphases », *Endocytobiology IV*, INRA, pp. 161-168.
- SCHWENDENER S., 1868. — « Untersuchungen über den Flechtenthallus III », *Beiträge zur wissenschaftliche Botanik*, 6, 195-207, Leipzig.
- SCHWENDENER S., 1869. — « Die Algentypen der Flechten gonidien », *Programm für die Rektorsfeier der Universität Basel*, 4, pp. 1-42.