



La Lettre

DE LA SMF

N° 11 – février 2008

La classification des champignons (4)

par *Guy Durrieu*

Les Basidiomycètes

Deux publications très récentes nous apportent des données capitales, même si elles ne sont pas forcément définitives : un numéro de *Mycologia* daté de décembre 2006 (et paru en avril 2007), entièrement consacré à la phylogénie des champignons, et un article de *Mycological Research* (mai 2007) essayant d'établir une classification générale jusqu'au niveau de l'ordre qui pourrait être acceptée par la communauté mycologique.

Revenons au Basidiomycètes (Basidiomycota). Encore une fois il va falloir réviser nos certitudes ! Tout d'abord parce qu'il y a de multiples convergences de formes, de sorte que les termes classiques, hyménomycètes, aphylophorales, gastéromycètes, tout comme « clavaire », « hydne », « polypore », n'ont plus qu'une valeur physiologique. De même que les distinctions entre phragmobasidiés, hétérobasidiés, homobasidiés sont moins strictes que ce que l'on pensait. Comme si, dès le début de leur évolution, les basidiomycètes ancestraux possédaient en puissance toutes ces possibilités morphologiques qui ont pu se révéler à plusieurs reprises et de façon indépendante au cours de leur différenciation.

Et tout d'abord, où se situe l'origine des basidiomycètes ? La question ne paraît pas résolue. La plupart des analyses phylogéniques montrent un enracinement commun avec les ascomycètes, quelque part dans les zygomycètes. La seule chose qui paraisse certaine est leur monophylie, c'est-à-dire une origine commune aux deux embranchements actuels.

Une première divergence sépare les Uredinomycotina de tous les autres basidiomycètes. Elle est mise en évidence aussi bien par des caractères biomoléculaires que ultrastructuraux (pores intercellulaires).

La deuxième branche se subdivise elle-même en deux : les Ustilaginomycotina d'une part, les Agaricomycotina de l'autre.

► UREDINOMYCOTINA (Pucciniomycotina)

Plus de 8 000 espèces décrites, dont la majeure partie appartiennent à l'ordre des urédinales (les rouilles des végétaux). En dehors des phytoparasites, il existe aussi des mycoparasites, des parasites d'insectes et des saprotrophes. Certaines espèces sont levuriformes, la présence de basidiocarpes est exceptionnelle.

► Urédinomycètes (pucciniomycètes)

Ce sont tous des parasites ; ils possèdent une phragmobaside le plus souvent issue d'une téliospore. L'ordre le plus important est celui des Urédinales (Pucciniales). Les rouilles des végétaux ont typiquement un cycle complexe dans lequel, en plus de la forme parfaite (téliospores), on peut observer des organes sexués (spermogonies) et des anamorphes de multiplication, successivement : écies (écidies) donnant les éciospores, puis urédo produisant les urédospores. La baside naît d'une téliospore qui joue souvent un rôle de conservation. Beaucoup sont hétéroxènes, c'est-à-dire qu'elles accomplissent leur cycle sur deux plantes appartenant à des familles différentes.

Société mycologique de France – 20, rue Rottembourg – 75012 PARIS – Tél. : + 33 (0) 1 44 67 96 90

Télécopie : + 33 (0) 1 43 41 00 25 – smf@mycofrance.org – <http://www.mycofrance.org>

Les rouilles ont une grande importance économique en raison des dégâts qu'elles provoquent sur les cultures : céréales (*Puccinia*), légumineuses (*Uromyces*), caféier (*Hemileia*).

Deux autres ordres sont à citer pour leur curieuse biologie. Les Helicobasidiales parasites sur les racines pendant leur dicaryophase et parasites dans les écies d'urédinales pour la phase haploïde (*Tuberculina*). Les Septobasidiales vivent en symbiose avec des cochenilles, elles forment des croûtes à la surface des écorces, abritant ainsi des colonies de cochenilles dont elles parasitent un certain nombre d'individus.

À noter encore les Platyglolales, avec *Eocronartium* et *Jola*, aux minuscules fructifications clavarioides parasites des mousses.

► **Cystobasidiomycètes, Agaricostilbomycètes**

Ces classes réunissent essentiellement des champignons totalement ou partiellement levuriformes.

► **Microbotryomycètes**

Principalement représentés par les Microbotryales, phytoparasites dont beaucoup d'espèces se localisent dans les anthères des fleurs. Étaient classées avec les ustilaginales (les charbons), par exemple *Microbotryum violaceum*, ex *Ustilago violacea*.

► **Mixiomycètes**

Une seule espèce, *Mixia osmundae*, qui mérite d'être citée car elle a d'abord été décrite comme un ascomycète.

► **USTILAGINOMYCOTINA**

Réunissent près de 1 500 espèces de phytoparasites qui forment souvent des téliosporos et dont la phase haploïde peut être levuriforme.

► **Ustilaginomycètes**

Ce sont des « charbons » dont l'importance économique est loin d'être négligeable, le charbon du maïs (*Ustilago maydis*) par exemple. Leur sporulation constitue des amas de téliosporos (sores) de couleur foncée. Ces spores sont libérées par éclatement des tissus de l'hôte. Leur germination donne une phragmobaside. Deux ordres, Ustilaginales surtout parasites sur Graminées et Cypérocées, et Urocystales sur diverses mono- et dicotylédones.

► **Exobasidiomycètes**

Se différencient des précédents par la présence d'une holobaside. On y trouve des champignons produisant ou non des téliosporos. Elles sont de couleur sombre chez les Tilletiales qui, pour la plupart, se développent dans les ovaires de graminées (*Tilletia caries*, la carie du blé). Elles sont peu ou pas colorées et dispersées dans les parenchymes foliaires de l'hôte chez les Entylomatales (exemple : le très commun *Entyloma ficariae*). Les Doassansiales se distinguent de ces dernières par leurs téliosporos agglomérées ; elles parasitent surtout des plantes aquatiques.

Chez les Exobasidiales il n'y a pas de téliosporos et les basides sont produites le plus souvent à la surface des organes parasités, feuilles principalement, qui sont plus ou moins profondément déformés ; l'exemple type est *Exobasidium rhododendri*, qui produit de grosses galles vivement colorées sur le feuillage des rhododendrons.

Les Microstromatales et les Georgesfischeriales ne regroupent qu'un petit nombre d'espèces.

► **Enthorrhizomycètes**

Groupe très réduit (un seul genre) se distinguant par des téliosporos qui se différencient à l'intérieur des cellules vivantes de l'hôte, dans les tissus des racines. Ces téliosporos germent sans donner de baside extérieure, mais en se cloisonnant, et seuls quatre stérigmates émergent. Leur place dans les Ustilaginomycotina est d'ailleurs douteuse, certaines analyses les faisant apparaître à la base de l'ensemble des basidiomycètes.

► **AGARICOMYCOTINA**

Ils comprennent le tiers des espèces décrites de champignons et l'énorme majorité de celles qui intéressent le plus les mycologues amateurs. À part quelques unités, c'est parmi eux que l'on trouve les espèces comestibles, et aussi des plus toxiques. De plus, leur importance écologique et économique est considérable. En tant que mycorhiziens, ils contribuent à la croissance et au maintien d'une grande partie des forêts mondiales et par là à la production de biomasse, bois en particulier. Bois que bon nombre d'autres se chargent ensuite de détruire. Quelques-uns font l'objet d'une culture et d'un commerce intensifs.

Leur classification traditionnelle, basée sur la structure de la baside (hétéro- ou holobaside), le type de basidiocarpe, d'hyménium, a été profondément bouleversée. Les recherches phylogénétiques, fondées aujourd'hui non plus sur un seul mais sur plusieurs fragment de génome, donnent des résultats relativement solides. Il semble donc que l'on puisse accepter trois ensembles (classes) d'importance inégale : Agaricomycètes, Dacrymycètes et Trémellomycètes.

► **Trémellomycètes**

Les basides sont tétracellulaires, avec des cloisons disposées longitudinalement ou obliquement. Les basidiocarpes (quand ils sont présents) sont gélatineux. La phase haploïde est levuriforme.

Les Trémellales sont typiquement représentées par l'espèce commune *Tremella mesenterica*, saprotrophe sur bois mort. Beaucoup d'espèces bien moins spectaculaires sont des mycoparasites d'autres basidiomycètes.

Les Filobasidiales ne produisent pas de basidiocarpe, et sont surtout connus par leurs formes levures : *Cryptococcus*. L'une d'elles, *C. neoformans*, est un pathogène humain, très dangereux pour les immunodéficients.

► **Dacrymycètes**

Petit ensemble d'espèces à basidiocarpes gélatineux de faible taille. La baside est unicellulaire, prolongée par deux longs stérigmates qui lui donnent un aspect four-

chu : holobaside, hétérobaside ? C'est comme l'on voudra ! Ce sont des décomposeurs de cellulose (pourritures brunes). Un seul ordre, Dacrymycétales ; exemples : *Dacrymyces*, *Calocera*.

► Agaricomycètes

Parmi toute une série d'ordres, dont les relations ne sont pas encore bien clairement définies, se détachent deux ensembles auxquels on donne le rang de sous-classe, les Agaricomycétidées et les Phallomycétidées.

Les premières concentrent l'essentiel de nos « champignons à chapeau », avec les deux ordres Agaricales et Bolétales, mais chez lesquelles on trouve aussi des formes clavarioides et gastroïdes. Nous reviendrons plus tard en détail sur les propositions de classification de ce groupe, qui attire le plus les amateurs.

Les Phallomycétidées ne sont pas l'équivalent des gastéromycètes. Centrées sur l'ordre des Phallales (*Phallus*, *Clathrus*), on trouve à leur côté les gomphales. Ces dernières, à côté de *Gomphus*, réunissent des champignons aux morphologies très diverses : coralloïde (*Ramaria*), en massue (*Clavariadelphus*), hypogée (*Gautiera*). De plus, deux nouveaux ordres sont créés, les géastres pour les familles des géastracées, sclérogastres et *Sphaerobolaceae*, et les hystéringiales, essentiellement hypogées.

Restent un certain nombre d'ordres pour lesquels il est encore difficile d'assigner une place exacte dans une phylogénie générale. Un ensemble se trouve près de la racine des Agaricomycètes. Ce sont premièrement des « hétérobasidiés » Sébacinales et Auriculariales. Les Sébacinales, aux basidiomes réduits ou nuls, jouent un rôle, longtemps méconnu mais important, dans la mycorhization de nombreuses plantes comme les orchidées ou les éricacées. Les Auriculariales possèdent des basidiocarpes gélatineux, comme dans les genres bien connus *Auricularia* et *Exidia*. Les Cantharellales ensuite, homobasidiés, comprennent les *Cantharellus*, *Craterellus* et aussi *Hydnum*, *Clavulina*. Le sort des Tulasnellales, aux basides de forme particulière, n'est pas résolu ; pour certains il s'agit d'un ordre distinct, alors que certaines analyses les incluent dans les Cantharellales.

Le deuxième ensemble se situe au voisinage des Agaricomycétidées ; ce sont en premier lieu les russulales. Peut-être croyez-vous bien les connaître ? *Russula*, *Lactarius*, pas de problème. Oui, mais certaines espèces tropicales sont annelées ou ressemblent à des pleurotes tandis que des formes souterraines viennent se loger au sein même de ces deux genres. Et puis la biologie moléculaire a révélé des parentés insoupçonnées. En voici quelques-unes : *Albatrellus*, *Amylostereum*, *Artomyces*, *Auriscalpium*, *Hericium*, *Heterobasidion*, *Peniophora*, *Stereum*. À noter que ces regroupements ne correspondent pas uniquement à des données biomoléculaires : on trouve de façon presque générale chez ces champignons des spores amyloïdes et des lactificères.

Parmi les autres ordres situés dans l'orbite des Agaricomycétidés, on peut noter les Corticiales, les Polyporales (*Polyporus*, *Fomitopsis*, *Laetiporus*), les Hyménochaetales (*Coltricia*, *Inonotus*, *Phellinus*) et les Téléphorales.

Bibliographie

- SPATAFORA, J. W., HUGUES K. W. & BLACKWELL M. (Eds.) (2006), "A Phylogeny for Kingdom Fungi, Deep Hypha Issue", *Mycologia*, 98 (6), p. 829–1103. 24 articles par plus de 150 auteurs.
- HIBBETT, D. S. et coll. (2007), "A Higher-level Phylogenetic Classification of the Fungi", *Mycol. Res.*, 111 (5), p. 509–548.

Menues réflexions à propos de la reconstitution de l'histoire évolutive des champignons

Échos à JAMES et coll., publié dans *Nature* d'octobre 2006

par Jean Béguinot

12, rue des Pyrénées
71200 – Le Creusot

Outre sa contribution décisive à la constitution d'une classification naturelle (« phylogénétique », cf. Guy DURRIEU 2005, 2006, 2007), la reconstitution patiente et laborieuse de la généalogie des champignons, avec l'aide des techniques de la génétique moléculaire, nous offre également d'intéressants points de vue sur le jalonnement historique de l'apparition des grands processus biologiques qui structurent le fonctionnement et le rôle écologique des champignons, considérés dans leur ensemble, et la « logique » sous-jacente au développement de ces processus.

Quoique encore en plein essor, ce travail méticuleux autorise déjà d'intéressantes synthèses (fussent-elles encore partielles), qui nous sont notamment offertes par LUTZONI et coll. (2004) et, plus récemment encore, par JAMES et coll. (2006).

Au premier coup d'œil, ces synthèses généalogiques confirment la tendance plutôt générale de l'évolution à cheminer de façon assez chaotique, tout en se construisant autour de tendances générales assez déterminées. À mi-chemin entre errance relative et déterminisme souple, des sentiers assez sinueux où coexistent aussi bien raccourcis que dérivations et boucles !

Quelques exemples relatifs au monde fongique, mis en claire évidence par les récents travaux relatés, illustrent cette tendance.

Ainsi en est-il tout d'abord de l'adaptation au milieu terrestre des moyens de dispersion des spores — adaptation à la fois hésitante et répétitive — lorsque les champignons ont commencé à s'aventurer hors des eaux, sinon à pied sec : objet principal de l'article collectif de JAMES et coll.

Ainsi en est-il encore de la réapparition (ré-gressive) du parasitisme ancestral et également de l'apparition (pro-gressive) des symbioses avec diverses catégories de

phototrophes, tant chez les ascomycètes que chez les basidiomycètes.

► Parasitisme ancestral et parasitisme dérivé

On peut déjà prendre un bon point de vue sur les champignons en ne considérant que les deux classes des ascomycètes et des basidiomycètes, à la fois parce qu'ensemble elles regroupent l'écrasante majorité des espèces et parce que, plus prosaïquement, elles nous sont plus « familières ».

Chacune de ces deux classes est suffisamment vaste pour qu'en son sein tous les principaux types de fonctions biologiques des champignons (en somme tous les « menus » et tous les « métiers » des espèces fongiques) soient représentés : *parasitismes* sur végétaux ou animaux, voire sur d'autres champignons, *saprophytismes* de toute nature s'attaquant à tous niveaux d'indigestibilité des matières, *alliances symbiotiques* diversifiées s'adressant à presque toute la gamme des phototrophes, et même *prédation au collet*, étrangleur ou collant (DURRIEU, 1993).

Or, tant chez les ascomycètes que chez les basidiomycètes, et malgré les errances, on voit *un même chemin évolutif général* se dessiner pour le parasitisme :

— phylogénétiquement *ancestral*, le parasitisme apparaît comme le type biologique *majoritaire voire exclusif* dans les groupes *basaux* (groupes frères de l'ensemble des autres groupes de la classe, plus évolués), tant au sein des ascomycètes que des basidiomycètes ;
— bien plus tard, le parasitisme réapparaît, dispersé çà et là au sein des divers groupes évolués de chaque classe, dans une ambiance désormais plus délibérément dévolue soit au saprophytisme soit aux alliances symbiotiques. Là

encore le schéma est *tout à fait similaire* entre les deux principales classes fongiques.

Le caractère dérivé de ce parasitisme « secondaire » (plus précisément dérivé-*régressif*, puisque l'origine du caractère est ancestrale) se laisse supposer d'abord par sa *dispersion sporadique* au sein de divers sous-groupes majoritairement saprobes et/ou symbiotiques. Mieux, assez souvent, les espèces présentant un tel parasitisme secondaire se montrent *également dotées* des moyens (chimiquement sophistiqués et de fait évolués) permettant la vie saprophytique aux dépens de la cellulose et même de la lignine (*cf.* par exemple *Tremella dysenterica*), voire même disposent de tous les moyens permettant le cumul des trois fonctionnalités (parasite + saprophyte + mycorhizien : cas, par exemple, de la redoutable armillaire *Armillaria mellea*). On imagine d'ailleurs assez bien ce revirement sur le tard vers le parasitisme ancestral :

— chez tel saprophyte évolué, avançant malignement l'appel en réveillant les vieilles tendances ancestrales aux dépens d'hôtes encore vivants mais simplement affaiblis ;

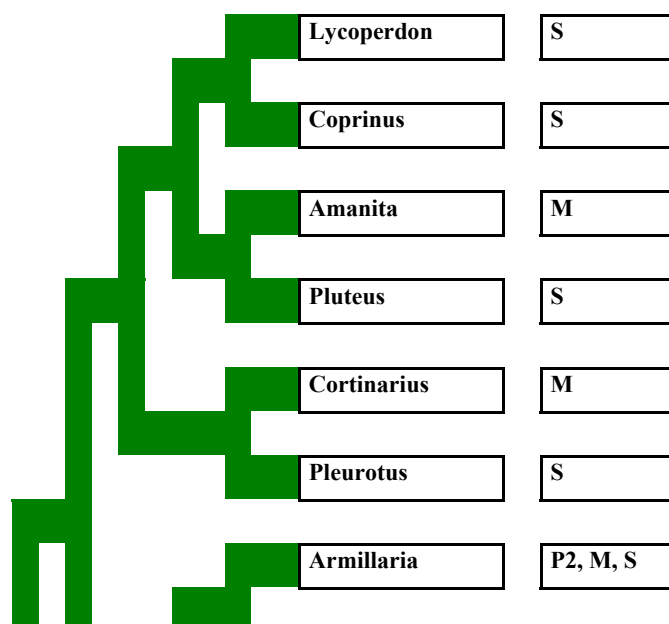
— ou bien chez tel champignon symbiotique mycorhizien, bien tenté de déséquilibrer sournoisement à son propre profit le juste partage complémentaire des ressources.

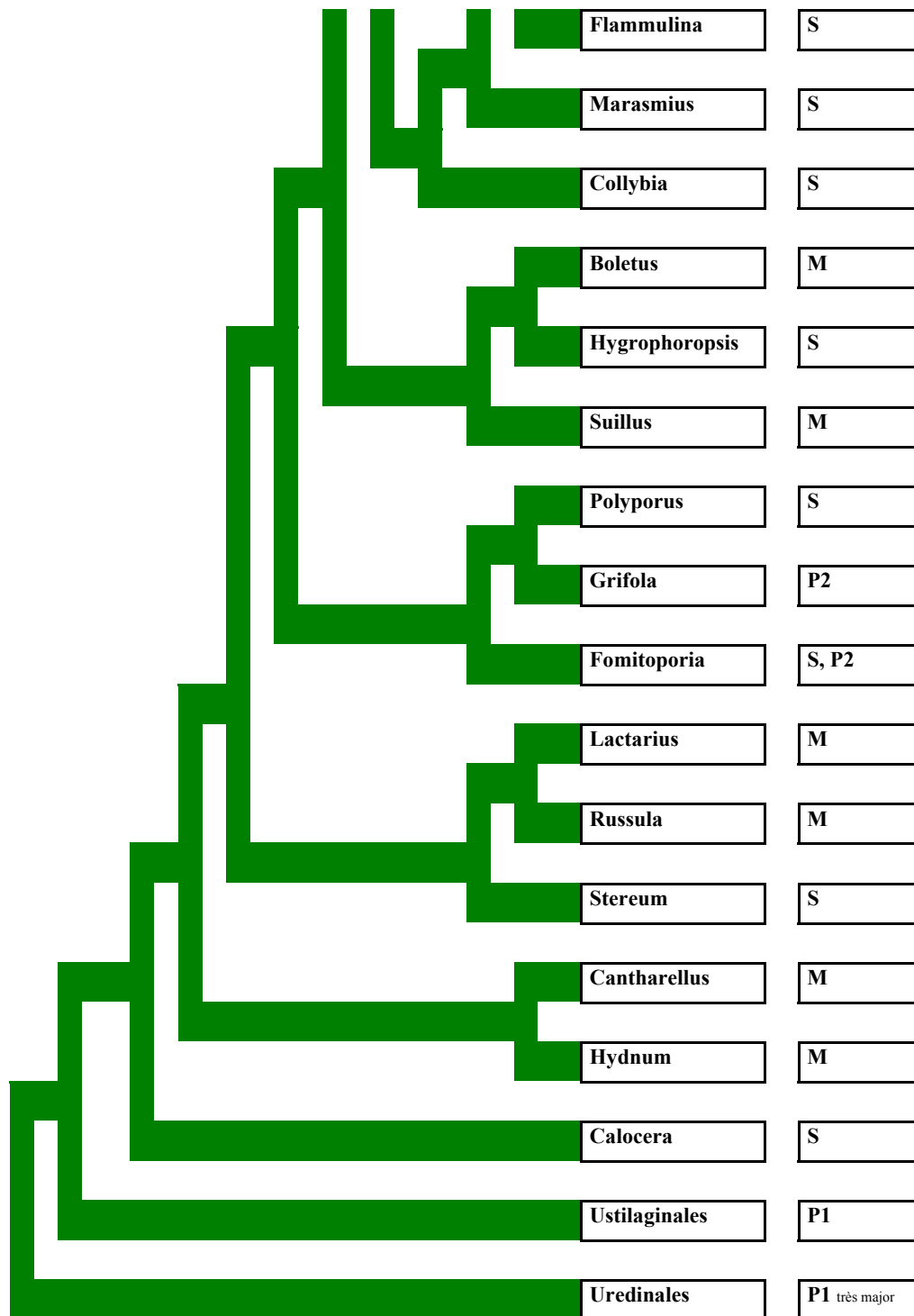
L'élargissement du spectre des ressources, par réappropriation progressive de la tendance ancestrale, qui se rencontre donc à bien des reprises dans les divers groupes évolués tant des ascomycètes que des basidiomycètes, illustre ici plaisamment cette loi universelle qui veut que le naturel, transitoirement chassé, finit quand même toujours par revenir (subrepticement sinon au galop !).

Aspect simplifié d'une généalogie partielle au sein des basidiomycètes

(fortement réadapté de JAMES et coll. [2006], LUTZONI et coll. [2004], HIBBETT et coll. [1997])

P1 : parasitisme originel ; P2 : parasitisme secondaire dérivé ; S : saprophytisme ; M : mutualisme mycorhizien





Ces tendances sont particulièrement sensibles à l'examen de la reconstitution phylogénétique proposée par JAMES et coll., judicieusement présentée en corrélation avec les principales fonctions et caractéristiques biologiques respectivement associées aux taxons considérés (voir sur la figure jointe une restitution très simplifiée de cette reconstitution phylogénétique).

De tout cela résulte donc qu'au sein de chacune des deux grandes classes, Ascomycètes et Basidiomycètes, le

parasitisme « primaire » reste confiné à un groupe ancestral quasi *monophylétique* en position basale dans chacune des deux classes. Tandis que le parasitisme *secondaire*, dérivé-régressif, est appelé à réapparaître indépendamment à bien des reprises [tellement tentant !] et de façon dispersée au sein de divers sous-groupes formant ensemble la majorité évoluée de chaque classe. Ce parasitisme secondaire se révèle donc être une homoplasie, qui ne saurait donc caractériser qu'un regroupement « polyphylétique » sans valeur de filiation.

► Alliances symbiotiques

Non seulement les deux grandes classes fongiques se montrent assez similaires vis-à-vis de la genèse de la fonction parasitaire, tant dans sa position originelle que dans son mode de réapparition régressive, mais elles se rejoignent encore d'assez près (avec quelques significatives nuances) s'agissant de l'évolution pro-gressive vers le délicat équilibre de la vie symbiotique.

Tout d'abord, sous ce rapport comme sous celui du retour à la fonction parasitaire (ou encore sous celui de la perte des moyens « natatoires » des spores chez les champignons primitifs, suite à l'abandon du milieu subaquatique ancestral, déjà évoqué plus haut (JAMES et coll., 2006), la mise au point de solutions innovantes s'est renouvelée à de nombreuses reprises, chaque fois de manière indépendante. Et ce tant au sein des ascomycètes que des basidiomycètes.

Cette capacité de renouveler une même « invention » indépendamment à plusieurs reprises et à partir de contextes et supports distincts est d'autant plus remarquable lorsqu'il s'agit de symbioses. Non seulement parce que s'engage, dans ce cas, la co-évolution plus ou moins coordonnée et simultanée de *deux* espèces taxonomiquement on ne peut plus étrangères l'une à l'autre, mais aussi parce que la pérennité de la relation suppose d'emblée les réglages très fins de nombreux facteurs conditionnant ensemble la justesse de l'équilibre des échanges. Le commensalisme offre certes une approche transitoire possible sans pour autant lever la difficulté d'obtention de l'ajustement approprié qui marque la vraie symbiose (pour toutes ces questions relatives aux alliances symbiotiques, on consultera avec profit l'ouvrage de Marc-André SELOSSE).

Chez les basidiomycètes comme chez les ascomycètes s'engage donc, à partir de leurs groupes parasites ancestraux respectifs, des évolutions diversifiantes *assez parallèles*, où saprophytisme et mutualisme vont jouer des rôles majeurs au sein de chacune des deux classes. Le saprophytisme, avec la possibilité d'exploiter progressivement des substances de plus en plus « indigestes », mais pour cette raison également moins exposées à l'exploitation concurrente, constitue sûrement une voie d'évolution royale (et combien indispensable en terme de recyclage naturel !). Parallèlement (ou consécutivement, mais alors de façon très précoce), des relations symbiotiques se sont établies avec des espèces phototrophes de nature très diverse. Pour ce qui est des lichens, ces « conquérants écologiques de l'impossible », tout incite à penser que l'histoire a commencé très tôt. Mais la symbiose mycorhizienne ne semble guère être en reste : dès les premières implantations végétales terrestres, dès du moins que les premières ébauches de racines et de vascularisation s'établissent, les premières mycorhizes (ces « racines des racines », selon l'expression imagée de J.-M. PELT [2004]) sont d'ores et déjà attestées (SELOSSE, 2000).

Le choix des symbiontes associés couvre très largement le domaine des phototrophes disponibles, ce qui donne d'ailleurs d'autant plus de valeur au singulier contraste qui, cette fois, sépare à cet égard ascomycètes

et basidiomycètes : à peu d'exceptions près (qui ne font, par leur rareté même, que confirmer la règle), on sait que les basidiomycètes symbiotiques se consacrent presque exclusivement aux plantes vasculaires, qu'ils aident de leur mycorhizes, tandis que les ascomycètes symbiotiques font éléction presque systématique d'algues microscopiques (y compris cyanobactéries).

Contraste dans les choix d'autant plus étonnant qu'encore une fois il a été renouvelé *indépendamment à de nombreuses reprises* dans chacune des deux grandes classes, sans guère générer d'infidélité (aux exceptions « confirmatives » près évoquées plus haut).

Comme le retour régressif au parasitisme ancestral, l'accession progressive aux alliances symbiotiques se révèle constituer là encore une homoplasie manifeste, aussi bien chez les ascomycètes que chez les basidiomycètes. De sorte que :

— le caractère « polyphylétique » du vaste groupe des adeptes de la symbiose lichénique est déjà bien sensible chez les Ascomycètes (avec essentiellement quatre groupes indépendamment concernés : les Lécatoramycètes, bien sûr, lichens à apothécies qui font le gros de la troupe, les Arthoniomycètes, lichens à « lirelles » (*Graphis* et autres), le petit groupe des Lichinomycètes, et enfin une part significative des Eurotiomycètes avec les pyrenulo-lichens à périthèces) ;

— le caractère « polyphylétique » est plus accusé encore chez les basidiomycètes symbiotiques, où les « mycorhiziens » se distribuent en multiples apparitions indépendantes, s'intercalant entre les « saprophytes ». Les lignes de partage entre « mycorhiziens » et « saprophytes » sont donc *délibérément transversales* par rapport aux divisions de la classification naturelle, telle que confortée par les reconstitutions récentes.

Rien d'étonnant à ce que chez les champignons, plus encore qu'ailleurs, nombre de marqueurs *familiers* de ressemblances ou de divergences entre taxons sont en réalité de valeur toute relative au regard d'une classification authentiquement naturelle : là particulièrement, « l'habit fait rarement le moine ».

Ainsi nous faut-il désormais admettre, parmi mille autres amertumes, que russules et lactaires sont — contre toute apparence — bien plus éloignés des élégantes amanites que ne le sont les malapprises vesses-de-loup, voire même les rustiques polypores aux robustes consoles (*cf.* les rudes leçons transmises par DURRIEU, 2005, 2006, 2007). Bien incertaine et imprudente donc la référence aux apparences morphologiques, tout au moins quand on souhaite inférer une généalogie aussi respectable par l'âge que celle des champignons. Une généalogie « multimillionnaire » en années et même en siècles qui, au fil du temps, a permis tant de convergences trompeuses, en total désaccord avec les réels apparentements...

En somme, on est en quelque sorte en train de vivre ici, toute proportion gardée, le même désappointement que celui jadis éprouvé en microphysique : dans les deux cas, nos sens et les façons de penser qui en sont issues se révèlent regrettablement mal adaptés à la situation objective. Mal adaptés à l'échelle microscopique des particules, mal

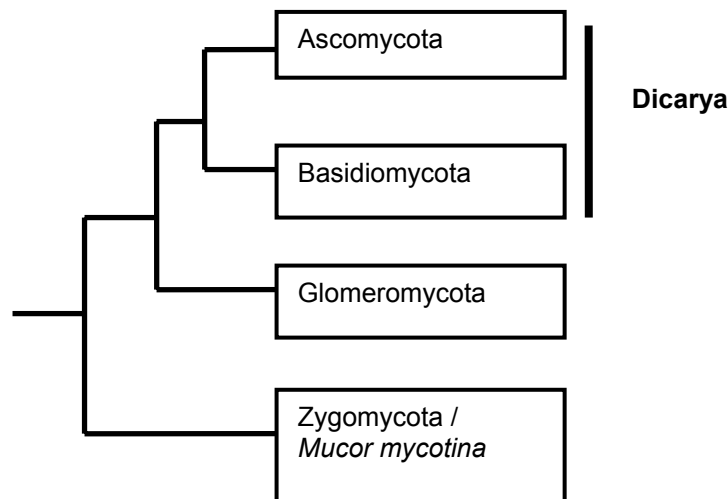
adaptés au jeu mégaséculaire de l'évolution, qui brouille la réalité des affinités généalogiques profondes derrière les apparences issues de convergences ou divergences contingentes...

Pour tempérer un peu ce désappointement, on peut néanmoins signaler qu'au terme des reconstitutions actuelles, un certain nombre de critères observables (il est vrai plutôt au microscope) s'inscrivent, eux, en parfait accord avec les classifications actualisées, conformes aux derniers canons de la phylogénèse (suivant toujours JAMES et coll., 2006) :

- les deux grandes classes, Ascomycètes et Basidiomycètes, sont bien, chacune d'elles, *monophylétiques* (c'est-à-dire que chacune dispose d'un ancêtre unique, commun à tous ses membres et partagé par nul autre) ;
- le groupe « Dikarya », formé par la réunion exclusive des deux précédents (ascomycètes + basidiomycètes), est également confirmé comme *monophylétique* ; ce groupe partage, comme on sait, ce remarquable et singulier « comportement » qui fait suivre la rencontre des « polarités » (= sexes) d'une très longue période de fiançailles avant « consommation » ultime (d'où longue

subsistance de deux noyaux non encore fusionnés dans les cellules après rencontre, justifiant l'appellation de ce groupe).

On peut encore élargir l'assiette en adjoignant progressivement à chaque groupe monophylétique son « groupe frère », formant ainsi, par construction même, un nouveau groupe monophylétique plus ample. Jeu de poupées russes qui ne prend ici, pour nous, d'intérêt que si on lui trouve une signification biologique associée : ainsi, en adjoignant aux *Dikaria* leur groupe frère, les *Glomeromycota*, on forme un nouveau groupe monophylétique, naturel donc, dont on peut au moins dire, et ce n'est pas rien, qu'il inaugure la symbiose fongique, « invention » considérable on en conviendra, et dont l'initiative semble en effet revenir aux *Glomeromycota* (les glomales), qui s'y sont exercés par voie mycorrhizienne sans le moindre délai, dès que cela fut possible, avec les premières ébauches disponibles de plantes éovasculaires (à ce sujet notamment, consulter SELOSSE, 2000).



Poursuivant l'ascension vers des groupes naturels toujours plus vastes (et sans toutefois remonter jusqu'au groupe complet des *Fungi* dont, incidemment, semble être confirmé aussi le caractère monophylétique, ce qui est bien le moins pour une dynastie régnante), on peut adjoindre au groupe précédent le groupe frère constitué par les *Zygomycota* et plus précisément en son sein par le sous-groupe des *Mucormycotina* — disons les moisissures aériennes pour faire simple. Ces *Mucormycotina* nous concernent quand même d'assez près, tant comme ennemis que comme amis du cuisinier et du gastronome, selon les espèces et les circonstances (*cf.* à ce sujet M.-F. ROQUEBERT, 1986). On s'approche là de ce vaste regroupement qui, réunissant l'ensemble des champignons terrestres, évoque pour nous l'époque de cette première conquête écologique, pleine d'avenir, des terres émergées sinon toujours fermes.

Au-delà, on en viendrait à adjoindre des groupes plus ancestraux encore, pour lesquels l'abandon du milieu aquatique originel ne se fait d'ailleurs pas sans nostalgie (après tout, les plantes et surtout les animaux ne se sont pas révélés moins prudents ni circonspects et, sans parler des pontes subaquatiques des batraciens, ne passons-nous pas nous-mêmes nos premiers mois en milieu « aquatique » ?). À cet égard, une considérable différence entre milieux aquatique et aérien intéresse les processus de reproduction et, singulièrement, le mode de dispersion des spores. Dans l'eau, la godille (flagelle = cil vibratile) est une solution « popularisée » depuis sûrement un milliard ou deux d'années. Peu d'intérêt en revanche pour cet instrument dès lors qu'on se trouve en milieu terrestre et aérien, sauf à exploiter telle ou elle opportunité ponctuelle de pluie ou d'écoulement superficiel. Mais, d'un autre côté, quelle révolution que de devoir envisager d'abandonner cet outil jusque-là si nécessaire !

Et d'ailleurs par quoi le remplacer en milieu sec ? On comprend donc que délaissier le flagelle-godille ne soit pas un choix effectué sans crainte ni réserve. Ainsi, on ne s'étonnera pas que JAMES et coll. nous annoncent que le flagelle des champignons aquatiques primitifs n'a pas été perdu d'un seul coup, une fois pour toutes, par l'ensemble des champignons émergés, mais seulement par étapes intéressant successivement diverses catégories de champignons : au moins quatre étapes indépendantes (« et probablement bien plus ») se révéleront nécessaires pour avoir raison définitive du recours à la godille, devenue obsolète.

À nouveau, voici donc un événement clairement « homoplasique » qui témoigne bien de la prudente errance de l'évolution.

Encore faut-il objectivement reconnaître que l'exploration par les méthodes moléculaires de ces phases d'évolution très anciennes reste affaire délicate et que le consensus n'est pas encore tout à fait acquis à ce niveau : ainsi le travail de LIU et coll. (2006), publié quasi en même temps que celui de JAMES et coll., tout en étant congruent pour l'essentiel avec ce dernier, en diffère cependant au niveau des étapes évolutives les plus antiques. Ainsi, pour LIU et coll., les *Glomeromycota* ne sont pas séparables des *Zygomycota* et leur réunion assurerait la formation d'un groupe monophylétique. Ce seraient donc les *Zygomycota*, ainsi compris au sens large, et non les seules glomales, qui formeraient le groupe frère aîné (basal) des *Dicaryomycota*, c'est-à-dire des champignons au sens commun. De plus, les *Zygomycota* seraient, pour LIU et coll., bien séparés des formes les plus ancestrales (sub)aquatiques, habituellement flagellées (*Chytridiomycota*). Ce qui, du coup, n'imposerait plus l'idée, défendue par JAMES et coll., d'une perte réitérée du flagelle, mais serait compatible avec l'hypothèse adverse d'un abandon singulier ! Affaire à suivre...

Bibliographie

- DURRIEU G. (1993), *Écologie des champignons*, Paris, Masson, 207 p.
- DURRIEU G. (2005, 2006, 2007), *La Lettre de la Société mycologique de France*, n^{os} 6, 7, 9.
- HIBBETT D. S., PINE E. M., LANGER E., LANGER G. & DONOGHUE M. J. (1997), "Evolution of Gilled Mushrooms and Puffballs Inferred from Ribosomal DNA Sequences", *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 94, 12002–12006.
- JAMES T. Y. et coll. (2006), "Reconstructing the Early Evolution of Fungi Using a Six-gene Phylogeny", *Nature*, 443, 818–822 (ed. October 19th 2006).
- LIU Y. J., HODSON M. C. & HALL B. D. (2006), "Loss of the Flagellum Happened Only Once in the Fungal Lineage : Phylogenetic Structure of Kingdom Fungi Inferred from a Polymerase II Subunit Genes", *Bmc Evolutionary Biology*, 6, 74–86.
- LUTZONI F. et coll. (2004), "Assembling the fungal tree of life : progress, classification and evolution of sub-cellular traits", *American Journal of Botany*, 91 (10), 1446–1480.
- PELT J.-M. (2004), *La Solidarité chez les plantes, les animaux, les humains*, Le Livre de poche, Paris, Fayard, 154 p.
- ROQUEBERT M.-F. (1986), *Moisissure : nuisances et biotechnologies*, Le Rocher, 118 p.
- SELOSSE M.-A. (2000), *La Symbiose, structures et fonctions, rôle écologique et évolutif*, Paris, Vuibert, 154 p.

En bref...

► Agenda

Rappel de quelques manifestations mycologiques en 2008

- Exposition de la SMF au Parc floral de Paris du mercredi 15 au dimanche 19 octobre.
- Semaine nationale du champignon du 13 au 19 octobre.

La SMF et les fédérations mycologiques françaises continuent de travailler pour que cette première semaine de sensibilisation nationale au monde des champignons se réalise grâce à l'implication de l'ensemble des associations mycologiques françaises. Tous les domaines pourront être abordés, comme la prévention du risque toxique, le rôle dans les forêts et la sylviculture, la présence des champignons dans la vie de tous les jours (alimentation, médicaments, attaques du bois ou même des maisons, etc.).

- Congrès de la FAMM, couplé avec les Journées mycologiques de la CEMM, à Égat (Pyrénées-Orientales), du 22 au 27 septembre.
- Session mycologique d'automne de la Fédération mycologique et botanique Dauphiné-Savoie (FMBDS) au village de vacances de Saint-Jean-la-Vêtre (Loire), du 25 au 28 septembre.
- Mycologiades internationales de Bellême (Orne), sur le thème « Champignons et environnement », du 2 au 5 octobre
- Journées européennes du cortinaire (JEC) à Prénovel (Jura), du 5 au 11 octobre.

► Divers

Il est rappelé aux associations ou sociétés désirant programmer une sortie commune avec la SMF qu'elles doivent envoyer l'intitulé de celle-ci au secrétaire général de la SMF par courriel (rene.chalange@free.fr) ou, à défaut, par courrier postal au plus tard le 15 juillet pour les sorties prévues du 1^{er} septembre à la fin de l'année.