



VOS OUTILS INTERACTIFS



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

▲ **Figure 31.1** Quel rôle cet eumycète joue-t-il dans cette forêt?

CONCEPTS CLÉS

- 31.1** Les eumycètes sont des organismes hétérotrophes qui se nourrissent par absorption
- 31.2** Les eumycètes produisent des spores au cours de cycles de développement sexués ou asexués
- 31.3** L'ancêtre des eumycètes était un protiste aquatique, unicellulaire et flagellé
- 31.4** L'évolution des eumycètes a produit un ensemble diversifié de lignées
- 31.5** Les eumycètes tiennent des rôles clés dans le recyclage des nutriments, les interactions écologiques et le bien-être des humains



Un réseau dissimulé

En arpentant une forêt de pins de la Suisse, vous pourriez remarquer quelques champignons rougeâtres et de petite taille du genre *Russula* éparpillés sous de grands arbres (**figure 31.1**). Ces petits champignons ne représentent que la partie aérienne d'un vaste réseau de filaments dissimulé dans le sol forestier. À mesure qu'ils grandissent, ces filaments fongiques absorbent des nutriments, dont certains sont transférés vers les racines des arbres. À leur tour, les arbres procurent aux champignons le glucose produit pendant la photosynthèse. Une étude réalisée en 2016 a montré que les filaments fongiques pouvaient même transférer le glucose entre des arbres de différentes espèces. Le glucose produit par un arbre peut donc nourrir les cellules des arbres avoisinants, ce qui accroît la complexité de la vie en forêt telle que nous la connaissons.

Le réseau dissimulé que forment les filaments des champignons du genre *Russula* témoigne de la grandeur méconnue du règne des eumycètes. La majorité des gens se rendent à peine compte de l'existence de ces eucaryotes, sauf lorsqu'ils en mangent ou qu'ils sont touchés par une maladie comme le pied d'athlète. Pourtant, au sein de la biosphère, les eumycètes constituent un monde à la fois gigantesque et essentiel. À l'heure actuelle, on en connaît quelque 100 000 espèces, mais en réalité, il en existerait près de 1,5 million. Certains sont unicellulaires, mais la majorité d'entre eux sont constitués d'organismes multicellulaires complexes comportant généralement des structures aériennes bien visibles que nous appelons *champignons*. On trouve ces organismes d'une formidable diversité dans à peu près tous les habitats terrestres et aquatiques.

◀ *Cortinarius caperatus*, une espèce qui peut transférer du glucose entre les arbres.

L'importance des eumycètes tient non seulement à leur diversité et à leur distribution, mais aussi au rôle crucial qu'ils jouent dans la majorité des écosystèmes terrestres. Ils dégradent les matières organiques et recyclent les nutriments, de sorte que d'autres organismes peuvent assimiler des éléments chimiques essentiels. Les humains profitent des services rendus par les eumycètes en tant que source alimentaire, mais aussi dans les domaines de l'agriculture et de la foresterie ; ils sont aussi indispensables à la fabrication de nombreux produits, allant du pain aux antibiotiques. Il est vrai, par contre, que certains eumycètes causent des maladies chez les végétaux et les animaux (y compris l'humain), mais les espèces pathogènes ou nuisibles sont minoritaires.

Dans le présent chapitre, nous étudierons la structure et l'histoire évolutive des eumycètes, nous passerons en revue les membres de leur règne, et nous traiterons de leur portée écologique et commerciale.

CONCEPT 31.1

Les eumycètes sont des organismes hétérotrophes qui se nourrissent par absorption

En dépit de leur grande diversité, les eumycètes partagent un certain nombre de caractères, dont le principal est le mode de nutrition. De plus, de nombreux eumycètes croissent en formant des filaments multicellulaires, une structure qui joue un rôle important au regard de leur mode de nutrition.

La nutrition et l'écologie des eumycètes

Comme les animaux, les eumycètes sont des organismes hétérotrophes, c'est-à-dire qu'ils ne peuvent fabriquer leur nourriture ainsi que le font les végétaux et les algues. Mais, contrairement aux animaux, les eumycètes n'ingèrent pas leur nourriture. Ils absorbent les nutriments qui se trouvent dans l'environnement. Pour ce faire, de nombreux eumycètes sécrètent de puissantes enzymes hydrolytiques qui diffusent à proximité. Ces enzymes décomposent les molécules complexes en composés simples que les cellules peuvent absorber, utiliser ou mettre en réserve sous forme de glycogène ou même de lipides, comme c'est le cas chez les animaux (pour ce qui est des végétaux, c'est plutôt l'amidon qui constitue la principale forme de réserve énergétique). D'autres eumycètes se servent d'enzymes pour pénétrer à travers la paroi de cellules de différents organismes, ce qui leur permet d'absorber les nutriments contenus dans ces cellules. Ensemble, les enzymes que l'on trouve chez l'une ou l'autre des espèces d'eumycètes peuvent digérer des composés provenant d'une grande variété d'organismes vivants ou de matières en décomposition.

Cette diversité de sources nutritionnelles reflète la diversité des rôles – décomposeurs, parasites ou mutualistes – que remplissent les eumycètes dans les communautés écologiques. Les eumycètes décomposeurs absorbent leurs nutriments en décomposant la matière organique non vivante, comme les arbres morts, les cadavres d'animaux et les déchets organiques. Pour leur part, les eumycètes parasites absorbent leurs nutriments aux dépens des cellules de leur hôte vivant. De nombreuses espèces sont pathogènes pour les végétaux, tandis que d'autres ciblent

les animaux. Les eumycètes mutualistes tirent eux aussi leurs nutriments d'un autre organisme, mais ils exercent des actions réciproques dont profite leur hôte. Par exemple, des eumycètes mutualistes qui habitent les voies digestives de certaines espèces de termites produisent des enzymes qui permettent à ces insectes de décomposer le bois qu'ils ingèrent, tout comme le font d'autres espèces de termites avec les enzymes de protistes mutualistes (voir la figure 28.27).

Le succès écologique des eumycètes ne s'explique pas uniquement par les enzymes qui leur permettent de digérer diverses sources de nourriture. Leur structure, qui accroît considérablement leur capacité à absorber les nutriments, y contribue également.

La structure des eumycètes

Sur le plan structural, les eumycètes se présentent sous la forme de filaments multicellulaires ou sous la forme d'organismes unicellulaires (**levures**). De nombreuses espèces d'eumycètes peuvent former des filaments ou des levures, mais nombre d'entre elles ne forment que des filaments ; les eumycètes qui ne produisent que des levures unicellulaires sont beaucoup moins nombreux. Les levures vivent souvent dans des environnements humides, ce qui inclut la sève des végétaux et les tissus animaux où abondent les nutriments solubles comme le glucose et les acides aminés.

La morphologie des eumycètes multicellulaires accroît leur capacité de se développer et d'absorber les nutriments présents autour d'eux (**figure 31.2**). Leur appareil végétatif forme un réseau de minuscules filaments appelés **hyphes**. Les hyphes se composent de parois tubulaires entourant la membrane plasmique et le cytoplasme des cellules. La paroi cellulaire des eumycètes est solidifiée par la **chitine**, un polysaccharide aminé flexible, mais résistant. Les parois riches en chitine protègent les cellules lorsqu'elles absorbent des nutriments de leur milieu. Au cours de ce processus, la concentration intracellulaire de ces nutriments augmente, ce qui entraîne l'entrée d'eau dans les cellules à travers leur paroi, par osmose. Si les cellules fongiques n'étaient pas entourées d'une paroi rigide, elles pourraient exploser sous la pression exercée par le mouvement de l'eau.

La division des hyphes en cellules par des **cloisons** (**figure 31.3a**) est une autre caractéristique structurale importante des eumycètes. Ces cloisons possèdent généralement des pores assez grands pour permettre aux ribosomes, aux mitochondries et même aux noyaux de circuler d'une cellule à l'autre. Chez certains eumycètes, les hyphes sont dépourvues de cloisons (**figure 31.3b**) ; elles sont appelées **cénocytes** (ou siphons). Un cénocyte est une masse cytoplasmique continue qui possède des centaines, voire des milliers de noyaux. Comme nous le verrons plus tard, il résulte de divisions répétées du noyau, sans cytokinèse.

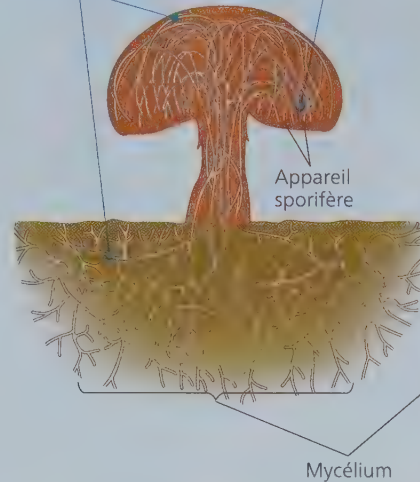
Les hyphes forment un réseau de filaments ramifiés, le **mycélium**, qui infiltre les matières dont se nourrit l'eumycète (voir la figure 31.2). La structure du mycélium maximise le rapport entre sa surface et son volume, ce qui rend l'absorption très efficace. Ainsi, 1 cm³ d'un sol riche en matière organique contient jusqu'à 1 km d'hyphes offrant une surface de contact de 300 cm² avec le sol. Grâce au mouvement de cyclose (courants cytoplasmiques), les protéines et les autres molécules que synthétise le mycélium sont acheminées jusqu'aux extrémités des hyphes en expansion : c'est ce qui permet la croissance rapide du mycélium.

► **Figure 31.2** La structure d'un eumycète multicellulaire. La photo du haut montre un bolet comestible (*Boletus edulis*) dont les structures sexuelles forment la partie aérienne, au-dessus du sol, que nous nommons champignons. La photo du bas présente un mycélium croissant sur les aiguilles tombées d'un conifère. Le médaillon (MEB) montre des hyphes.

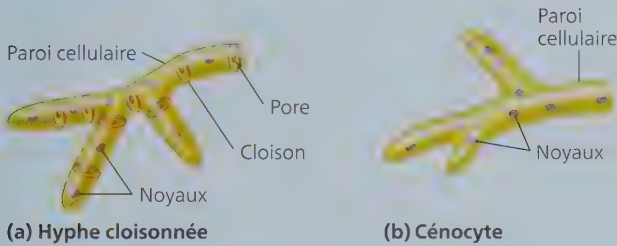
? Bien que les champignons apparaissant dans la photo du haut semblent autant d'individus distincts, leur ADN pourrait-il être identique? Expliquez votre réponse.

Structure reproductrice. Le champignon produit sous son chapeau de minuscules cellules haploïdes appelées spores.

Hyphes. Le champignon et son mycélium souterrain consistent en un réseau continu d'hyphes.



▼ **Figure 31.3** Deux formes d'hyphes.



De plus, les eumycètes améliorent leur capacité d'absorption en consacrant leur énergie et leurs ressources à allonger leurs hyphes en longueur plutôt qu'à en accroître le diamètre. Les eumycètes multicellulaires ne sont pas mobiles à proprement parler : ils ne peuvent courir, nager ou voler pour trouver leur nourriture ou se reproduire. Cependant, ils explorent de nouveaux territoires à mesure qu'ils croissent et déploient leurs hyphes.

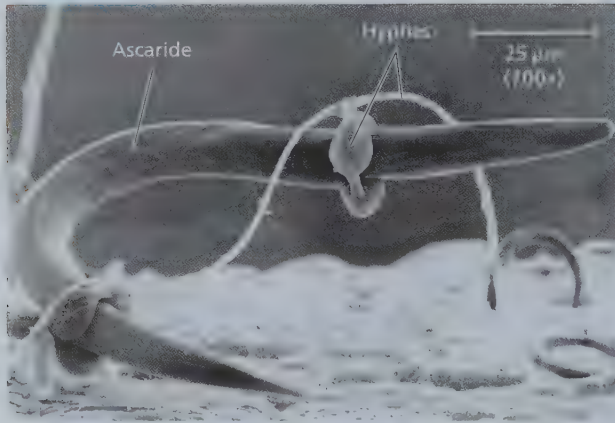
Des hyphes spécialisées chez les eumycètes mycorhiziens

Certains eumycètes possèdent des hyphes spécialisées grâce auxquelles ils se nourrissent de protistes ou d'animaux vivants (**figure 31.4a**), alors que d'autres espèces possèdent des hyphes spécialisées appelées *suçoirs*, ou haustoria, qui leur permettent d'extraire des nutriments de leur hôte végétal. Toutefois, nous nous concentrerons ici sur les eumycètes dotés d'hyphes ramifiées spécialisées, comme les **arbuscules** (**figure 31.4b**), qu'ils utilisent pour échanger des nutriments avec leur hôte végétal. L'association mutualiste entre ce dernier groupe d'eumycètes et les racines des végétaux est appelée **mycorhize** (des mots grecs *mukēs* et *rizda*, qui signifient respectivement « champignon » et « racine »).

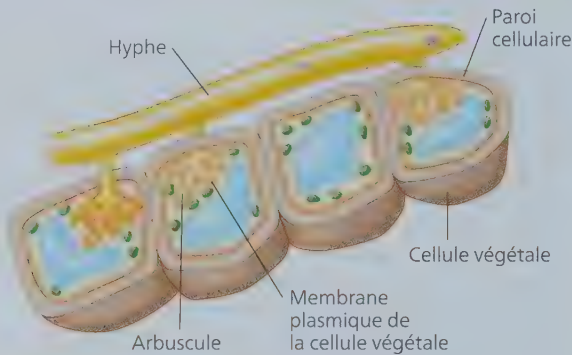
Les eumycètes mycorhiziens (qui forment une mycorhize) peuvent améliorer l'apport des ions phosphate et d'autres minéraux aux végétaux, parce que les nombreuses ramifications de leurs mycéliums augmentent considérablement la surface d'absorption, ce qui leur permet d'extraire ces minéraux du sol plus efficacement que les racines d'une plante. En échange, celle-ci fournit aux eumycètes des nutriments organiques, dont des glucides.

Il existe deux principaux types d'eumycètes mycorhiziens (voir la figure 37.15). Les **eumycètes ectomycorhiziens** (du grec *ektos*, « en dehors ») forment des enveloppes d'hyphes à la surface de la racine et croissent généralement dans les espaces extracellulaires de l'écorce. Les **eumycètes endomycorhiziens** (aussi appelés **mycorhiziens à arbuscules**), qui sont plus répandus que les premiers, enfoncent leurs arbuscules à travers la paroi des cellules de la racine et dans des tubes formés par l'invagination (retournement vers l'intérieur, comme l'illustre la figure 31.4b) de la membrane des cellules de la racine. Dans la rubrique **Habilités scientifiques**, vous comparerez les données génomiques d'eumycètes mycorhiziens à celles d'eumycètes non mycorhiziens.

Les eumycètes mycorhiziens jouent un rôle crucial tant au sein des écosystèmes naturels que dans l'agriculture. Presque toutes les vasculaires hébergent des mycorhizes et comptent sur ces partenaires pour obtenir les nutriments dont elles ont besoin. De nombreuses études ont montré leur importance en comparant la croissance de végétaux avec et sans mycorhizes. Il n'est pas rare que les experts-forestiers inoculent des eumycètes mycorhiziens aux semis de pins afin d'en stimuler la croissance. À défaut d'intervention humaine, les eumycètes mycorhiziens colonisent les sols en dispersant des cellules haploïdes appelées **spores**, qui forment des réseaux mycéliens après avoir germé. La dispersion des spores est une composante clé de la reproduction des eumycètes et de leur capacité à coloniser de nouvelles régions, comme nous le verrons dans la prochaine section.



(a) **Hyphes adaptées à la prédation.** Chez *Arthrobotrys dactyloides*, un eumycète vivant dans le sol, des segments d'hyphes forment des boucles qui gonflent et se resserrent en moins d'une seconde autour d'un ascaride (un ver du groupe des nématodes). Les hyphes en croissance s'introduisent ensuite dans le corps du ver, dont l'eumycète digère les tissus internes, se procurant ainsi l'azote nécessaire à ses besoins (MEB).



(b) **Arbuscules.** Les eumycètes mutualistes portent des hyphes spécialisées appelées arbuscules, qui peuvent échanger des nutriments avec des cellules végétales vivantes. Les arbuscules sont isolés du cytoplasme de la cellule végétale par la membrane plasmique de cette dernière (en orange).

Les eumycètes produisent des spores au cours de cycles de développement sexués ou asexués

La plupart des eumycètes se multiplient en produisant des spores en très grand nombre, de façon sexuée ou asexuée. Ainsi, les vesses-de-loup ont des structures reproductrices qui peuvent répandre des milliards de spores (voir la figure 31.17). Emportées par le vent ou l'eau sur de longues distances, les spores qui aboutissent sur un substrat adéquat, en terrain humide, germent et produisent un mycélium. Pour se rendre compte de l'efficacité reproductrice des spores, il suffit de laisser une tranche de melon exposée à l'air. Au bout d'une semaine environ, même sans une source visible de spores à proximité, vous verrez probablement un mycélium pelucheux se former à partir des spores microscopiques qui se seront déposées sur la tranche du fruit.

La figure 31.5 présente le cycle de développement type au cours duquel les eumycètes produisent des spores. Dans cette section, nous examinerons les aspects généraux des cycles de développement sexués et asexués des eumycètes.

La reproduction sexuée

Chez la plupart des eumycètes, les noyaux des hyphes et des spores sont haploïdes. Toutefois, un grand nombre d'espèces présentent des stades diploïdes transitoires au cours de leur cycle de développement. La reproduction sexuée s'amorce souvent lorsque des hyphes provenant de deux mycéliums distincts libèrent des molécules sexuelles de signalisation appelées **phéromones**. Si les mycéliums appartiennent à des types sexuels différents, les phéromones de chacun des partenaires se lient aux récepteurs de l'autre, et les hyphes s'étendent vers la source des phéromones. Lorsqu'elles se rencontrent, les hyphes fusionnent. Ce « test de compatibilité » contribue à la variabilité génétique en empêchant la fusion des hyphes provenant d'un même mycélium ou de deux mycéliums possédant le même génotype.

On appelle **plasmogamie** la fusion des cytoplasmes à la suite de la rencontre des deux mycéliums parents (voir la figure 31.5). Chez la plupart des espèces, les noyaux haploïdes issus de chacun des parents ne fusionnent pas immédiatement. Des noyaux génétiquement différents coexistent plutôt dans certaines parties des mycéliums fusionnés. Les mycéliums de ce type sont des **hétérocaryons** (ce qui signifie « noyaux différents »). Chez certaines espèces, chaque cellule du mycélium porte une paire de noyaux haploïdes différents, provenant de chacun des deux parents. Le mycélium constitue alors un **dicaryon** (ce qui signifie « deux noyaux »). Les paires de noyaux se divisent en tandem sans fusionner, à mesure que le mycélium dicaryote croît. Dans la mesure où ces cellules contiennent deux noyaux haploïdes distincts, elles diffèrent des cellules diploïdes, qui ont des paires de chromosomes homologues contenus dans un seul noyau.

Chez certains eumycètes, il peut s'écouler des heures, des jours, voire des siècles, entre la plasmogamie et le stade suivant du cycle de développement sexué, la **caryogamie**. Au cours de celle-ci, les noyaux haploïdes provenant de chacun des parents fusionnent et donnent naissance à des cellules diploïdes. Chez

RETOUR SUR LE CONCEPT 31.1

1. Comparez votre mode de nutrition avec celui d'un eumycète, en soulignant les points communs et les différences.
2. **ET SI ?** ► Quels caractères dérivés pourrions-nous trouver chez un eumycète mutualiste qui vit dans le corps d'un insecte et dont les ancêtres étaient des parasites qui proliféraient sur et dans le corps de l'insecte ?
3. **FAITES DES LIENS** ► Examinez les figures 10.4 et 10.6. Si un végétal avait des mycorhizes, à quel endroit le carbone qui pénètre les stomates de la plante sous forme de CO₂ se déposerait-il ? Dans la plante, dans l'eumycète mycorhizien ou dans les deux ? Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

Interpréter des données génomiques et formuler des hypothèses

■ QUE PEUT RÉVÉLER L'ANALYSE DU GÉNOME D'UN EUMYCÈTE MYCORHIZIEN AU SUJET DES INTERACTIONS MYCORHIZIENNES ? ■

Le premier génome d'eumycète mycorhizien à avoir été séquencé est celui du basidiomycète *Laccaria bicolor* (voir la photo).



Dans l'environnement, *L. bicolor* est un champignon ectomycorhizien commun que l'on trouve sur les arbres, comme les peupliers et les sapins, mais il vit également sous forme d'un organisme libre dans le sol. D'ailleurs, dans les pépinières forestières, on l'ajoute souvent au sol pour stimuler la croissance des semis. Il est facile de le cultiver seul et, en laboratoire, il peut former une mycorhize avec les racines d'un arbre. Les chercheurs espèrent que l'analyse du génome de *L. bicolor* les renseignera sur les processus qui permettent à ce champignon d'interagir avec ses partenaires mycorhiziens et, par conséquent, sur les interactions mycorhiziennes auxquelles participent d'autres champignons.

■ MÉTHODE ■ Le séquençage en aveugle sur l'ensemble du génome (voir la figure 21.2) et la bio-informatique ont été utilisés pour séquencer le génome de *L. bicolor* et le comparer à celui de certains basidiomycètes non mycorhiziens. De plus, on a eu recours à des microréseaux pour déterminer les niveaux d'expression de différents gènes codant pour des protéines et pour comparer le mycélium mycorhizien et le mycélium libre, dans le cas de mêmes gènes. Cette méthode a permis d'identifier les gènes codant pour des protéines fongiques produites spécifiquement dans une mycorhize.

■ RÉSULTATS ■

Tableau 1 Nombres de gènes dans *L. bicolor* et chez quatre espèces d'eumycètes non mycorhiziens

	<i>L. bicolor</i>	Espèce 1	Espèce 2	Espèce 3	Espèce 4
Gènes codant pour une protéine	20 614	13 544	10 048	7 302	6 522
Gènes codant pour des transporteurs membranaires	505	412	471	457	386
Gènes codant pour de petites protéines sécrétées (PPS)	2 191	838	163	313	58

La majorité des eumycètes, les zygotes et les autres structures transitoires formées par caryogamie sont les seules étapes diploïdes du cycle de développement. Par la suite, la méiose restitue l'état haploïde, ce qui, ultimement, entraîne la formation de spores génétiquement diversifiées. La méiose est une étape cruciale de la reproduction sexuée, et on qualifie parfois de « spores sexuées » les spores produites de cette façon.

Tableau 2 Gènes de *L. bicolor* les plus surexprimés dans le mycélium ectomycorhizien (MEC) du sapin de Douglas ou du peuplier, par rapport au mycélium libre (ML)

Protéine	Caractéristique ou fonction de la protéine	MEC/ML	
		Sapin de Douglas	Peuplier
298599	PPS	22 877	12 913
293826	Inhibiteur d'une enzyme	14 750	17 069
333839	PPS	7 844	1 931
316764	Enzyme	2 760	1 478

Source des données : F. Martin et coll., The genome of *Laccaria bicolor* provides insights into mycorrhizal symbiosis, *Nature* 452 : 88-93 (2008).

INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ▼

- (a) Dans le tableau 1, quelle espèce de champignon possède le plus grand nombre de gènes codant pour des transporteurs membranaires (protéines de transport membranaire; voir le concept 7.2)? (b) Pourquoi ces gènes sont-ils particulièrement importants dans le cas de *L. bicolor*?
- Les « petites protéines sécrétées » (PPS) comptent moins de 100 acides aminés et sont sécrétées par le champignon; à l'heure actuelle, on ignore quelle est leur fonction. (a) Décrivez les données sur les PPS figurant dans le tableau 1. (b) Les chercheurs ont découvert que les gènes codant pour les PPS ont en commun une caractéristique particulière qui indique que les protéines sont destinées à être sécrétées. D'après la figure 17.22 et le texte accompagnant cette figure, nommez cette caractéristique commune. (c) Formulez une hypothèse quant aux rôles des PPS dans la mycorhize.
- Le tableau 2 présente les données tirées des études sur l'expression des quatre gènes de *L. bicolor* dont la transcription a connu la plus forte augmentation (régulation à la hausse) dans la mycorhize. (a) Que signifie le nombre 22 877 par rapport au gène codant pour la première protéine du tableau? (b) Les données du tableau 2 appuient-elles l'hypothèse que vous avez formulée à la question 2(c)? Expliquez votre réponse. (c) Comparez les données relatives à la mycorhize formée avec le peuplier et celles relatives à la mycorhize formée avec le sapin de Douglas, et formulez une hypothèse pouvant expliquer les différences.

La caryogamie et la méiose engendrent une importante variation génétique, sans quoi l'évolution adaptative n'aurait pas lieu (voir les concepts 13.2 et 23.1 pour une révision de la diversité génétique issue de la reproduction sexuée au sein d'une population). Le stade hétérocaryote offre aussi certains des avantages de l'état diploïde; en effet, l'un des deux génomes haploïdes peut neutraliser les mutations nuisibles survenues chez l'autre.

► **Figure 31.5** Le cycle de développement type des eumycètes. De nombreux eumycètes se reproduisent selon deux modes, sexué et asexué, comme le montre l'illustration. D'autres eumycètes n'ont toutefois qu'un seul mode de reproduction (asexué, généralement).

? Dans le cycle de développement ci-dessus, comparez la variation génétique observée chez les spores destinées à la reproduction sexuée et à la reproduction asexuée. Qu'est-ce qui explique les différences entre les deux types de spores ?



La reproduction asexuée

Même si de nombreux eumycètes peuvent se reproduire de manière tant sexuée qu'asexuée, quelque 20 000 espèces se reproduisent exclusivement par voie asexuée. Comme ceux de la reproduction sexuée, les processus de la reproduction asexuée diffèrent grandement selon les espèces.

De nombreux eumycètes se reproduisent de manière asexuée en se développant sous forme de filaments produisant des spores (haploïdes) par mitose ; si elles forment un mycélium visible, on appelle couramment ces espèces **moisissures**. Selon vos habitudes ménagères, vous en trouvez peut-être dans la cuisine, où elles recouvrent d'une couche duveteuse le pain et les fruits abandonnés à l'air libre (figure 31.6). Habituellement, les moisissures croissent rapidement et produisent d'énormes quantités de spores de manière asexuée, ce qui permet aux eumycètes de coloniser d'autres sources de nourriture. Beaucoup d'espèces formant de telles spores peuvent aussi se reproduire de manière sexuée lorsqu'elles entrent en contact avec un membre de leur espèce, mais d'un autre type sexuel.

D'autres eumycètes se reproduisent de manière asexuée en se développant sous forme de levures unicellulaires. Celles-ci ne se reproduisent pas au moyen de spores, mais par simple division cellulaire ou par le bourgeonnement des cellules parentales (figure 31.7). Comme nous l'avons mentionné, certaines espèces se développant comme des levures peuvent aussi former des mycéliums filamenteux.

On ne connaît pas encore le stade sexué du cycle de développement de nombreuses moisissures et levures. Les premiers mycologues (des biologistes qui étudient les eumycètes) les classaient principalement en fonction de leur structure sexuelle, ce qui n'était pas sans poser problème. Les mycologues ont traditionnellement regroupé tous les eumycètes sans reproduction sexuée sous le vocable **deutéromycètes** (du grec *deutero*, « second », et *mycète*, « champignon ») ou, plus communément, eumycètes imparfaits (en botanique, le terme parfait fait référence aux stades sexués des cycles de développement). Dès lors

▼ **Figure 31.6** *Penicillium italicum*, une moisissure qui croît souvent, en tant que décomposeur, sur les aliments. Les agrégats de petits corps sphériques apparaissant sur le cliché en médaillon sont des conidies (porteuses de spores), des structures associées à la reproduction asexuée (MEB).



► **Figure 31.7** La levure *Saccharomyces cerevisiae*, à différents stades de bourgeonnement (MEB).



qu'un mycologue découvre un stade sexué chez l'un de ces eumycètes, l'espèce est déplacée vers l'embranchement auquel correspondent ses structures reproductrices. Pour déterminer à quel taxon appartiennent les eumycètes non classés, les mycologues peuvent désormais recourir aux techniques génétiques maintenant à leur disposition.

RETOUR SUR LE CONCEPT 31.2

- FAITES DES LIENS** ► Comparez les figures 31.5 et 13.6. En ce qui concerne l'état haploïde par opposition à l'état diploïde, en quoi les cycles de développement des humains et des eumycètes diffèrent-ils ?
- ET SI ?** ► Vous prélevez des échantillons d'ADN sur deux champignons que vous avez trouvés en des endroits différents de votre jardin et découvrez qu'ils sont identiques. Formulez deux hypothèses plausibles pour expliquer ce résultat.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 31.3

L'ancêtre des eumycètes était un protiste aquatique, unicellulaire et flagellé

Les observations faites dans les domaines de la paléontologie et de la systématique moléculaire donnent un aperçu de l'évolution primitive des eumycètes. Les systématiciens reconnaissent aujourd'hui que les eumycètes et les animaux sont plus étroitement apparentés les uns aux autres qu'ils ne le sont aux végétaux ou à la plupart des autres eucaryotes.

L'origine des eumycètes

Selon la systématique phylogénétique, les eumycètes descendraient d'un ancêtre flagellé. Il est vrai que la majorité des eumycètes sont dépourvus de flagelles, mais on en observe chez certaines des lignées qui semblent avoir été les premières à diverger (les chytridiomycètes, dont il sera question plus loin dans le chapitre). De plus, la plupart des protistes qui ont un ancêtre commun avec les animaux et les eumycètes ont aussi des flagelles. Les séquences d'ADN indiquent que ces trois groupes d'eucaryotes, soit les eumycètes, les animaux et leurs parents protistes, forment un groupe monophylétique, ou un clade (figure 31.8). Nous l'avons mentionné au concept 28.5, les représentants de ce clade sont les **opisthochontes** (du grec *opisthen*, « en arrière »). Ce nom fait référence à l'emplacement du flagelle, qui se trouve dans la partie postérieure de ces organismes et qui joue donc un rôle de propulsion de la cellule plutôt qu'un rôle de traction, comme c'est le cas pour les flagelles placés en avant.

Des séquences d'ADN indiquent aussi que les eumycètes sont plus étroitement apparentés à plusieurs groupes de protistes unicellulaires qu'aux animaux, ce qui laisse penser que l'ancêtre des eumycètes était un organisme unicellulaire. L'un de ces groupes de protistes, les **nucléaridés**, rassemble des amibes qui se nourrissent d'algues et de bactéries. Les données génétiques indiquent en outre que les animaux sont plus étroitement

apparentés à un *autre* groupe de protistes (les choanoflagellés) qu'aux eumycètes ou aux nucléaridés. Ces résultats combinés donnent à penser que, chez les animaux et les eumycètes, la multicellularité s'est développée indépendamment, à partir d'ancêtres unicellulaires différents.

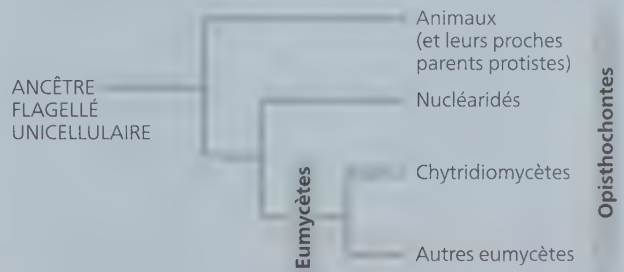
Se fondant sur les horloges moléculaires, les scientifiques estiment que les ancêtres des animaux et des eumycètes ont divergé pour former des lignées distinctes il y a plus de 1 milliard d'années. Les fossiles de certains eucaryotes marins unicellulaires âgés d'environ 1,5 milliard d'années ont toutefois été classés parmi les eumycètes, mais cela reste controversé. Par ailleurs, même si la plupart des scientifiques estiment que les eumycètes sont issus de milieux aquatiques, les plus anciens fossiles largement reconnus comme des eumycètes sont issus d'espèces terrestres vieilles d'environ 460 millions d'années (figure 31.9). Bref, il faudrait disposer d'un plus grand nombre de fossiles pour déterminer le moment auquel sont apparus les eumycètes ainsi que les caractéristiques présentes chez les premières lignées.

Les groupes fondamentaux d'eumycètes

Des études génomiques réalisées récemment nous offrent un aperçu de la nature des groupes fondamentaux d'eumycètes. Par exemple, plusieurs études ont permis d'établir que les chytridiomycètes du genre *Rozella* ont divergé d'un autre eumycète tôt dans l'histoire évolutive du groupe. De plus, dans une étude métagénomique, on a inclus les espèces du genre *Rozella* dans

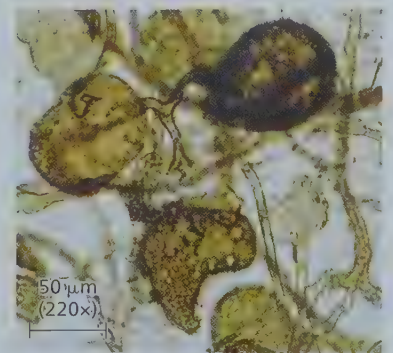
▼ Figure 31.8 Les eumycètes et leurs parents proches.

Des données moléculaires indiquent que les nucléaridés (*Nucleariidae* en latin), un groupe de protistes unicellulaires, sont les parents vivants les plus proches des eumycètes. Les trois lignes parallèles menant aux chytridiomycètes indiquent qu'il pourrait s'agir d'un groupe paraphylétique.



► Figure 31.9

Des hyphes et des spores d'eumycètes fossilisés datant de l'Ordovicien, il y a quelque 460 millions d'années (MP).



un vaste clade, auparavant inconnu, regroupant des eumycètes unicellulaires et provisoirement nommé « cryptomycètes ». Tout comme les espèces du genre *Rozella* (et les chytridiomycètes en général), les eumycètes qui appartiennent à ce clade possèdent des spores flagellées. Les données actuelles montrent également que les espèces du genre *Rozella* et les autres membres du clade des cryptomycètes sont les seuls eumycètes à ne pas synthétiser de paroi cellulaire riche en chitine au cours de leur cycle de développement. On peut donc supposer que la paroi cellulaire renfermant de la chitine (une des principales caractéristiques structurales de la plupart des eumycètes) n'est apparue qu'après que les cryptomycètes ont eu divergé de mycètes ancestraux.

Le passage à la terre ferme

Les végétaux ont colonisé la terre ferme il y a de cela environ 470 millions d'années (voir le concept 29.1). Or, il est fort possible que les eumycètes l'aient fait avant eux. Certains chercheurs ont en effet émis l'hypothèse qu'avant l'arrivée des végétaux, la vie sur la Terre prenait la forme d'un « dépôt visqueux verdâtre » constitué de cyanobactéries, d'algues et de différentes espèces hétérotrophes de petite taille, dont des eumycètes. Comme ils disposaient d'un système de digestion extracellulaire, les eumycètes auraient pu se nourrir d'autres organismes terrestres précoces (ou de leurs restes).

Après avoir colonisé le sol, certains eumycètes ont formé des associations symbiotiques avec les premiers végétaux. Par exemple, on a mis en évidence des relations mycorhiziennes entre des végétaux et des eumycètes dans des fossiles d'*Aglaophyton major*, une espèce végétale ancestrale, datant de 405 millions d'années (voir la figure 25.12). En effet, on trouve des fossiles d'hyphes ayant pénétré les cellules des végétaux et comportant des structures qui ressemblent beaucoup aux arbuscules des endomycorhizes. On a observé des structures similaires chez divers végétaux ancestraux. On peut donc supposer que les végétaux ont établi des relations bénéfiques avec les eumycètes dès le début de la colonisation de la terre ferme. Nous savons que l'absence de racines limitait la capacité des premiers végétaux à extraire les nutriments du sol. Aussi, il est probable qu'un vaste réseau de mycéliums formé par des eumycètes symbiotes leur a permis d'absorber les nutriments du sol essentiels à leur survie, à l'instar des relations mycorhiziennes modernes.

Par ailleurs, des études moléculaires récentes témoignent également des relations mycorhiziennes ancestrales. Pour qu'un eumycète mycorhizien et une plante puissent établir une relation symbiotique, certains gènes doivent être exprimés par le champignon, et d'autres, par la plante. Les chercheurs ont concentré leurs efforts sur trois gènes végétaux (gènes *sym*) dont l'expression est nécessaire à la formation de mycorhizes chez les plantes à fleurs. Ils ont découvert que ces gènes étaient présents dans l'ensemble des principales lignées végétales, y compris les lignées fondamentales comme celle des hépatiques (voir la figure 29.7). De plus, ils ont montré qu'une plante à fleurs mutante devenue incapable de former des mycorhizes a récupéré la capacité d'en produire après avoir reçu un gène *sym* provenant d'une hépatique. Ces résultats laissent croire que les premiers végétaux possédaient les gènes *sym* de la mycorhization, dont la fonction s'est préservée pendant des centaines de millions d'années, à mesure que les végétaux continuaient de s'adapter à la vie sur la terre ferme.

1. Pourquoi les eumycètes sont-ils classés dans le clade des opisthochontes, alors que la plupart d'entre eux sont dépourvus de flagelles ?
2. Décrivez l'importance des mycorhizes, tant aujourd'hui qu'à l'époque de la colonisation de la Terre. Quelles sont les preuves qui témoignent des relations mycorhiziennes ancestrales ?
3. **ET SI ?** ► Si les eumycètes avaient colonisé la terre ferme avant les végétaux, où auraient-ils vécu ? En quoi leurs sources nutritionnelles auraient-elles été différentes de celles d'aujourd'hui ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

L'évolution des eumycètes a produit un ensemble diversifié de lignées

Au cours de la dernière décennie, l'analyse moléculaire a permis de clarifier les liens entourant l'évolution des différents groupes d'eumycètes, mais certaines incertitudes subsistent. La **figure 31.10** présente une version simplifiée d'une phylogénèse hypothétique actuelle. Dans la présente section, nous étudierons chacun des grands groupes d'eumycètes figurant dans cet arbre phylogénétique.

Les groupes d'eumycètes de la figure 31.10 ne représenteraient qu'une infime partie de la diversité des groupes fongiques modernes. (Les lignées modernes sont celles pour lesquelles il existe des membres survivants.) Même si on compte près de 100 000 espèces connues d'eumycètes, les scientifiques estiment que le nombre réel pourrait s'élever à 1,5 million d'espèces. Deux études métagénomiques récentes appuient ces estimations : on a découvert les cryptomycètes (voir le concept 31.3) et de tout nouveaux groupes d'eumycètes unicellulaires, et la variation génétique observée dans certains de ces groupes est aussi vaste que celle que l'on observe dans l'ensemble des groupes présentés à la figure 31.10.

Les chytridiomycètes



Chytridiomycètes

Zygomycètes

Gloméromycètes

Ascomycètes

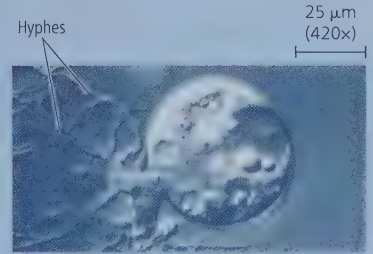
Basidiomycètes

Les eumycètes appartenant à l'embranchement des **chytridiomycètes** vivent partout dans les lacs et dans le sol. Comme le montrent plusieurs études métagénomiques récentes, on a découvert plus de 20 nouveaux clades de chytridiomycètes dans des bouches hydrothermales et d'autres communautés marines. À ce jour, on a dénombré environ un millier d'espèces de chytridiomycètes connues. Certains sont des décomposeurs, d'autres parasites des protistes, d'autres eumycètes, divers végétaux ou des animaux. Comme nous le verrons plus loin dans ce chapitre, l'un de ces parasites a probablement contribué au déclin

De nombreux mycologues reconnaissent actuellement l'existence de cinq grands groupes d'eumycètes, quoique des données génomiques récentes démontrent que les chytridiomycètes et les zygomycètes sont paraphylétiques (comme l'indiquent les lignes parallèles).

Les chytridiomycètes (1 000 espèces)

Chez les chytridiomycètes, comme *Chytridium spp.*, l'appareil sporifère globulaire forme des hyphes ramifiées multicellulaires (MP); d'autres espèces sont unicellulaires. Omniprésents dans les lacs et le sol, les chytridiomycètes ont des spores flagellées, et l'on soupçonne que certaines espèces de ce groupe ont été les premières à diverger des autres eumycètes.



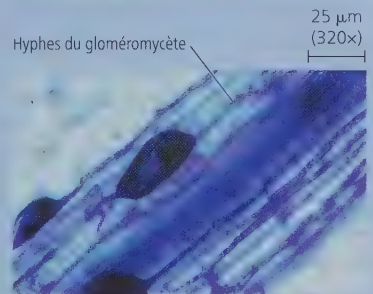
Les zygomycètes (1 000 espèces)

Les hyphes de certains zygomycètes, comme ces moisissures du genre *Mucor* (MP), croissent rapidement sur les aliments comme les fruits et le pain. À cet égard, ils pourraient agir comme décomposeurs (lorsque leur nourriture n'est pas vivante) ou comme parasites; d'autres espèces sont des symbiontes commensaux (neutres).



Les glomérormycètes (160 espèces)

Les glomérormycètes forment des endomycorhizes (mycorhizes à arbuscules) avec les racines des plantes, leur fournissant minéraux et autres nutriments; plus de 80% des espèces végétales établissent de telles relations mutualistes avec des glomérormycètes. Ce cliché montre les hyphes d'un glomérormycète (filaments en bleu foncé) à l'intérieur de la racine d'une plante.



Les ascomycètes (65 000 espèces)

Les membres de ce groupe très diversifié vivent dans des habitats marins, dulcicoles ou terrestres. Ci-contre, la pézize orangée (*Aleuria aurantia*), une espèce d'ascomycète, présente des ascocarpes (ou appareil sporifère) en forme de coupe.



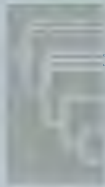
Les basidiomycètes (30 000 espèces)

Les basidiomycètes tiennent souvent un rôle clé dans un écosystème, soit comme décomposeurs ou à titre d'eumycètes ectomycorhiziens. Ils se distinguent par la longue durée de leur stade dicaryotique pendant lequel chaque cellule possède deux noyaux (un de chaque parent). L'appareil sporifère, qu'on appelle couramment champignon, de cette amanite tue-mouches (*Amanita muscaria*) est bien répandu dans les forêts de conifères de l'hémisphère Nord.

mondial des populations d'amphibiens. Néanmoins, les chytridiomycètes comptent aussi d'importantes espèces mutualistes. Par exemple, les chytridiomycètes anaérobies qui vivent dans l'appareil digestif des moutons et des bovins permettent à ceux-ci de décomposer les matières végétales. Ils jouent donc un rôle dans la croissance de ces animaux.

Comme nous l'avons mentionné précédemment, des données moléculaires montrent que certaines lignées de chytridiomycètes ont divergé tôt dans l'histoire évolutive des eumycètes. Le fait que ce groupe présente une caractéristique qui le distingue de tous les autres, soit des spores flagellées appelées **zoospores** (figure 31.11), appuie cette hypothèse. Comme les autres eumycètes (autres que ceux appartenant au clade des cryptomycètes découvert récemment), les chytridiomycètes possèdent des parois cellulaires renfermant de la chitine ; ils ont aussi en commun avec certains groupes d'eumycètes des enzymes et des voies métaboliques essentielles. De plus, plusieurs chytridiomycètes forment des colonies munies d'hyphes cénocytiques (filaments continus, sans cloison), tandis que d'autres sont des organismes unicellulaires sphériques.

Les zygomycètes



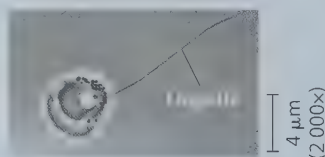
Chytridiomycètes
Zygomycètes
 Gloméromycètes
 Ascomycètes
 Basidiomycètes

On dénombre quelque 1 000 espèces connues de **zygomycètes**. Cet embranchement très diversifié comprend des moisissures à croissance rapide responsables de la décomposition de produits mal entreposés, comme le pain, les pêches, les fraises et les patates douces. D'autres zygomycètes vivent en parasites ou en symbiotes commensaux (neutres) sur des animaux.

Le cycle de développement de *Rhizopus stolonifer* (moisissure chevelue) est assez typique des zygomycètes (figure 31.12). Ses hyphes horizontales qui s'étendent sur l'aliment, le pénètrent et absorbent des nutriments sont des cénocytes ; elles ne présentent des cloisons que là où les cellules reproductrices sont formées. En phase asexuée, des sporanges bulbeux et noirs se forment aux extrémités d'hyphes verticales. Des centaines de spores haploïdes génétiquement identiques prennent ensuite naissance à l'intérieur de chaque sporange et sont dispersées dans l'air. Certaines atterrissent sur des aliments humides, germent et constituent chacune un nouveau mycélium.

Si les conditions du milieu se détériorent (si, par exemple, les nutriments viennent à manquer), *R. stolonifer* se reproduit de façon sexuée. Les mycéliums qui s'unissent sont de types sexuels opposés, identiques en apparence mais différents du point de vue des marqueurs chimiques, propres à chaque type sexuel. La plasmogamie donne naissance à une structure résistante appelée

► **Figure 31.11**
 La zoospore flagellée
 d'un chytridiomycète (MET).



zygosporange, où se déroulent la caryogamie et la méiose. Remarquez qu'un zygosporange, qui est le zygote ($2n$) du cycle de développement, n'est pas un zygote au sens habituel, c'est-à-dire une cellule munie d'un seul noyau diploïde. Il forme plutôt une structure aux noyaux multiples. En effet, l'union des deux mycéliums parentaux produit une structure hétérocaryote possédant plusieurs noyaux haploïdes provenant des deux parents. Puis, la caryogamie engendre de nombreux noyaux diploïdes.

Les zygosporanges ainsi formés offrent une très grande résistance au froid et au dessèchement. Leur métabolisme reste inactif jusqu'à ce que les conditions s'améliorent. Les noyaux des zygosporanges entrent alors en méiose, le zygosporange germe et devient un sporange, qui libère des spores haploïdes aux génotypes différents, qui vont coloniser le nouveau substrat. Plusieurs zygomycètes, comme *Pilobolus spp.*, sont phototropiques : ils se tournent vers la lumière et lancent leurs sporanges dans cette direction (figure 31.13).

Les gloméromycètes



Chytridiomycètes
 Zygomycètes
Gloméromycètes
 Ascomycètes
 Basidiomycètes

Les **gloméromycètes** sont des eumycètes qu'on classait auparavant parmi les zygomycètes. Mais des analyses moléculaires récentes, dont une analyse phylogénétique de séquences d'ADN de centaines d'espèces d'eumycètes, indiquent que les gloméromycètes forment un clade distinct. Bien que l'on ait décrit 200 espèces à ce jour, des études moléculaires démontrent que, en réalité, le nombre d'espèces pourrait être beaucoup plus élevé. Les gloméromycètes constituent un groupe important sur le plan de l'écologie puisqu'ils forment presque tous des endomycorhizes (figure 31.14). Les extrémités des hyphes qui pénètrent à l'intérieur des cellules des racines végétales comportent de minuscules structures ramifiées, les arbuscules. Plus de 80 % des végétaux établissent de telles associations symbiotiques avec des gloméromycètes.

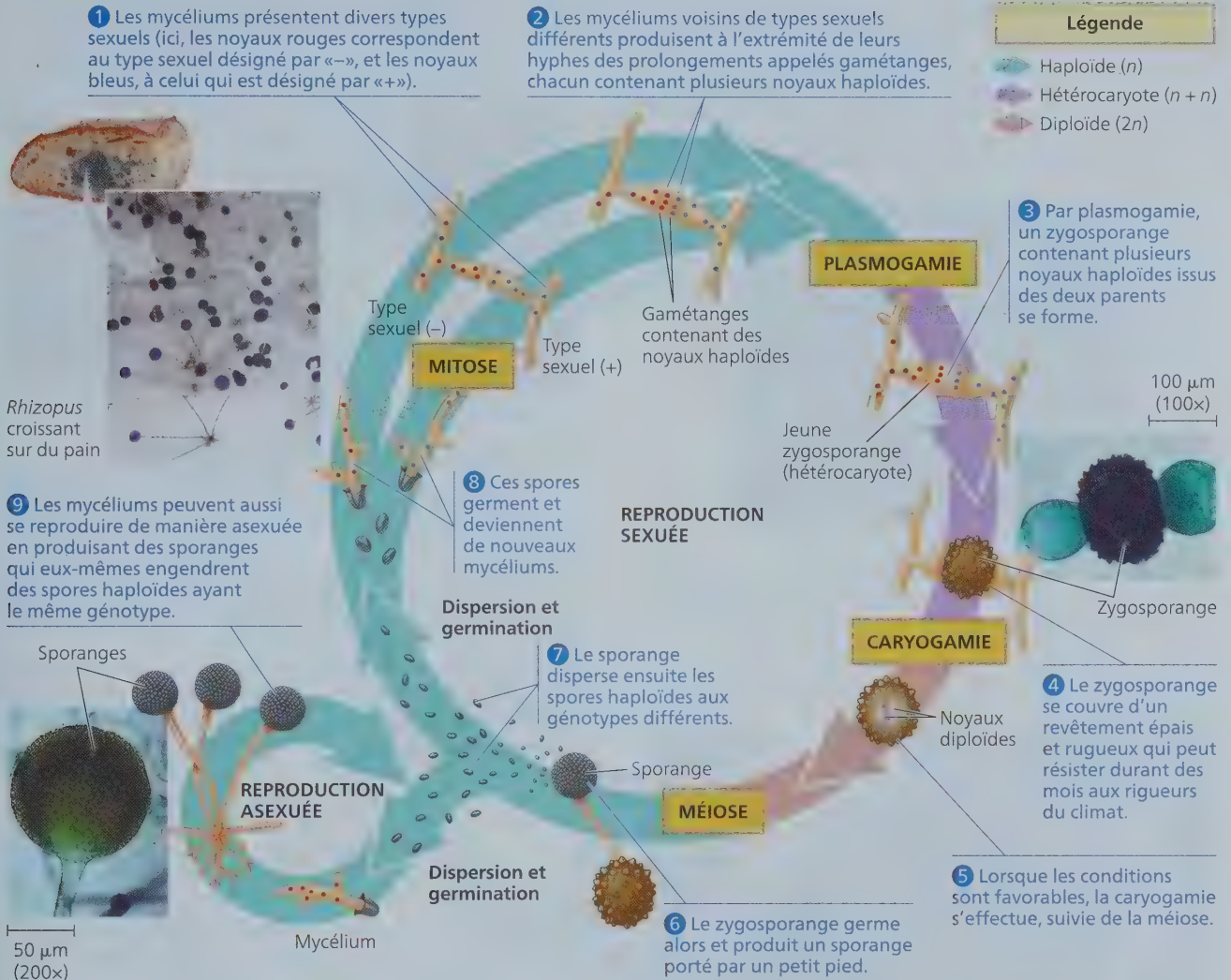
Les ascomycètes



Chytridiomycètes
 Zygomycètes
 Gloméromycètes
Ascomycètes
 Basidiomycètes

Les mycologues ont décrit 65 000 espèces d'**ascomycètes**, qui vivent dans l'eau de mer, l'eau douce et les milieux terrestres. Les ascomycètes se caractérisent par la production de spores (ascospores) dans des **asques**, structures en forme de sac, durant la reproduction sexuée. La plupart des ascomycètes effectuent leur stade sexué dans des appareils sporifères microscopiques ou macroscopiques, appelés **ascocarpes**, qui contiennent les asques (figure 31.15).

▼ **Figure 31.12** Le cycle de développement du zygomycète *Rhizopus stolonifer*.



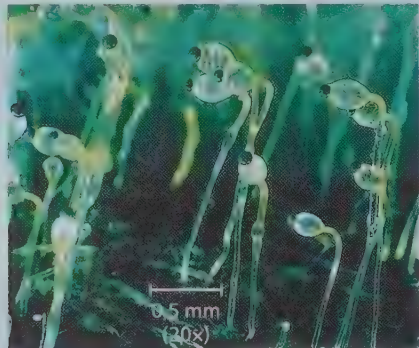
La taille et la complexité des ascomycètes varient grandement, depuis la levure unicellulaire jusqu'aux eumycètes complexes comme les discomycètes et les morilles (figure 31.15). L'embranchement des ascomycètes comprend les agents pathogènes les plus dévastateurs pour les végétaux (nous y reviendrons plus loin), mais il regroupe aussi un grand nombre de décomposeurs qui s'attaquent principalement aux débris de matières végétales. Par ailleurs, près de 25 % des espèces d'ascomycètes s'associent par symbiose bénéfique à des algues vertes et à des cyanobactéries pour former des lichens. Certains ascomycètes forment des mycorhizes avec les racines de divers végétaux. Un grand nombre vivent entre les cellules du mésophylle des feuilles, et certaines espèces libèrent des produits toxiques qui contribuent à protéger les tissus de la plante contre les insectes.

On observe d'importantes différences dans les structures et les processus reproducteurs des cycles de développement des divers groupes d'ascomycètes, mais il est possible d'en dégager certains éléments communs en prenant l'exemple de *Neurospora crassa*, la moisissure du pain (figure 31.16). Les ascomycètes

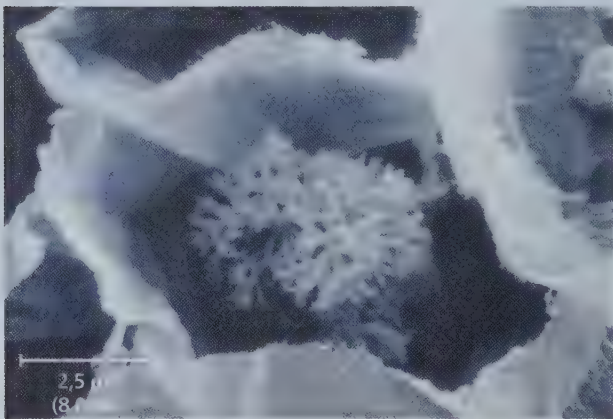
se reproduisent de façon asexuée en libérant d'énormes quantités de spores asexuées appelées **conidies**. Contrairement aux spores asexuées de la majorité des zygomycètes, celles de la plupart des ascomycètes ne se forment pas à l'intérieur de sporanges. Elles apparaissent plutôt aux extrémités d'hyphes spécialisées, les conidiophores, et forment fréquemment de longues chaînes ou des grappes que le vent disperse.

Les conidies jouent aussi un rôle dans la reproduction sexuée lorsqu'elles s'unissent aux hyphes d'un mycélium appartenant à un type sexuel opposé, comme cela se produit chez *Neurospora*. Le cycle de développement de *Neurospora* ne représente qu'un des moyens employés par les ascomycètes pour mettre en contact deux noyaux de types sexuels opposés. Chez d'autres espèces de ce groupe, la réunion fait intervenir la formation d'un fin filament entre un gamétange mâle, ou anthéridie, et un gamétange femelle, ou ascogone (non représentés dans la figure 31.16). Grâce à ce filament, les noyaux de l'anthéridie rejoignent ceux de l'ascogone. Quelle que soit la méthode utilisée, la plasmogamie aboutit à la formation de cellules dicaryotes,

▼ **Figure 31.13** *Pilobolus* spp. orientant ses sporanges vers les zones de lumière. Ce zygomycète décompose le fumier. Ses hyphes émettent des sporanges portés par des vésicules gonflées d'eau. Attirés par la lumière, les sporanges se tournent vers celle-ci, et donc vers la zone où l'herbe pousse. Lorsque la vésicule se rompt, l'eau qu'elle contenait est éjectée violemment, entraînant les sporanges sur une distance pouvant atteindre 2,5 m. Des herbivores, comme la vache, ingèrent le zygomycète en se nourrissant d'herbe couverte de spores, puis dispersent ces dernières par l'intermédiaire de leurs excréments. Une nouvelle génération de *Pilobolus* peut alors voir le jour.



▼ **Figure 31.14** Les endomycorhizes. La plupart des glomérormycètes forment des endomycorhizes (mycorhizes à arbuscules) avec les racines des végétaux, auxquels ils fournissent des minéraux et d'autres nutriments. Ce cliché pris en MEB montre les hyphes ramifiées, les arbuscules, de *Glomus mosseae* qui pénètrent à l'intérieur d'une cellule de racine en enfonçant sa membrane (le cytoplasme de la cellule a été retiré).



chacune renfermant deux noyaux haploïdes issus de parents distincts. Les cellules situées à l'extrémité de ces hyphes dicaryotes deviendront les ascques, à l'intérieur desquels la caryogamie combine les deux génomes parentaux. Par la suite, la méiose engendre quatre noyaux génétiquement différents. Puis, huit ascospores se forment habituellement par mitose. Les ascospores se développent dans l'ascocarpe, d'où elles sont plus tard expulsées lorsque l'ascque éclate.

Contrairement à ce qui se passe dans le cycle de développement des zygomycètes, la longue durée du stade dicaryotique des ascomycètes (et celle encore plus considérable des basidiomycètes) augmente la possibilité de recombinaison génétique. Chez *Neurospora* spp., par exemple, de nombreuses cellules dicaryotes peuvent former des ascques. Les noyaux haploïdes

▼ La morille commune (*Morchella esculenta*) est un ascocarpe comestible. On trouve souvent ce succulent champignon au pied des arbres, dans les vergers ou dans les bois.



▼ La truffe *Tuber melanosporum* forme des ectomycorhizes avec les racines de certains arbres (chênes, noisetiers). L'ascocarpe croît sous terre et dégage une odeur forte. Ces truffes ont été détériorées, et celle du milieu a été coupée en deux.



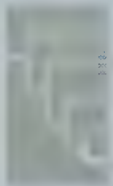
▲ **Figure 31.15** Les ascomycètes.

❓ La morphologie des ascomycètes varie beaucoup d'une espèce à l'autre (voir aussi la figure 31.10). Comment pouvez-vous déterminer qu'un champignon fait partie de l'embranchement des ascomycètes ?

dans les ascques fusionnent, et la recombinaison génétique qui en découle engendre une multitude de descendants génétiquement différents issus d'un même cycle de reproduction (voir les étapes 3 et 5 de la figure 31.1b).

Comme l'indique la figure 17.2, dans les années 1930, les biologistes se sont servis de *N. crassa* pour vérifier l'hypothèse baptisée *Un gène, une enzyme*. Aujourd'hui, cet ascomycète est toujours un organisme modèle; en 2003, on a publié son génome entier. La taille du génome de ce minuscule eumycète équivaut aux trois quarts de celle du génome de la drosophile et à la moitié de celle du génome humain (tableau 31.1). Le génome de *N. crassa* est relativement compact: les séquences d'ADN non codant, qui occupent tant d'espace dans les génomes des humains et de nombreux autres eucaryotes, s'y trouvent en petit nombre. En fait, des données indiquent que *N. crassa* possède un mécanisme génomique de défense qui empêche l'ADN non codant, comme les transposons, de s'accumuler.

Les basidiomycètes



Chytridiomycètes

Zygomycètes

Glomérormycètes

Ascomycètes

Basidiomycètes




L'embranchement des **basidiomycètes** comprend plus de 30 000 espèces, dont les polypores, les vesses-de-loup et les champignons à carpophore volumineux, qu'on appelle couramment champignons à chapeau (figure 31.17). Cet embranchement comprend aussi des moisissures, des mutualistes formant des mycorhizes ainsi que deux groupes de parasites destructeurs pour les végétaux, soit les rouilles et les charbons. Le nom « basidiomycètes » vient de la structure en forme de massue, la **baside** (du latin *basis*, « base »), dans laquelle se produit la caryogamie, immédiatement suivie par la méiose.

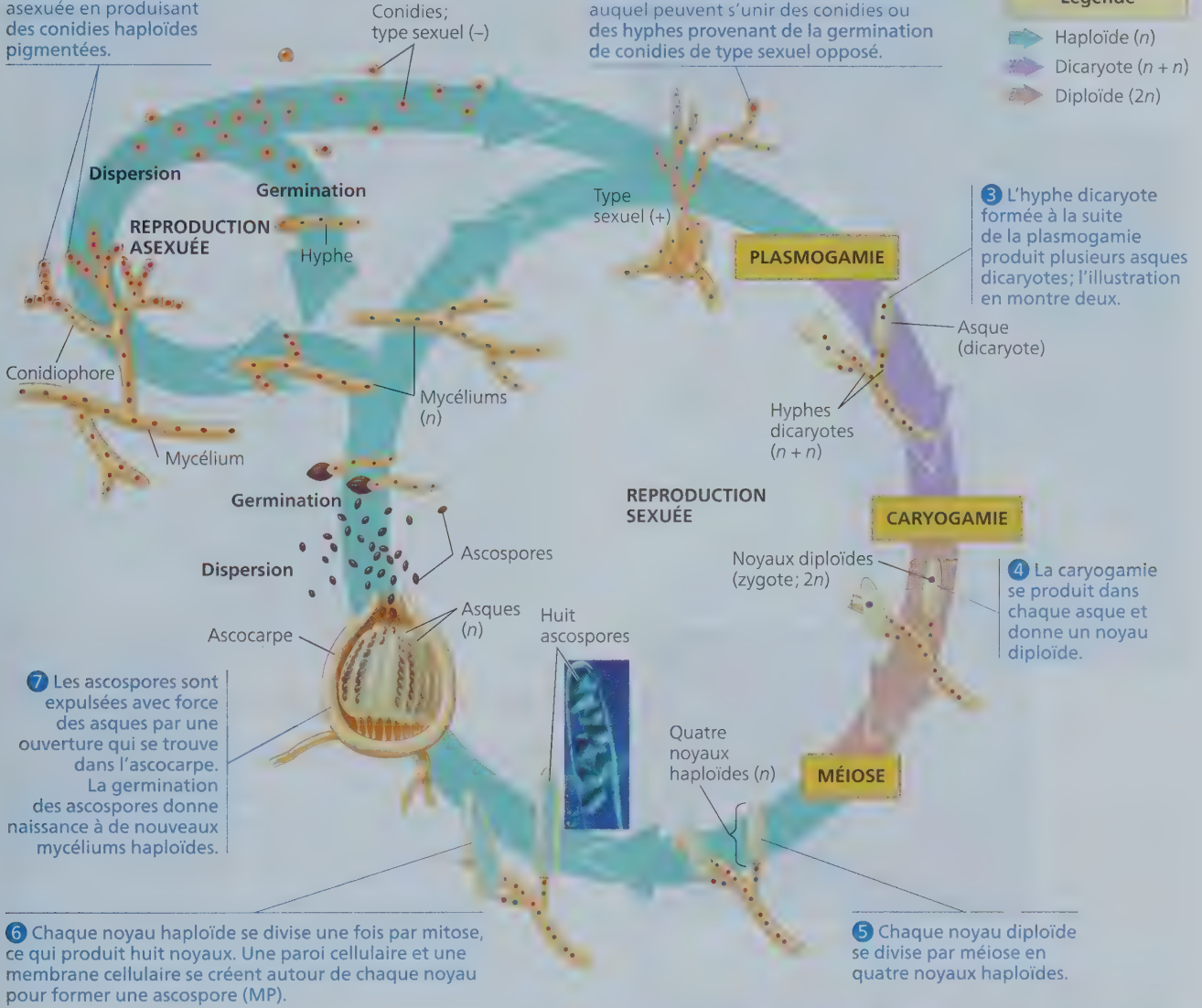
▼ Figure 31.16 Le cycle de développement de l'ascomycète *Neurospora crassa*. *Neurospora* est une moisissure du pain et un organisme utilisé dans la recherche, qui croît aussi dans la nature, sur la végétation calcinée.

1 Les mycéliums des ascomycètes peuvent se reproduire de manière asexuée en produisant des conidies haploïdes pigmentées.

2 *Neurospora* peut aussi se reproduire par voie sexuée en produisant des hyphes spécialisées d'un type sexuel particulier auquel peuvent s'unir des conidies ou des hyphes provenant de la germination de conidies de type sexuel opposé.

Légende

-  Haploïde (n)
-  Dicaryote ($n + n$)
-  Diploïde ($2n$)



3 L'hyphes dicaryote formée à la suite de la plasmogamie produit plusieurs asques dicaryotes; l'illustration en montre deux.

4 La caryogamie se produit dans chaque asque et donne un noyau diploïde.

7 Les ascospores sont expulsées avec force des asques par une ouverture qui se trouve dans l'ascocarpe. La germination des ascospores donne naissance à de nouveaux mycéliums haploïdes.

6 Chaque noyau haploïde se divise une fois par mitose, ce qui produit huit noyaux. Une paroi cellulaire et une membrane cellulaire se créent autour de chaque noyau pour former une ascospore (MP).

5 Chaque noyau diploïde se divise par méiose en quatre noyaux haploïdes.

HABILETÉS VISUELLES ► Les cellules de l'hyphes spécialisée représentée à l'étape 2 sont-elles haploïdes ou diploïdes ?

Les basidiomycètes sont d'importants décomposeurs du bois et d'autres matières végétales. Certains basidiomycètes comptent parmi les eumycètes qui décomposent le plus efficacement la lignine, un polymère complexe présent en abondance dans le bois. Un grand nombre de polypores vivent en parasites sur le bois des arbres qui sont en mauvaise santé ou qui sont endommagés. Ils y vivent ensuite en tant que décomposeurs lorsque ces arbres meurent.

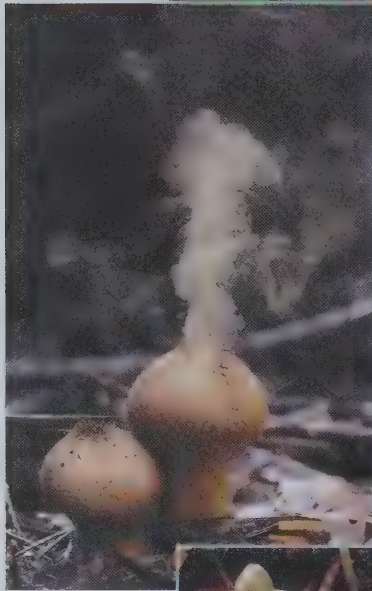
Le mycélium dicaryote qui se forme au cours du cycle de développement des basidiomycètes a habituellement une longue durée de vie. Comme chez les ascomycètes, ce stade dicaryote prolongé offre de nombreuses occasions de recombinaison

Tableau 31.1 Comparaison de la densité génique chez *N. crassa*, *D. melanogaster* et *H. sapiens*

	Taille du génome (millions de paires de base)	Nombre de gènes	Densité génique (gènes par millions de paires de base)
<i>Neurospora crassa</i> (ascomycète)	41	9 700	236
<i>Drosophila melanogaster</i> (drosophile)	165	14 000	85
<i>Homo sapiens</i> (humain)	3 000	<21 000	7

▼ **Figure 31.17** Les basidiomycètes.

► Polypores, d'importants décomposeurs du bois.



◀ Vesses-de-loup émettant des spores.

► *Dictyophora indusiata*, un champignon dont l'odeur rappelle celle de la viande en décomposition.



génétique, ce qui a pour effet de multiplier les résultats d'un même cycle de reproduction. Périodiquement, en réponse à des stimulus environnementaux, le mycélium se reproduit par voie sexuée en produisant des appareils sporifères complexes, à savoir des carpophores appelés **basidiocarpes** (figure 31.18). Les champignons blancs vendus dans les magasins d'alimentation sont un exemple bien connu de basidiocarpe.

En concentrant son énergie sur la croissance des hyphes, le mycélium d'un basidiomycète peut produire un appareil sporifère en quelques heures; le champignon surgit de terre au fur et à mesure qu'il absorbe de l'eau et que croissent les hyphes du mycélium dicaryote. Ainsi, chez certaines espèces, l'anneau de basidiocarpes qu'on appelle « rond de sorcière » apparaît sur une pelouse en l'espace d'une nuit (figure 31.19). Le diamètre du rond de sorcière augmente au même rythme que le mycélium souterrain, qui progresse de 30 cm par année, tout en décomposant

la matière organique présente dans le sol. Certains ronds de sorcière géants sont âgés de plusieurs centaines d'années.

Après la formation du champignon, son chapeau soutient et protège une grande surface de lamelles tapissées de basides dicaryotes. Pendant la caryogamie, les deux noyaux que contient chaque baside fusionnent pour produire un noyau diploïde (voir la figure 31.18). Ce noyau se divise par méiose en quatre noyaux haploïdes qui, ultimement, forment tous une basidiospore. Le nombre de basidiospores produites est considérable: l'ensemble des lamelles d'un champignon blanc ordinaire, vendu dans le commerce, équivaut à une surface d'environ 200 cm² et celles-ci peuvent libérer un milliard de basidiospores, qui sont emportées par le vent.

RETOUR SUR LE CONCEPT **31.4**

1. Sur quelle caractéristique des chytridiomycètes se fonde l'hypothèse selon laquelle ils représentent une lignée d'eumycètes ayant divergé tôt ?
2. Donnez des exemples démontrant que la structure des zygomycètes, des gloméromycètes, des ascomycètes et des basidiomycètes est adaptée à leur fonction.
3. **ET SI ?** ► Imaginez qu'une mutation d'un ascomycète modifie son cycle de développement, faisant en sorte que la plasmogamie, la caryogamie et la méiose se succèdent à un rythme accéléré. Quelle incidence ce changement aurait-il sur les ascospores et les ascocarpes ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT **31.5**

Les eumycètes tiennent des rôles clés dans le recyclage des nutriments, les interactions écologiques et le bien-être des humains

Notre étude de la classification des eumycètes nous a donné un aperçu de leur influence sur les autres organismes. Nous allons maintenant examiner cette influence de plus près, particulièrement chez les décomposeurs, les mutualistes et les agents pathogènes.

Les eumycètes décomposeurs

Les eumycètes sont bien adaptés à leur rôle de décomposeurs de matières organiques, dont la cellulose et la lignine formant la paroi des cellules végétales. En fait, presque tout substrat contenant du carbone, même le carburéacteur, la peinture et le plastique, peut être consommé par au moins quelques espèces d'eumycètes. En outre, ils arrivent à éliminer des métaux toxiques des sols. Il en va de même des bactéries et des archées. Par conséquent, les eumycètes, les bactéries et les archées sont les principaux décomposeurs qui renouvellent, dans les écosystèmes, les réserves de nutriments inorganiques essentiels à la croissance des végétaux. Sans ces décomposeurs, le carbone, l'azote et les autres éléments s'accumuleraient dans les déchets

▼ **Figure 31.18** Le cycle de développement des basidiomycètes formant des champignons.

HABILETÉS VISUELLES ► D'après ce schéma, les cellules du pied de ce champignon (partie aérienne) sont-elles haploïdes ou diploïdes ?

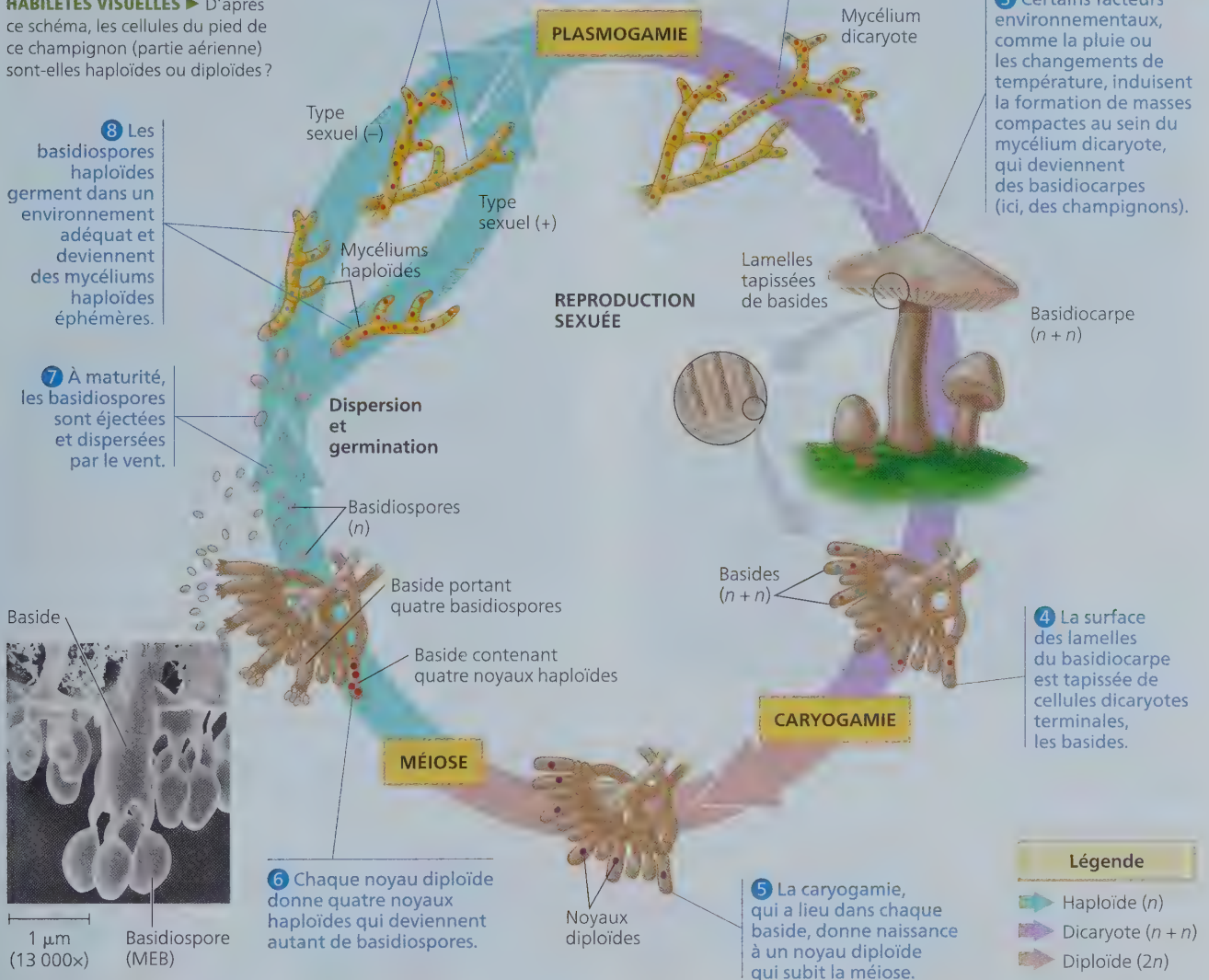
8 Les basidiospores haploïdes germent dans un environnement adéquat et deviennent des mycéliums haploïdes éphémères.

7 À maturité, les basidiospores sont éjectées et dispersées par le vent.

1 Deux mycéliums haploïdes de types sexuels opposés subissent la plasmogamie.

2 Un mycélium dicaryote se forme; il croît très vite et refoule les mycéliums parentaux haploïdes.

3 Certains facteurs environnementaux, comme la pluie ou les changements de température, induisent la formation de masses compactes au sein du mycélium dicaryote, qui deviennent des basidiocarpes (ici, des champignons).



organiques et ne seraient plus disponibles pour la nutrition des végétaux et des animaux. La disparition des décomposeurs mettrait donc un terme aux cycles biogéochimiques et, par conséquent, à l'existence même des végétaux et des animaux. Sans la présence de ces décomposeurs, la vie telle que nous la connaissons cesserait.

Les eumycètes mutualistes

Les eumycètes peuvent former des associations mutualistes avec les végétaux, les algues, les cyanobactéries ou les animaux. Les eumycètes mutualistes absorbent les nutriments d'un organisme hôte auquel ils procurent toutefois certains bienfaits (comme les relations mycorhiziennes entre les eumycètes et la plupart des vasculaires dont il a été question précédemment).

▼ **Figure 31.19** Le rond de sorcière. Selon la légende, ces champignons surgissent à l'endroit où des fées ont fait une ronde par une nuit de pleine lune. Ce chapitre fournit une explication biologique de la formation de ces cercles.



Les associations mutualistes avec les végétaux

Toutes les espèces de végétaux étudiées à ce jour semblent porter, en plus des eumycètes mycorrhiziens, des **endophytes** symbiotiques, c'est-à-dire des eumycètes (ou des bactéries) vivant dans le milieu extracellulaire à l'intérieur des feuilles et d'autres parties de la plante, sans en perturber le fonctionnement. La plupart des endophytes fongiques identifiés à ce jour sont des ascomycètes. Les endophytes fongiques contribuent à la croissance de certaines graminées et d'autres végétaux non ligneux en produisant des toxines qui repoussent les herbivores ou en améliorant la tolérance de leur hôte à la chaleur, à la sécheresse ou à la présence de métaux lourds. Comme l'explique la **figure 31.20**, des chercheurs étudiant l'effet des endophytes fongiques sur les plantes ligneuses ont vérifié si des semis du cacaoyer *Theobroma cacao* pouvaient en bénéficier. Les résultats de leur expérience montrent que les endophytes des végétaux ligneux à fleurs peuvent jouer un rôle important dans la défense contre les agents pathogènes.

Les associations mutualistes avec les animaux

Comme nous l'avons mentionné plus tôt, plusieurs eumycètes rendent des services digestifs à divers animaux. Ils contribuent notamment à la dégradation des matières végétales dans l'intestin des bovins et d'autres mammifères herbivores. Le système digestif de nombreux arthropodes contient également des eumycètes (zygomycètes). Toutefois, de nombreuses espèces de fourmis profitent autrement des capacités de digestion des eumycètes en en faisant la « culture ». Par exemple, les fourmis parasol, ou coupe-feuilles (appartenant au genre *Atta*), sillonnent les forêts tropicales à la recherche de feuilles particulières qu'elles ne peuvent digérer seules, mais qu'elles transportent jusqu'à leurs nids pour en nourrir les eumycètes; ces nids deviennent donc de véritables jardins à eumycètes (**figure 31.21**). En proliférant, les hyphes forment à leurs extrémités des bourgeons gonflés riches en protéines et en glucides dans lesquels les fourmis trouvent leur principale source de nourriture. Grâce à la cellulase qu'ils produisent, les eumycètes décomposent la cellulose des feuilles en substances que les fourmis peuvent digérer, tout en détoxifiant les composés qui servent de défense à la feuille, mais qui incommoderaient ou tueraient les fourmis. Dans certaines forêts tropicales, les eumycètes ont aidé ces insectes à devenir les principaux consommateurs de feuilles.

L'évolution de ces fourmis jardinières et celle des eumycètes qu'elles « cultivent » sont très étroitement liées depuis plus de 50 millions d'années. Les eumycètes sont devenus si dépendants de leurs pourvoyeurs (qui leur fournissent un abri protecteur en plus de la nourriture) que, dans bien des cas, ils ne peuvent plus survivre sans les fourmis, ni elles sans eux.

Les lichens

Un **lichen** est le résultat d'une association symbiotique entre un microorganisme photosynthétique et un eumycète, et réunissant des millions de cellules photosynthétiques enchevêtrées dans un treillis d'hyphes. Les lichens croissent à la surface des rochers, des sols, des troncs d'arbre en décomposition, des arbres et des toits sous diverses formes (**figure 31.22**). Le partenaire photosynthétique est une algue verte unicellulaire ou filamenteuse, ou une cyanobactérie. La partie fongique est la plus

Les endophytes fongiques ont-ils un effet bénéfique sur les végétaux ligneux ?

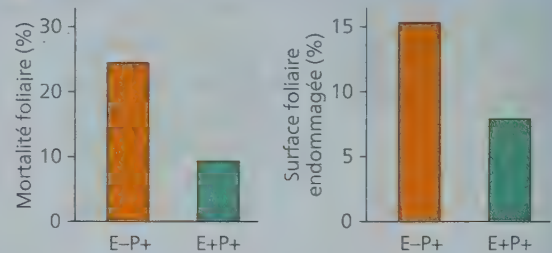
■ **HYPOTHÈSE** ■ S'ils exercent un effet positif sur les plants de cacaoyers, les endophytes devraient contrer les effets négatifs d'un phytopathogène inoculé sur ces mêmes plants, alors que les plants de cacaoyers sans endophytes seraient plus vulnérables à ce phytopathogène.

■ **EXPÉRIENCE** ■ Les endophytes fongiques sont des eumycètes symbiotiques que l'on trouve dans tous les végétaux examinés à ce jour. À la University of Arizona, à Tucson, A. Elizabeth Arnold et ses collègues ont mesuré les effets bénéfiques des endophytes fongiques sur le cacaoyer (*Theobroma cacao*). Cet arbre, dont le nom grec signifie « nourriture des dieux », produit des fèves servant à la confection du chocolat, et sa culture s'effectue dans la plupart des régions tropicales. Les chercheurs ont ajouté un mélange particulier d'endophytes fongiques aux feuilles de certains semis de cacaoyer pour les comparer à d'autres qui n'en avaient pas reçu. (Les endophytes fongiques colonisent les feuilles du cacaoyer après la germination des semis.) Les semis ont ensuite été inoculés d'un agent pathogène virulent, un protiste du genre *Phytophthora*.

■ **RÉSULTATS** ■ Un plus grand nombre de feuilles ont survécu à l'agent pathogène parmi les semis qui hébergeaient des endophytes fongiques, par comparaison à ceux qui en étaient dépourvus. De plus, parmi les feuilles qui ont survécu, celles provenant de semis avec endophytes ont été moins endommagées que celles des semis sans endophytes.

■ Sans endophytes; avec agent pathogène (E-P+)

■ Avec endophytes et agent pathogène (E+P+)



■ **CONCLUSION** ■ La présence d'endophytes dans les cacaoyers semble leur être profitable en réduisant la mortalité foliaire et les dommages causés par *Phytophthora* sp.

Source des données: A. E. Arnold et coll., Fungal endophytes limit pathogen damage in a tropical tree, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 15649-15654 (2003).

ET SI ? ► Au cours de leur expérimentation, Arnold et ses collègues ont effectué des expériences avec des groupes témoins. Proposez deux types de groupes témoins que les chercheurs auraient pu former et expliquez comment chacun aurait contribué à l'interprétation des résultats décrits ci-dessus.

souvent un ascomycète, bien qu'on ait identifié 1 lichen avec un gloméromycète et 75 autres avec des basidiomycètes. C'est habituellement l'eumycète qui donne au lichen sa structure et sa forme globales. De même, les tissus fabriqués par les hyphes représentent la plus grande partie de la masse du lichen. Les cellules de l'algue ou de la cyanobactérie en constituent généralement la couche interne (figure 31.23).

La fusion entre l'eumycète et l'algue ou la cyanobactérie est si complète qu'on donne aux lichens des noms scientifiques, comme s'ils étaient des organismes individuels. À ce jour, on a décrit quelque 17 000 espèces, et leur classification est basée sur la nature de l'eumycète qui les constitue. Comme on peut s'y attendre de ce type d'«organisme mixte», la reproduction de la



▲ **Figure 31.21** Des insectes jardiniers. Ces fourmis parasol (*Atta spp.*) ont besoin des eumycètes pour transformer la matière végétale en une substance digestible. Pour leur part, les eumycètes absorbent des nutriments provenant des feuilles apportées par les fourmis.

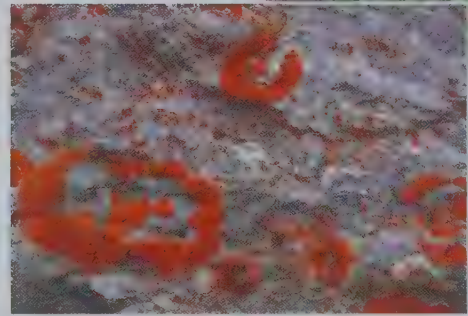
▼ **Figure 31.22** Diverses formes de lichens.



◀ Lichen fruticuleux (semblable à un arbuste).

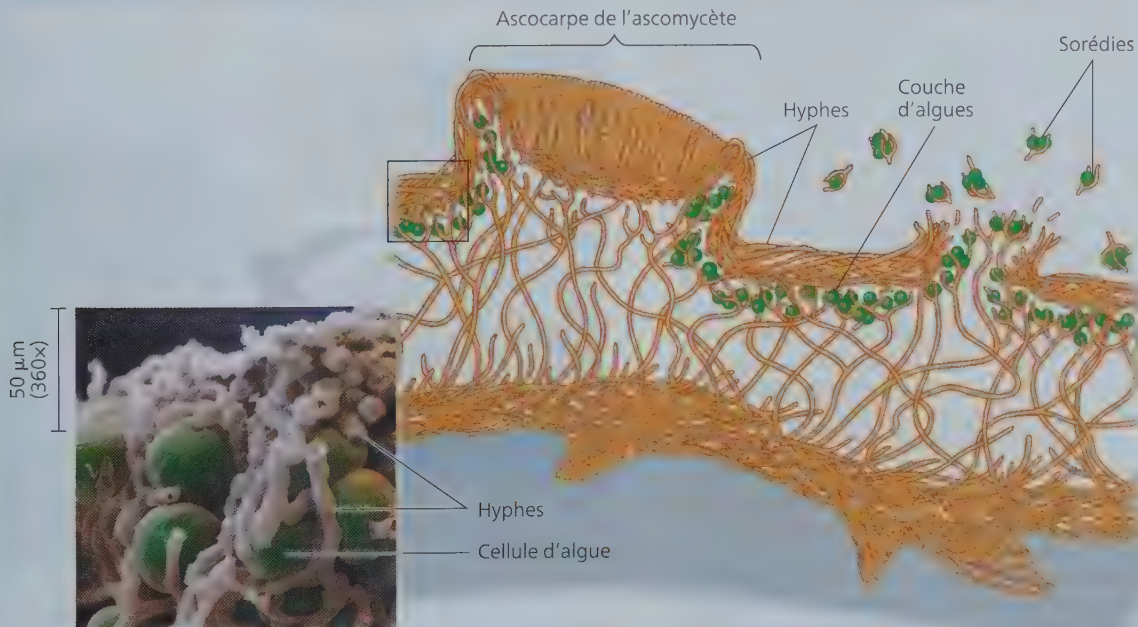


▶ Lichen foliacé (semblable à une feuille).



◀ Lichen crustacé (constitué d'une croûte).

▼ **Figure 31.23** L'anatomie d'un lichen composé d'une algue et d'un ascomycète (MEB, cliché artificiellement coloré).



partie symbiotique a lieu de façon asexuée, soit par fragmentation du lichen parent, soit par formation de **sorédies**, de petits amas d'hyphes incrustées d'algues (voir la figure 31.23). Les eumycètes d'un grand nombre de lichens se reproduisent aussi de façon sexuée.

Dans la plupart des cas, chaque partenaire fournit à l'autre des éléments que celui-ci ne pourrait obtenir seul. Ainsi, l'algue ou la cyanobactérie fournit des composés du carbone (entre 60 et 90% de sa production de glucides par photosynthèse); la cyanobactérie fixe aussi le diazote (voir le concept 27.3) et le transforme en azote organique. Quant à l'eumycète, il procure à son partenaire photosynthétique un environnement physique idéal pour leur croissance. La disposition physique des hyphes assure les échanges gazeux, protège le partenaire photosynthétique contre les rayonnements ultraviolets et permet de retenir l'eau et les minéraux, dont la plupart sont absorbés soit par la poussière transportée par le vent, soit par la pluie. L'eumycète sécrète aussi des acides qui facilitent l'absorption des minéraux.

Les lichens peuvent survivre dans des milieux inhospitaliers (température et sécheresse extrêmes). Ils sont souvent les premiers à croître sur des rochers et des sols nouvellement mis à nu par des incendies de forêt ou des éruptions volcaniques. Ils brisent la surface des rochers en s'y enfonçant et en l'attaquant chimiquement; ils contribuent également à stabiliser les sols, et ceux qui fixent le diazote fournissent de l'azote organique à leur écosystème. Ces processus permettent l'établissement d'une succession végétale. Des fossiles démontrent que les lichens étaient présents sur terre il y a 420 millions d'années. Les premiers lichens pourraient avoir modifié la roche et les sols comme le font leurs descendants aujourd'hui, et avoir ainsi ouvert la voie aux végétaux terrestres.

Les eumycètes parasites

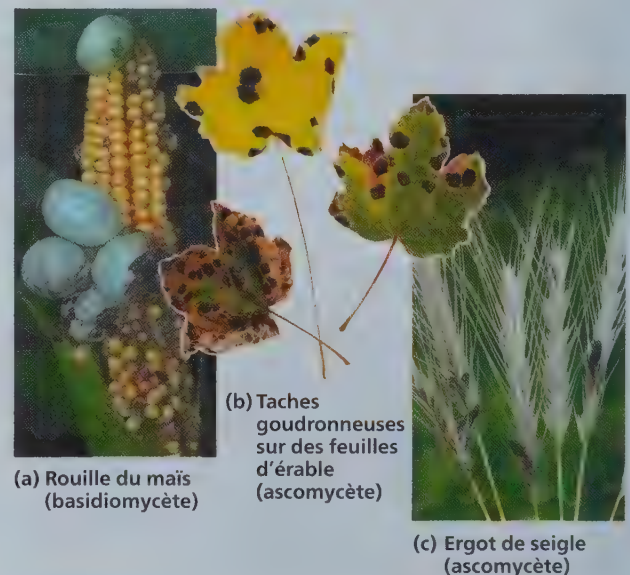
Tout comme les eumycètes mutualistes, les eumycètes parasites absorbent les nutriments des cellules d'un organisme hôte vivant, qui n'en retire cependant aucun bienfait. Quelque 30% des 100 000 espèces connues d'eumycètes sont des parasites ou des agents pathogènes, principalement à l'égard des plantes (figure 31.24). L'ascomycète *Ophiostoma* sp. (ou *Ceratocystis ulmi*) est un exemple d'eumycète pathogène. Ce champignon, qui cause la maladie hollandaise de l'orme, a d'ailleurs radicalement transformé le paysage du Nord-Est des États-Unis et du Sud du Québec. Il a envahi l'Amérique du Nord après être arrivé aux États-Unis sur des billes de bois provenant d'Europe en remboursement des dettes accumulées pendant la Première Guerre mondiale. Transporté d'un arbre à l'autre par un insecte vivant sous l'écorce (le coléoptère *Scolytus multistriatus*), ou par des échanges entre racines d'arbres voisins, il a rapidement éliminé plus de la moitié des ormes d'Amérique (*Ulmus americana*) en bloquant la circulation de la sève dans les vaisseaux de l'arbre. Un autre ascomycète, *Fusarium circinatum*, est responsable du chancre fusarien du pin, une maladie qui guette les pins partout sur la planète. Chaque année, entre 10 et 50% des récoltes de fruits sont détruites par des eumycètes, et des récoltes de céréales sont également gravement touchées.

Parmi les eumycètes qui s'attaquent aux cultures vivrières, plusieurs produisent des composés toxiques pour l'humain. Par exemple, certaines espèces d'ascomycètes du genre *Aspergillus* contaminent le grain et les arachides en sécrétant des aflatoxines,

des substances cancérigènes. Un autre ascomycète, *Claviceps purpurea*, pousse sur le seigle (*Secale cereale*) et produit des structures pourpres appelées ergots de seigle (voir la figure 31.24c). Si l'on consomme du seigle avarié, la toxine contenue dans les ergots cause la gangrène (en provoquant la vasoconstriction qui réduit la circulation sanguine) et divers troubles nerveux (spasmes, sensations de brûlure, hallucinations et démence temporaire). En l'an 994, une épidémie d'ergotisme (maladie provoquée par l'ergot de seigle) a tué plus de 40 000 personnes en France. L'une des substances hallucinogènes extraites de l'ergot est l'amide de l'acide lysergique, précurseur du LSD (en allemand *Lysergik Säure Diethylamide*, acide lysergique diéthylamide).

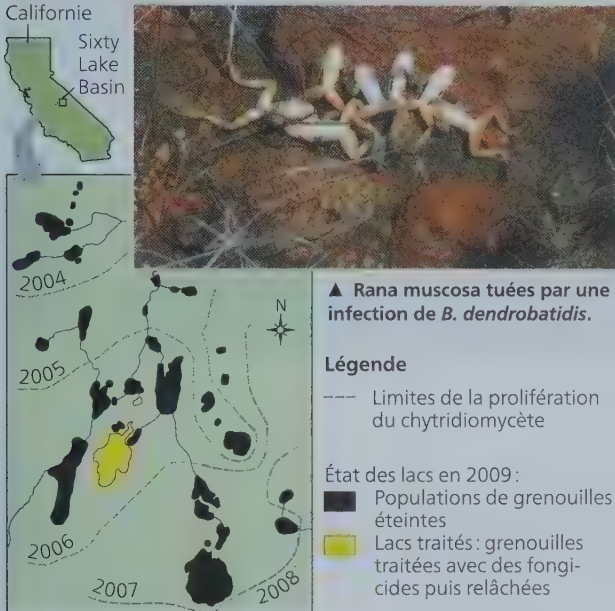
Bien que les animaux soient beaucoup moins affectés par les eumycètes parasites que les végétaux, on estime que près de 500 espèces d'eumycètes vivaient aux dépens des animaux. L'un de ces parasites, le chytridiomycète *Batrachochytrium dendrobatidis*, est responsable du déclin récent ou de l'extinction de quelque 200 espèces de grenouilles et autres amphibiens (figure 31.25). Ce chytridiomycète cause de graves infections cutanées à l'origine d'une mortalité massive. Selon les observations sur le terrain et les études portant sur des spécimens dans les musées, *B. dendrobatidis* a fait son apparition au sein des populations de grenouilles peu avant leur déclin en Australie, au Costa Rica, aux États-Unis et dans d'autres pays. En outre, ce chytridiomycète présente une très faible diversité génétique dans les régions où il a infecté des grenouilles. Ces constatations avalisent l'hypothèse voulant que *B. dendrobatidis* ait fait son apparition récemment avant de se répandre autour du monde en décimant de nombreuses populations d'amphibiens.

Le terme général sous lequel on groupe les infections fongiques touchant les animaux est **mycose**. Chez les humains, les dermatomycoses comprennent notamment la teigne, qui se caractérise par l'apparition de lésions circulaires sur la peau, et le pied d'athlète. Les ascomycètes responsables de la teigne peuvent infecter n'importe quelle partie de l'épiderme, en causant une lésion circulaire caractéristique. Ceux du pied d'athlète



▲ **Figure 31.24** Exemples de maladies fongiques touchant les végétaux.

▼ **Figure 31.25 Les amphibiens sont attaqués.** Un eumycète parasite pourrait-il être la cause du déclin et de l'extinction de centaines de populations d'amphibiens au cours des dernières décennies ? Une étude a démontré que la population d'une espèce de grenouilles (*Rana muscosa*) s'est effondrée lorsque le chytridiomycète a envahi la région de Sixty Lake Basin, en Californie. Dans les années précédant l'introduction du chytridiomycète, en 2004, les lacs de cette région abritaient une population de plus de 2 300 grenouilles. En 2009, elles n'étaient plus que 38. Toutes les survivantes vivaient dans l'un ou l'autre des deux lacs (en jaune sur la carte) où les grenouilles avaient été traitées à l'aide d'un fongicide pour réduire l'action néfaste du parasite.



INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ► Les données indiquent-elles que le chytridiomycète est la cause du déclin des populations de grenouilles ou que sa présence est corrélée avec ce déclin ? Expliquez votre réponse.

s'attaquent le plus souvent aux pieds, évidemment, où ils provoquent des démangeaisons intenses, des vésicules et des fissures de la peau. En dépit de leur très haut risque de transmission, la teigne et le pied d'athlète se traitent avec diverses lotions et poudres fongicides.

Les mycoses systémiques, qui s'étendent à tout l'organisme, sont très dangereuses. La contamination débute habituellement par l'inhalation de spores. Parmi ces mycoses redoutables figure la coccidioïdomycose, causée par *Coccidioïdes immitis*, dont les symptômes ressemblent à ceux de la tuberculose. En Amérique du Nord, des centaines de personnes atteintes en mouraient chaque année si elles n'étaient pas traitées au moyen de médicaments antifongiques.

Certaines mycoses sont opportunistes, c'est-à-dire qu'elles ne surviennent que lorsque l'équilibre microbiologique, chimique ou immunologique de l'organisme est rompu. Par exemple, *Candida albicans* fait partie de la flore normale des épithéliums humides, comme celui qui tapisse le vagin. Mais, dans certaines circonstances, cette levure peut croître trop rapidement et devenir pathogène, causant des infections telles que les vaginites. Le nombre d'infections opportunistes, de mycoses notamment, s'est accru au cours des dernières décennies, en partie à cause du sida, qui affaiblit le système immunitaire.

Les eumycètes bénéfiques

Les dangers auxquels nous exposent les eumycètes ne doivent pas nous faire oublier les immenses bienfaits qu'ils nous procurent. Ainsi, nous dépendons d'eux pour la décomposition et le recyclage de la matière organique. De plus, les eumycètes comestibles ne sont pas seulement les champignons que nous aimons apprêter et manger. Par exemple, des eumycètes participent au processus de maturation du roquefort et d'autres fromages bleus. Les morilles et les truffes, qui constituent les appareils sporifères comestibles de divers ascomycètes, sont grandement appréciées pour leurs saveurs complexes (voir la figure 31.15). Un kilogramme de ces eumycètes peut valoir des centaines, voire des milliers de dollars sur le marché. Dans la nature, les truffes dégagent une odeur forte qui attire certains animaux et insectes. Ces derniers déterrent alors les truffes et en dispersent les spores. Parfois, l'odeur imite celle des phéromones (des substances attractives sexuelles) de certains mammifères. Plusieurs espèces de truffes d'Europe imitent les phéromones que sécrètent les porcs ; c'est pourquoi on utilise des truies pour débusquer ces précieux champignons.

Depuis des milliers d'années, les humains manipulent les levures pour fabriquer des boissons alcoolisées et du pain. En milieu anaérobie, des levures transforment les sucres en alcool et en CO₂, dont les petites bulles font lever la pâte. Toutefois, l'utilisation de cultures pures de levures pour des procédés précisément contrôlés est relativement récente. De tous les eumycètes de culture, c'est la levure *Saccharomyces cerevisiae* qui est la plus importante (voir la figure 31.7). Elle compte de nombreuses souches entrant dans la fabrication du pain et de la bière.

De nombreux eumycètes possèdent une valeur inestimable en médecine. Par exemple, on extrait des ergots de seigle un composé permettant de réduire l'hypertension artérielle et de juguler les hémorragies consécutives aux accouchements. Certains eumycètes produisent des antibiotiques indispensables au traitement des infections bactériennes. D'ailleurs, le premier antibiotique qui a été découvert, la pénicilline, est fabriqué par une moisissure commune nommée *Penicillium notatum*. L'industrie pharmaceutique compte bien des médicaments obtenus à partir des eumycètes, notamment les statines (pour réduire le cholestérol) et la cyclosporine, un agent immunosuppresseur utilisé pour empêcher le rejet d'un organe après sa transplantation.

Les eumycètes occupent aussi une place importante dans la recherche. La levure *Saccharomyces cerevisiae* sert à étudier la génétique moléculaire des eucaryotes, car ses cellules sont faciles à cultiver et à manipuler. L'examen des interactions entre les gènes homologues chez *S. cerevisiae* permet aux scientifiques de mieux comprendre le rôle des gènes associés à des affections comme la maladie de Parkinson et d'autres maladies qui touchent les humains.

Les travaux réalisés avec certains eumycètes génétiquement modifiés sont également très prometteurs. Par exemple, des scientifiques ont réussi à créer une souche de *S. cerevisiae* capable de synthétiser des glycoprotéines humaines, dont le facteur de croissance analogue à l'insuline. Ces glycoprotéines permettront peut-être de traiter les personnes atteintes de maladies qui les empêchent de produire de tels composés. Entre-temps, des chercheurs ont effectué le séquençage du génome de *Gliocladium roseum*, un ascomycète qui peut croître sur le bois ou sur les déchets agricoles et qui produit naturellement des hydrocarbures comparables à ceux que l'on trouve dans le carburant

diésel (**figure 31.26**). Ils espèrent ainsi décoder les voies métaboliques conduisant à la synthèse d'hydrocarbures par *G. roseum*. De telles voies métaboliques pourraient alors être utilisées pour produire des biocombustibles sans toutefois réduire la zone terrestre destinée à la culture vivrière (comme c'est le cas pour l'éthanol, produit à partir du maïs).

Notre survol du règne des eumycètes est maintenant terminé. Nous consacrerons les derniers chapitres de la présente partie à l'étude du règne frère des eumycètes, celui des animaux, auquel appartiennent les humains.

RETOUR SUR LE CONCEPT 31.5

1. Les algues présentes dans les lichens tirent des avantages de leur association avec des eumycètes. Nommez-en quelques-uns.
2. Quelles caractéristiques des eumycètes pathogènes contribuent à l'efficacité de leur propagation ?
3. **ET SI ?** ► En quoi la Terre serait-elle différente de ce qu'elle est aujourd'hui si les associations mutualistes entre les eumycètes et d'autres organismes n'avaient jamais évolué ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

▼ **Figure 31.26** Cet eumycète peut-il être utilisé pour produire des biocombustibles ? L'ascomycète *Gliocladium roseum* peut produire des hydrocarbures comparables à ceux du carburant diésel (MEB, cliché coloré artificiellement).



RÉVISION DU CHAPITRE 31



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux **animations**, aux **exercices** et à la plateforme d'**anatomie interactive**.

Résumé des concepts clés

CONCEPT 31.1

Les eumycètes sont des organismes hétérotrophes qui se nourrissent par absorption (p. 718 à 720)

- Tous les eumycètes, y compris les décomposeurs et les symbiotes, sont des organismes hétérotrophes qui se nourrissent par absorption. Nombre d'entre eux sécrètent des enzymes qui décomposent les molécules complexes.
- La plupart des eumycètes croissent en formant des filaments multicellulaires appelés **hyphes** ; un nombre relativement restreint d'eumycètes prennent la forme de **levures** unicellulaires. Dans leur forme multicellulaire, les eumycètes se composent d'un **mycélium**, un réseau d'hyphes ramifiées adapté à la nutrition par absorption. Les eumycètes mycorrhiziens présentent des hyphes spécialisées leur permettant de former des associations symbiotiques avec des végétaux.

? En quoi la morphologie des eumycètes multicellulaires contribue-t-elle à l'absorption efficace des nutriments ?

CONCEPT 31.2

Les eumycètes produisent des spores au cours de cycles de développement sexués ou asexués (p. 720 à 723)

- Chez les eumycètes, le cycle sexuel de développement comporte une fusion cytoplasmique (**plasmogamie**), puis une fusion nucléaire (**caryogamie**) au cours de laquelle intervient une phase hétérocaryste

(noyaux haploïdes reçus des deux parents). Les cellules diploïdes issues de la caryogamie ont une courte durée de vie et subissent rapidement la méiose, qui produit des **spores** haploïdes génétiquement différentes.

- De nombreux eumycètes peuvent se reproduire de façon asexuée par filaments ou sous forme de levures.

FAITES UN DESSIN ► Illustrez le cycle de développement général d'un eumycète, en indiquant les stades de reproduction asexuée et sexuée, la plasmogamie, la caryogamie et les points de production des spores et du zygote.




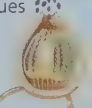

CONCEPT 31.3

L'ancêtre des eumycètes était un protiste aquatique, unicellulaire et flagellé (p. 723 et 724)

- Des preuves dérivées de la phylogénèse moléculaire démontrent que les eumycètes et les animaux ont divergé d'un ancêtre commun unicellulaire et flagellé il y a de cela plus d'un milliard d'années. Toutefois, on admet généralement que les fossiles d'eumycètes les plus âgés datent de 460 millions d'années.
- Les chytridiomycètes, un groupe d'eumycètes dotés de spores flagellées, regroupent certaines des lignées fondamentales.
- Les eumycètes comptent parmi les premiers organismes à avoir colonisé la terre ferme ; des données paléontologiques démontrent que ces premiers organismes incluaient des espèces qui formaient des associations symbiotiques avec des végétaux primitifs.

? La multicellularité est-elle apparue indépendamment chez les eumycètes et les animaux ? Expliquez votre réponse.

L'évolution des eumycètes a produit un ensemble diversifié de lignées (p. 724 à 730)

Embranchement	Caractères distinctifs sur le plan de la morphologie et du cycle de développement	
Chytridiomycètes	Spores flagellées	
Zygomycètes	Zygosporange résistant (stade sexué)	
Gloméromycètes	Endomycorhizes	
Ascomycètes	Spores sexuées (ascospores) contenues dans des structures en forme de sac appelées asques; production d'un grand nombre de spores asexuées (conidies)	
Basidiomycètes	Appareil sporifère complexe (basidiocarpe) contenant de nombreuses basides produisant des spores sexuées (basidiospores)	

FAITES UN DESSIN ► Tracez un arbre phylogénétique qui montre les grands groupes d'eumycètes.

CONCEPT 31.5

Les eumycètes tiennent des rôles clés dans le recyclage des nutriments, les interactions écologiques et le bien-être des humains (p. 730 à 736)

- Les eumycètes jouent un rôle essentiel dans le recyclage des éléments chimiques qui circulent entre le monde du vivant et celui du non-vivant.
- Les **lichens** sont des associations symbiotiques fortement intégrées entre des eumycètes et des algues ou des cyanobactéries.
- De nombreux eumycètes sont des parasites qui infestent surtout des végétaux.
- Les humains consomment des eumycètes et les utilisent pour fabriquer des antibiotiques.

? Présentez en résumé l'importance des eumycètes selon qu'ils sont décomposeurs, mutualistes ou pathogènes.

Évaluation

NIVEAU 1 : CONNAISSANCES ET COMPRÉHENSION

1. Tous les eumycètes sont :
 - a) symbiotiques.
 - b) hétérotrophes.
 - c) flagellés.
 - d) décomposeurs.
2. Quelles cellules ou structures sont associées à la reproduction asexuée chez certains eumycètes ?
 - a) Les ascospores.
 - b) Les basidiospores.
 - c) Les zygosporanges.
 - d) Les conidiophores.
3. Parmi les organismes suivants, lesquels sont soupçonnés d'être les plus proches parents des eumycètes ?
 - a) Les animaux.
 - b) Les vasculaires.
 - c) Les mousses.
 - d) Les myxomycètes.

NIVEAU 2 : APPLICATION ET ANALYSE

4. Quel est le plus important avantage adaptatif associé à la nature filamenteuse du mycélium ?
 - a) La capacité de produire des arbuscules en vue de parasiter d'autres organismes.
 - b) La possibilité de coloniser pratiquement n'importe quel milieu terrestre.
 - c) L'augmentation des chances de contact entre les types sexuels différents.
 - d) La présence d'une vaste surface permettant une croissance invasive et une alimentation par absorption.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

