

Une brève présentation du règne fongique

Hervé Brulé

Pharmacien-biologiste, Docteur en sciences (Biochimie)
herve.brule@laposte.net



RÉSUMÉ

Cet article présente brièvement les membres du règne fongique, sous plusieurs angles : taxonomique, physiologique, leurs rapports avec les humains, les animaux et les plantes, les mesures de protection ainsi que les axes de recherche en cours, notamment concernant les champignons comme thérapies douces ou sources de molécules bioactives.

Mots-clés : revue, champignon, classification, maladies, symbiose, thérapie

A SHORT INTRODUCTION TO KINGDOM FUNGI

This article intends to briefly describe the kingdom fungi, from several points of view: taxonomy, physiology, relationships of fungi with humans, animals and plants. It will also deal with conservation issues, ongoing research, in particular concerning therapeutic mushrooms or fungi as a source of bioactive compounds.

Keywords: review, mushroom, classification, diseases, symbiosis, therapy

INTRODUCTION

Les champignons occupent une place à part dans le monde vivant. Ils sont souvent considérés comme intermédiaires entre animaux et végétaux. Un grand nombre d'organismes a été affecté au règne fongique, mais avec les progrès de la classification, notamment par l'apport de l'étude de l'ADN, on a pu délimiter plus précisément le règne fongique proprement dit (Eumycètes) et en séparer des taxons qui n'avaient qu'une ressemblance superficielle et appartiennent en réalité à d'autres clades. Au sein des Eumycètes, la plupart des champignons « intéressants » sont des Dicaryomycètes. Dans cet article, on présentera quelques notions



de physiologie, puis les rapports entre Eumycètes et humains, animaux et plantes. Ce rapide panorama évoquera aussi les espoirs placés dans les champignons à potentiel thérapeutique et les nombreux domaines de recherche en cours.

UN PEU DE VOCABULAIRE

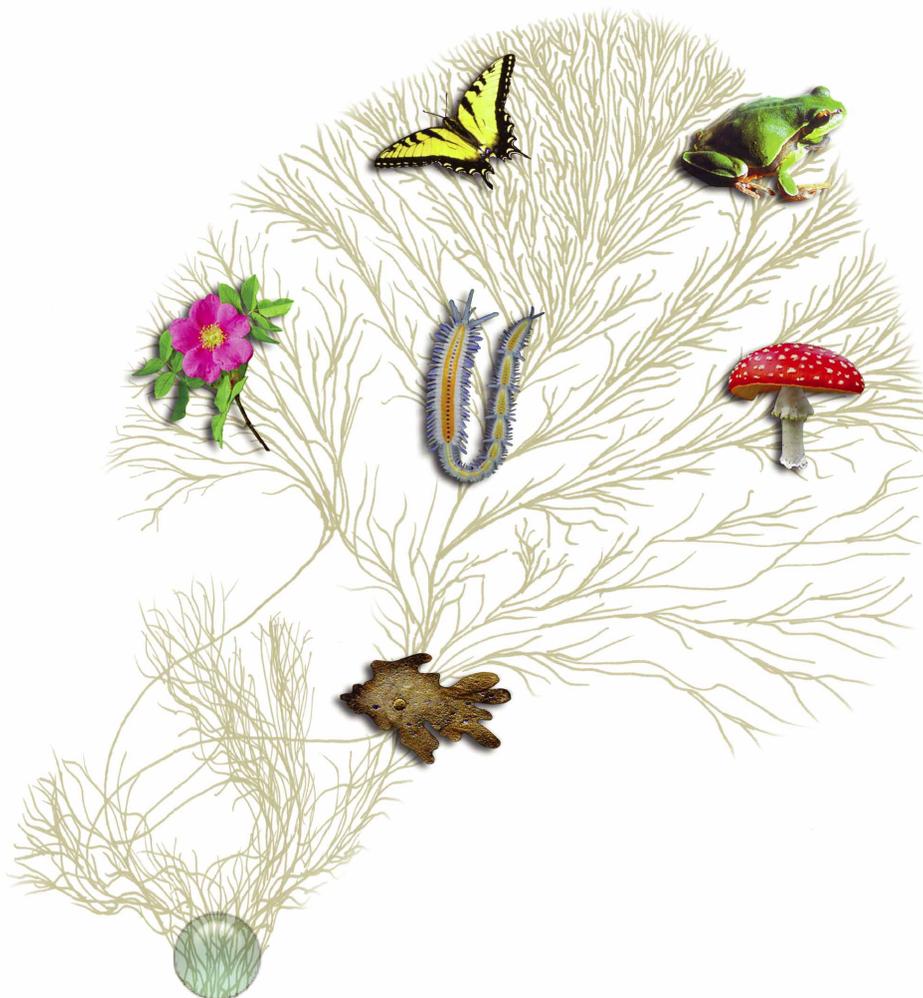
Il y a en français plusieurs racines étymologiques en rapport aux champignons. La racine grecque « Myc » est à l'origine des termes de mycètes, mycélium, mycorhize, mycose et du suffixe –mycota (utilisé pour les noms de grands groupes dans le monde anglophone). Le latin « fungus » désigne le champignon, et a donné les mots fongique, fongique, fongicide, fonge (l'anglais *fungus* et l'espagnol *hongo* sont surtout utilisés dans un sens médical). Le latin « mucor » désigne les moisissures et a été utilisé comme nom de genre. Le mot français Champignon vient de l'ancien français et a une étymologie commune à celle du mot campagne. La levure tient son nom de sa capacité à faire lever la pâte à pain.

DU POINT DE VUE TAXONOMIQUE

Les anciens qui parlaient de règnes animal et végétal se demandaient où placer les champignons qui possèdent des caractéristiques des deux. Ils ont éprouvé, à un moment, le

besoin de créer un groupe spécifique, le règne fongique. Leurs successeurs ont fait remarquer qu'il fallait y ajouter le règne des Protistes et celui des Procaryotes aboutissant aux « cinq règnes » de R.H. Whittaker, magnifiquement illustrés dans l'ouvrage de Margulis & Schwartz (1988). On s'est rendu compte ensuite que les Procaryotes étaient formés de deux groupes très différents : les Bactéries et les Archées. Ainsi, l'arbre phylogénétique actuel du vivant commence par reconnaître trois super-règnes : les Bactéries, les Archées et les Eucaryotes (Woese, 2000). Chez les Eucaryotes, plusieurs groupes à rang de clades peuvent être décrits, donnant un résultat ressemblant à un buisson, avec de nombreuses dichotomies. On peut y délimiter les règnes animal, végétal, fongique et plusieurs clades de Protistes, mais les frontières ont bougé par rapport aux « cinq règnes ». Il existe aussi des ponts entre différents groupes, en raison des phénomènes d'endocytobiose (les mitochondries et chloroplastes des Eucaryotes sont dérivés de bactéries) et de transfert horizontal de gènes. L'arbre obtenu est représenté, par exemple, sur la page d'accueil du site Tolweb. On peut aussi consulter des ouvrages généralistes de phylogénie (Richard *et al.*, 2014) ou se promener dans des sites dédiés à la taxonomie (Taxonomy browser).

Les Mycètes au sens très large, c'est-à-dire tout ce qui porte, ou a porté, un nom en « mycète », ne forment pas un ensemble monophylétique. On les trouve dans deux groupes de Bactéries et dans cinq groupes d'Eucaryotes.



Arbre phylogénétique du vivant (vue d'artiste) tiré du site internet Tree-Of-Life web Project

Tous les organismes sur Terre partagent une histoire génétique commune. Les lignées d'organismes sont représentées par des branches qui se diversifient à mesure que l'arbre grandit du bas (représentant l'origine de la vie) jusqu'aux extrémités des rameaux (représentant les espèces actuellement vivantes). L'axe de chaque rameau représente la succession des ancêtres de l'espèce actuelle.

L'origine de la vie est volontairement gardée obscure (sphère bleue) : en effet, plutôt que de descendre d'une seule cellule primordiale, les premiers organismes pourraient avoir évolué dans un environnement caractérisé par une organisation cellulaire peu structurée et des échanges fréquents de matériel génétique entre individus. Le groupe en bas et à gauche correspond aux Bactéries, celui du centre aux Archées et celui en haut et à droite, le plus important, aux Eucaryotes.

Même après l'établissement de lignées génétiques distinctes, l'échange de matériel génétique entre branches distantes de l'arbre de la vie (transfert horizontal de gènes, capture de cellules) s'est poursuivi. Le transfert horizontal de gènes a clairement été une caractéristique importante de l'évolution du génome des Bactéries et des Archées ; chez les Eucaryotes, on sait que des organelles comme les mitochondries et les chloroplastes sont les descendants de bactéries symbiotiques retenues captives.

Attention, dans cette figure, les proportions relatives des différents groupes, sur le plan du nombre d'espèces, ne sont pas respectées (si c'était le cas, les Arthropodes seraient prédominants). De même, la longueur des rameaux n'est pas proportionnelle au temps écoulé depuis l'origine (toutes les espèces vivantes actuelles, situées au bout des rameaux, sont séparées de l'origine de la vie par une durée égale).

Les Actinomycètes et les Planctomycètes sont en fait des Bactéries ; elles comprennent des espèces qui forment des filaments plus ou moins longs, ce qui avait conduit les microscopistes à les apparenter au mycélium des champignons. Les taxonomistes proposent de renommer les Actinomycètes en Actinobactéries mais ce mouvement n'est pas encore suivi par tous. Il est l'équivalent du remplacement de « Cyanophycées » (algues bleues) par « Cyanobactéries », un changement beaucoup plus largement accepté. Les Actinobactéries renferment des pathogènes comme le bacille tuberculeux (genre *Mycobacterium*) mais aussi des espèces utiles comme les *Bifidobacterium* utilisés dans certaines fermentations et les *Streptomyces*, producteurs d'antibiotiques (Gao & Gupta, 2012 ; Wiegand *et al.*, 2018).

Les autres groupes de « Mycètes » se répartissent, au sein des Eucaryotes, en cinq groupes :

☛ Les Myxomycètes (Myxogastria) font partie du clade des amibes, les Amoebozoaires. C'est dans ce groupe que se situe le fameux « Blob » (*Physarum polycephalum*) dont il est régulièrement question dans la presse. Ceux des Myxomycètes qui donnent des fructifications visibles à l'œil nu sont souvent étudiés par les mycologues de terrain (Webster & Weber, 2007)

☛ Les Oomycètes, les Hyphochytriomycètes et les Labyrinthulomycètes appartiennent au clade des Stramenopiles, qui contient aussi les algues brunes, les Diatomées et plusieurs classes de Protozoaires. Les Oomycètes sont parfois appelés pseudo-champignons. Ils infectent les plantes (genres *Phytophthora* et *Plasmopara*, causant notamment le mildiou de la pomme de terre, le mildiou de la vigne et l'encre du châtaignier) et les poissons (*Saprolegnia*) (Webster & Weber, 2007)

☛ Les Plasmodiophoromycètes appartiennent au clade des Rhizaria, proche des Stramenopiles. Ils ont été traditionnellement étudiés par les mycologues et les spécialistes des maladies de plantes. Ils comportent notamment l'agent de la hernie du chou *Plasmodiophora brassicae* (Webster & Weber, 2007)

☛ Les Mésomycétozoaires forment une classe de Protistes proche du règne animal, constituée de parasites de poisson et qui a récemment hérité d'une partie des « Trichomycètes », un groupe polyphylétique de symbiontes d'arthropodes qui a été démembré (Reynolds *et al.*, 2017)

☛ Les Eumycètes forment le règne fongique proprement dit. Ils sont définis par la possession de sept caractères : ce sont des Eucaryotes, hétérotrophes, absorbotrophes, développant un appareil végétatif diffus, ramifié et tubulaire, se reproduisant par des spores, celles-ci étant flagellées ou non selon les sous-groupes, et ils possèdent une paroi cellulaire chitineuse (d'après Courtecuisse & Duhem, 2013). On en connaît actuellement 150.000 espèces environ, mais il en existerait entre 1,5 et 3,8 millions (Voigt *et al.*, 2021). Pour leur classification, nous suivons la synthèse de Naranjo-Ortiz & Gabaldón (2019) qui distinguent neuf clades ayant rang de phylum ou d'embranchement, ainsi que quelques groupes de position incertaine. La majorité de ces embranchements correspond à des êtres microscopiques ; certains d'entre eux n'avaient jamais été comparés à des Mycètes et plutôt rangés dans les Protistes (par exemple, les Microsporidies) mais en ont été rapprochés récemment grâce aux phylogénies moléculaires. Les neuf embranchements sont : Opisthosporidies, Chytridiomycètes, Neocallimastigomycètes, Blastocladiomycètes (ces quatre sont des Mycètes à zoospores), Zoopagomycètes, Glomeromycètes, Mucoromycètes (qui forment



Ci-contre : *Epichloe typhina* (Ascomycètes inférieurs) la Quenouille des graminées, Scy-Chazelles (57, France, 2023)

Ci-dessous : *Gyromitra esculenta* (Ascomycètes supérieurs), Saint-Avoid (57, France, 2023)



© Hervé Brulé (les deux photos)

les Zygomycètes), Ascomycètes et Basidiomycètes (qui forment les Dicaryomycètes). La phylogénie exacte n'est pas encore tout à fait stabilisée et des dispositions alternatives des branches de l'arbre, ainsi que des regroupements alternatifs, sont possibles (James *et al.*, 2020 ; Li *et al.*, 2021 ; Voigt *et al.*, 2021).

Même en dehors de ces sept groupes, on peut trouver quelques noms de genres évoquant les Mycètes mais qui n'en sont pas : *Mycetophyllia* (cnidaire), *Mycoplasma* (bactérie mollicute), *Nephromyces* (Apicomplexa), *Thermoactinomyces* (bactérie bacillale), etc.

Dans ce qui suit, on parlera surtout des Dicaryomycètes car ils contiennent presque tous les champignons macroscopiquement visibles intéressant le mycologue, le forestier, le gastronome, le toxicologue et le mycothérapeute ainsi que la quasi-totalité des espèces microscopiques qui intéressent l'infectiologue. Les Ascomycètes contiennent des espèces microscopiques (notamment les levures *Candida* et *Saccharomyces*, des moisissures comme les *Penicillium* dont certaines espèces produisent la pénicilline et d'autres font pourrir les agrumes), des espèces de taille intermédiaire, souvent parasites (ergot de seigle, quenouille des Graminées) et des grandes espèces, qui sont appelées Discomycètes (Pezizes, Morilles, Gyromitres). Les Basidiomycètes contiennent la vaste majorité des champignons supérieurs mais aussi quelques formes microscopiques pathogènes de plantes. On connaît environ 84.000 espèces d'Ascomycètes et 48.000 de Basidiomycètes (James *et al.*, 2020). Ces deux groupes peuvent aussi participer à la formation de lichens (voir plus bas).

ÉLÉMENTS DE PHYSIOLOGIE

Les Eumycètes sont des êtres non autotrophes pour le carbone ou, si l'on préfère, pour l'énergie. Ils doivent donc le/la prélever dans leur environnement. Ceci est réalisé par trois modes de vie principaux : le saprophytisme (consommation de tissus morts), le parasitisme (consommation de tissus vivants) et la symbiose (dont il existe plusieurs types qui seront détaillés plus loin). Pour l'anecdote, on pourrait rajouter un quatrième mode de vie, toutefois très rare : la prédation/carnivorie ; il existe en effet des champignons qui forment des pièges pour capturer des petits nématodes puis les digérer (Wang *et al.*, 2023) et d'autres, comme *Pleurotus ostreatus*, qui les tuent par composés toxiques puis envoient des hyphes pénétrer le corps du nématode (Thorn & Barron, 1984).

Chez les Dicaryomycètes, le mycélium a un cycle de vie assez particulier. Lorsqu'une spore haploïde germe, elle donne naissance à un mycélium primaire qui se développe dans le substrat. Cette phase est assez courte en général. Lorsque deux mycéliums de la même espèce et de polarités compatibles se rencontrent, ils « s'accouplent » et donnent naissance à une cellule à deux noyaux, ou « dicaryon ». Les deux noyaux haploïdes, dont l'un provient du « père » et l'autre de la « mère », ne se réunissent pas pour former un noyau diploïde ; lors de l'élongation du filament mycélien, ils vont se reproduire indépendamment et voyager de conserve pour aller occuper les cellules néoformées. C'est un cas unique dans le vivant. Ce mycélium secondaire va avoir une existence d'assez

longue à très longue. Ce n'est que dans le sporophore (nom scientifique que l'on donne au « chapeau »), au niveau de l'hyménium fertile, et plus précisément au niveau des asques et des basides, que ces deux noyaux se réuniront pour former un noyau diploïde, qui subira presque aussitôt la méiose pour donner les spores haploïdes (en général 8 ascospores ou 4 basidiospores). Chez les champignons supérieurs, « à chapeau », l'organisme est ainsi constitué de deux parties. Le mycélium vit dans le substrat correspondant à son mode de vie. Dans des conditions très précises et somme toute très rares (du moins chez les espèces mycorrhiziennes), il y a formation d'un sporophore où seront produites les spores qui pourront disséminer l'espèce. La comparaison avec un pommier est souvent faite : le mycélium souterrain correspond au pommier tandis que le sporophore correspond à la pomme et les spores aux pépins (Courtecuisse & Duhem, 2013). La dissémination des spores se fait en général par le vent.

Les sporophores peuvent être constitués d'un, de deux ou de trois types d'hyphes selon les espèces de champignons. Chez toutes les espèces, le chapeau contient des hyphes génératrices. Chez la plupart des Agaricales, il n'y a que des hyphes génératrices, et la structure est dite monomitique. Certaines espèces, dites dimitiques, développent aussi des hyphes ligatives (ou conjonctives) donnant de la cohésion à leurs tissus et leur assurant une plus grande longévité. Enfin, certaines espèces possèdent en plus des hyphes squelettiques, à paroi très épaisse, qui leur procurent à la fois résistance et durabilité ; leur structure est dite trimitique. C'est ce qui permet au sporophore du polypore *Fomes fomentarius* de vivre 6 à 8 ans. Le système du « mitisme » a d'ailleurs été décrit initialement pour les polypores.

La reproduction sexuée dépend de la rencontre de deux mycéliums haploïdes compatibles. Certaines espèces sont autofécondes (homothaliques) mais la plupart ont un système constitué de plusieurs pôles (on ne parle pas de mâle et de femelle) : il faut que les deux mycéliums soient de polarités différentes pour que l'accouplement ait lieu ; ces espèces sont dites hétérothaliques. Il y a en général deux pôles chez les Ascomycètes et quatre chez les Basidiomycètes mais parfois beaucoup plus (Coelho *et al.*, 2018).

Chez certaines espèces microscopiques, la forme la plus fréquemment rencontrée est asexuée ; la reproduction se fait au moyen de spores produites de façon asexuée (conidies). Leur phase sexuée est parfois si rare que l'on a cru que ces taxons en étaient dépourvus et on les a rangés pour cela dans un groupe aujourd'hui caduc, les « Deutéromycètes ». L'organisme, dans sa phase asexuée, est nommé anamorphe tandis qu'il est nommé téléomorphe dans sa phase sexuée. Des noms scientifiques différents ont ainsi pu être donnés aux deux formes d'une même espèce. Grâce notamment aux études de l'ADN, on a pu mettre en correspondance l'anamorphe (fréquemment observé) et le téléomorphe (rarement observé). Aujourd'hui, plusieurs espèces possèdent ainsi deux noms différents. Comme exemple, on peut citer le dermatophyte humain *Trichophyton mentagrophytes* (anamorphe) correspondant à plusieurs espèces du genre *Arthroderma* (téléomorphe) (Chollet *et al.*, 2015).

RAPPORTS ENTRE CHAMPIGNONS ET HUMAINS

Si l'on met de côté la mycophagie et leurs utilisations techniques, les champignons intéressent l'humanité d'abord sous l'angle de la médecine.

Des levures et des moisissures peuvent provoquer des maladies, et ceci occupe des chapitres entiers dans les livres de parasitologie et de bactériologie médicales (historiquement, les champignons pathogènes humains ont été ballotés entre ces deux disciplines).

Mis à part le genre *Mucor* et apparentés, ce sont tous des Ascomycètes ou des Basidiomycètes. Au niveau mondial, les infections fongiques sont en augmentation de même que la résistance aux antifongiques, justifiant de poursuivre la « recherche fongique ». Une espèce de levure, *Candida auris*, pathogène émergent, inquiète les épidémiologistes car elle semble se répandre et est très résistante aux antifongiques. Par ailleurs, on commence à comprendre un peu mieux les facteurs de susceptibilité individuelle aux infections fongiques, causée par des mutations de gènes du système immunitaire, notamment dans le gène CARD9 (Kong & Segre, 2020 ; Mapook *et al.*, 2022).

La consommation des grands champignons peut quant à elle causer des intoxications largement détaillées dans les guides de terrain destinés aux cueilleurs (Courtecuisse & Duhem, 2013),

dans des thèses de pharmacie (Roux, 2008 ; Teyssandier, 2014 ; Leclère, 2016) et diverses publications (Köppel, 1993 ; Wennig *et al.*, 2020). On peut distinguer des intoxications d'apparition rapide (moins de 6 heures) et d'autres plus lentes (6 heures à 15 jours). Les auteurs ont ainsi décrit, pour le premier groupe, les syndromes « coprinien », « gastro-intestinal ou résinoïdien », « hémolytique », « muscarinien », « panthérinien », « paxillien » et « psilocybien ». Et pour le second groupe, des syndromes « acromélagien », « gyromitrien », « myopathique », « orellanien », « phalloïdien » et « proximien ». Certains de ces syndromes peuvent être causés par plusieurs espèces de champignons qui ne sont pas forcément proches dans la classification. D'autres syndromes émergents sont en cours de description et d'investigation. Certains champignons, autrefois qualifiés de comestibles, sont désormais considérés comme toxiques, surtout lorsqu'ils ne sont pas assez cuits. L'ANSES a émis en 2017 un avis sur les espèces comestibles et toxiques, indiquant quels champignons peuvent être commercialisés en France.

Par ailleurs, la toxicité de certains champignons peut être plus insidieuse, en induisant des maladies plusieurs années après leur consommation. C'est ainsi que la consommation de Gyromitres a été incriminée récemment dans la genèse de la maladie de Charcot, une maladie neurodégénérative (Lagrange *et al.*, 2021) ; dans les cas recensés, l'apparition des symptômes pouvait se produire bien des années après l'ingestion (5 à 20 ans). Dans

Tableau 1. Molécules issues des Eumycètes et utilisées en médecine classique (d'après notamment Mapook *et al.*, 2022). Les sources sont majoritairement des Micromycètes ; les Macromycètes sont indiqués en gras

Molécules de départ	Source(s)	Dérivés utilisés / drogues bio-inspirées (SPÉCIALITÉS)
Antibiotiques		
Acide fusidique	<i>Fusidium coccineum</i>	(FUCIDINE)
Céphalosporine C	<i>Cephalosporium acremonium</i>	Nombreux dérivés
Pénicilline G	<i>Penicillium notatum</i>	Nombreux dérivés
Pleuromutilines	<i>Clitopilus passeckerianus</i>	Lefamuline (XENLETA, pas en France)
Antifongiques		
Griséofulvine	<i>Penicillium griseofulvum</i>	(GRISEFULINE)
Pneumocandine B, Echinocandines	<i>Glarea lozoyensis</i> , <i>Coleophoma empetri</i> , <i>Aspergillus rugulosus</i>	Caspofungine (CANCIDAS) Micafungine (MYCAMINE) Anidulafungine (ECALTA) Ibrexafungerp (pas en France)
Enfumafungine	<i>Hormonema carpetanum</i>	
Anthelminthique		
Cyclodepsipeptide PF1022-A	<i>Rosellinia sp.</i>	Emodepside (usage vétérinaire)
Immunomodulateurs		
Ciclosporine A	<i>Tolypocladium inflatum</i>	(NEORAL, SANDIMMUM)
Acide Mycophénolique	<i>Penicillium brevicompactum</i> , <i>P. stoloniferum</i> , <i>P. roqueforti</i>	Mycophénolate mofetil (CELLCEPT)
Myriocine	<i>Melanocarpus albomyces</i> , <i>Isaria sinclairii</i>	Fingolimod (GILENYA)
Médicament du système nerveux central		
Acide lysergique	<i>Claviceps purpurea</i>	Ergotamine, dihydroergotamine, bromocriptine
Hypocholestérolémiant		
Lovastatine (Monacoline K)	<i>Monascus purpureus</i> , <i>Aspergillus terreus</i>	Nombreux dérivés
Adjuvants en oncologie		
Lentinane	<i>Lentinula edodes</i>	(au Japon)
Krestine (polysaccharide K)	<i>Coriolus versicolor</i>	(au Japon)
Polysaccharide peptide (PSP)	<i>Coriolus versicolor</i>	(en Chine)

Tableau 2. Principaux champignons utilisés en thérapeutique humaine, avec les effets recherchés en médecine traditionnelle ou les propriétés reconnues en médecine classique. La plupart sont cultivables, sauf la Vesse de loup, le *Chaga* et le *Cordyceps* qui sont récoltés dans la nature (en gras) (d'après notamment Venturella *et al.* (2021) et le site « hifasdaterra »)

Nom latin	Nom(s) vernaculaire(s)	Orientations thérapeutiques
<i>Agaricus bisporus</i>	Champignon de Paris, White button mushroom	Néphroprotecteur, contre le cancer de la prostate
<i>Agaricus blazei</i> (= <i>A. brasiliensis</i>)	Pleurote brésilien, Champignon du soleil	Immunomodulateur ; anti-diabète en Asie ; propriétés fonctionnelles (intestin, cardio-vasculaire).
<i>Agaricus campestris</i> L.	Rosé des prés	Antihistaminique
<i>Calvatia gigantea</i>	Vesse-de-loup géante	Propriétés antidiabétiques
<i>Coriolus versicolor</i>	Tunzhi, Turkey tail, Queue de dinde	Longévité ; anticancéreux
<i>Ganoderma lucidum</i>	Ganoderme, Reishi, Ling Zhi	Bien-être, longévité, santé mentale et émotionnelle ; anticancéreux
<i>Grifola frondosa</i>	Maitake, Hen-of-the-Woods	Antitumeur
<i>Hericium erinaceus</i>	Yamabushitake, Monkey's Head, Crinière de lion	Maladies neurodégénératives, difficultés cognitives, gastro-entérologie
<i>Inonotus obliquus</i>	Chaga, Polypore oblique	Immunomodulateur, anti-inflammatoire
<i>Lentinula edodes</i>	Shii-také, Golden Oak Mushroom	Anticancéreux
<i>Ophiocordyceps sinensis</i>	Cordyceps, Caterpillar mushroom	Système musculo-squelettique, libido, énergie, vitalité
<i>Pleurotus ostreatus</i>	Oyster mushroom	Immuno-modulateur, antitumeur, hypolipémiant

cette maladie, plusieurs causes sont suspectées, incluant des neurotoxines fongiques et une infection cérébrale fongique (French *et al.*, 2018). Chez les Gyromitres, les composés incriminés sont des dérivés hydraziniques. Des dérivés de l'hydrazine sont aussi présents dans les morilles et même dans le champignon de Paris, *Agaricus bisporus* (Lagrange & Vernoux, 2020) où le composé est appelé agaritine. Il est possible que certains cultivars en contiennent moins que d'autres mais avec la mondialisation des échanges, il est peu probable que le consommateur ait cette information. L'agaritine est assez répandue au sein du genre *Agaric* (Schulzová *et al.*, 2009). Bien qu'aucun cas de maladie de Charcot n'ait été signalé suite à leur consommation, il paraît prudent de ne manger ces champignons qu'à l'état cuit (avec élimination de l'eau de cuisson) et/ou en quantité modérée.

On rappellera, pour être complet, que la consommation de Micromycètes toxiques, à l'insu du consommateur cette fois, a été aussi à l'origine de maladies connues depuis le Moyen Âge. D'une part, la consommation de farines formées à partir de céréales contaminées par les fructifications de l'ergot de seigle, *Claviceps purpurea*, provoquait l'ergotisme, ou « Feu de Saint-Antoine » ou « Mal des ardents ». D'autre part, les grains d'une Graminée messicole, l'ivraie (*Lolium temulentum*), étaient récoltés avec les grains de blé, et leur consommation conduisait à des troubles neurologiques évoquant l'ivresse (Greval & Bhaduri, 1946). Ceci est dû à l'infection des caryopses de l'ivraie par un champignon anamorphe du genre *Neotyphodium* qui produit des neurotoxines. Le même trouble est appelé *vertigo* lorsqu'il touche le bétail (voir infra).

En revanche, les champignons peuvent fournir des thérapies. On connaît le *Penicillium* à l'origine de la pénicilline G, premier antibiotique découvert. D'autres antibiotiques, antifongiques et immunosuppresseurs sont issus d'Eumycètes (Tableau 1), mais on se rappellera que la majorité des antibiotiques provient

d'Actinobactéries. Les grands champignons utilisés tels quels en thérapeutique sont listés dans le Tableau 2. Certains sont commercialisés sous la forme de suppléments alimentaires ou diététiques.

Enfin, les champignons ont été utilisés à des fins récréatives ou rituelles comme dans le chamanisme (Amanite tue-mouche, Psilocybe).

RAPPORTS ENTRE CHAMPIGNONS ET ANIMAUX

Les champignons sont consommés par les animaux. Dans les sous-bois européens, il s'agit essentiellement des limaces et de certains insectes, notamment les larves de mouches. Toutefois, certains vertébrés en consomment aussi et ceci participe à la dispersion de leurs spores, surtout pour les espèces globuleuses et fermées telles que les truffes et certains gastéromycètes. Des champignons infectant l'herbe des prairies déterminent chez le bétail qui la broute deux maladies, l'ergotisme et le vertigo (voir supra). On l'observe actuellement notamment en Irlande (Canty *et al.*, 2014).

Les champignons « associés » de façon plus étroite aux animaux, au travers de relations de pathogénie ou de symbiose, ne représentent que quelques pour cent des espèces (Haelewaters & Kasson, 2020).

Les champignons comportent de nombreux pathogènes pour les animaux. Les insectes sont attaqués par des groupes spécifiques, comme les Entomophthoromycètes et les Laboulbeniomyces. Certains de ces champignons ont la capacité de modifier le comportement de leur hôte ; on parle ainsi de « Fourmi-zombie » (Hugues *et al.*, 2011) et de « Mouche-zombie » (Elya & De Fine Licht, 2021).

Pour ce qui est des vertébrés, à l'heure actuelle, *Batrachochytrium dendrobatidis*, un Chytridiomycète qui infecte les batraciens, est de loin le champignon le plus dangereux. Une deuxième espèce cause également la chytridiomycose, *B. salamandrivorans*. Ces deux champignons, originaires d'Asie, se sont répandus depuis une cinquantaine d'années au niveau mondial, à la faveur du commerce des animaux. Ensemble, ils ont conduit au déclin de 501 espèces, à la disparition présumée de 90 espèces et ils menacent virtuellement toutes les espèces d'Amphibiens du monde, à part quelques-unes qui lui résistent. De par son ampleur, cette épizootie est la plus grande cause connue de perte de biodiversité liée à une maladie (Scheele *et al.*, 2019). En deuxième position de ce triste palmarès vient l'agent du syndrome du nez blanc, *Pseudogymnoascus destructans*, une espèce originaire d'Europe qui décime les populations nord-américaines de chauves-souris (Hoyt *et al.*, 2021).

Plusieurs insectes cultivent des champignons pour s'en nourrir. On connaît les fourmis champignonnières des forêts tropicales (Mueller *et al.*, 2001), mais ce jardinage est également pratiqué par certains coléoptères *Scolytinae*, qui possèdent des organes destinés à stocker du mycélium en vue d'inoculations ultérieures du substrat ; ces organes sont appelés « mycangia » dans la littérature anglo-saxonne (Li *et al.*, 2018). Dans les anciens livres naturalistes, on trouve mention de la présence de « mycétomes » chez les punaises, qui désignent des cryptes ouvertes ou des vésicules fermées hébergeant des microorganismes symbiotiques ; on sait aujourd'hui que ces organes sont peuplés de bactéries et qu'il faudrait plutôt les appeler des « bactériomes ».

RAPPORTS ENTRE CHAMPIGNONS ET VÉGÉTAUX

Les champignons ont de nombreux rapports avec les plantes : ils peuvent soit être pathogènes pour les plantes, soit vivre en symbiose intelligente ou encore être exploités par les plantes.

Les Mycètes produisent de nombreux pathogènes de plantes, étudiés par les agronomes (voir par exemple le site Ephytia de l'INRAE) et c'est pour lutter contre eux que les agriculteurs intensifs aspergent leurs champs de fongicides. On peut penser notamment à la « rouille du blé ». Mais les plantes sauvages sont aussi concernées. En France, le champignon pathogène d'arbre dont on parle le plus en ce moment est celui qui attaque les frênes, *Hymenoscyphus fraxineus*, provoquant la chalarose (Marçais *et al.*, 2023). Les plantes sauvages, herbacées ou arbustives, sont aussi attaquées, par les rouilles, charbons et oïdiums. Le naturaliste mycologue qui s'intéresse à ces organismes aura intérêt à être également botaniste car la connaissance du nom de la plante lui fera gagner un temps certain (Ellis & Ellis, 1985). Certains champignons pathogènes de plantes peuvent être utiles dans la lutte contre les plantes invasives comme par exemple à Tahiti contre *Miconia calvescens* (voir site UICN-France espèces envahissantes).

La symbiose entre champignons et organismes autotrophes est un phénomène très important pour la vie sur terre. On peut distinguer d'une part les lichens, êtres aériens libres, et d'autre part les mycorhizes, interfaces souterraines entre plante et champignon.



« Rouille », Basidiomycètes inférieurs, sur feuille de *Campanula glomerata*, Pierre-la-Treiche (54, France, 2014)



« Charbon » (*Microbotryum* sp., Basidiomycètes inférieurs,) sur fleur de *Stellaria holostea*, Virecourt (54, France, 2016)

© Herve Bruile (les deux photos)



Nyctale (*Asterophora* sp.) sur vieille Russule (Basidiomycètes supérieurs), Lachaussée (55, France, 2014)

© Hervé Brulé

Les lichens vivent sur des surfaces nues, branches, troncs, roches, murs. Ils permettent de créer un début de sol à partir de surfaces purement minérales, ouvrant la voie à l'enracinement de plantes vertes. Les lichens sont des êtres résultants d'une symbiose entre un champignon et une (ou plusieurs) algue(s) microscopique(s). Dans cette symbiose, l'algue fournit les sucres (donc l'énergie) tandis que le champignon fournit les sels minéraux et, surtout, le logement. Celui-ci est presque toujours un Ascomycète (>19.000 espèces), rarement un Basidiomycète (172 espèces) (Lücking *et al.*, 2017). Le nom latin du lichen correspond à sa partie champignon, pour deux raisons : 1) c'est presque toujours le champignon qui donne sa forme au lichen, constituant l'« échafaudage » dans lequel viennent s'installer les cellules de l'algue 2) aucun de ces champignons ne vit à l'état libre c'est-à-dire sans algue accompagnante. A l'inverse, la partie algue est formée par des taxons bactériens ou Eucaryotes qui peuvent se passer du champignon et vivre à l'état libre et qui ont des noms qui leur sont propres : genres *Nostoc*, *Trebouxia*, *Trentepohlia* pour les plus importants. Au schéma simple « un champignon, une algue », l'analyse de l'ADN des lichens a montré que la situation était souvent plus complexe, avec notamment la présence de bactéries (Spribille *et al.*, 2022).

Tous les arbres de nos forêts vivent en symbiose, au niveau de leurs racines, avec le mycélium de plusieurs espèces de champignons. Mais c'est également le cas de la plupart (70 à 80%) des plantes herbacées. La plante fournit l'énergie (sucres) et garantit la stabilité du microclimat local, tandis que le champignon apporte les sels minéraux qu'il trouve dans le sol. Le mycélium peut emballer les racines et on parle alors d'ectomycorhize ; c'est le cas de tous les champignons à « chapeaux » mycorhiziens. Toutefois, il existe aussi des champignons dont le mycélium entre dans les tissus de la racine de l'hôte, et même dans les cellules : on parle d'endomycorhize. Il en existe au moins deux groupes (Perotto & Balestrini, 2023) : d'une part les endomycorhizes « vésiculo-arbusculaires », qui concernent 80% des plantes mais représentent peu d'espèces de champignons (100 à 300 selon les auteurs), lesquels appartiennent au groupe des Gloméromycètes

et ne forment pas de sporophore à la surface du sol (Chen *et al.*, 2018) ; d'autre part, les endomycorhizes typiques des Orchidacées et des Ericacées. Chez les orchidées, une famille de 20.000 espèces de plantes à fleur, toutes les espèces ont besoin du mécanisme de l'endomycorhize pour faire germer leurs graines et faire grandir leur plantule ; à ce stade, la plante parasite le champignon. L'association persiste chez la plante adulte et on peut imaginer que la plante donne en retour des sucres au champignon. Les orchidées s'associent à des champignons du groupe *Rhizoctonia* mais parfois aussi avec le mycélium d'espèces de champignons à chapeau (Selosse *et al.*, 2022).

En poussant le principe à son extrémité, certaines plantes ont perdu la photosynthèse et sont devenues totalement dépendantes de leurs champignons mycorhiziens, qu'elles exploitent donc. Ce mode de vie, qu'on appelle mycohétérotrophie, concerne environ 880 espèces de plantes terrestres (Merckx *et al.*, 2013).

Enfin, certains champignons vivent dans les tissus des plantes, que ce soit dans les racines, les tiges ou les feuilles ; on les appelle endophytes. La frontière avec les champignons pathogènes de plantes est parfois floue (Collinge *et al.*, 2022) mais certains de ces endophytes peuvent aussi empêcher, de par leur présence, une infection fongique ; ceci leur confère un intérêt en matière de lutte biologique.

RAPPORT ENTRE CHAMPIGNONS ET AUTRES ORGANISMES

Les champignons peuvent aussi se parasiter ou se « symbioser » entre eux. Le cas de la Nyctale, petit champignon à chapeau blanc se développant sur les vieux sporophores de Russule, est bien connu. A l'échelle microscopique, les mycoparasites sont des espèces de champignons qui parasitent d'autres champignons (Kowalski & Bilański, 2022). Ceci participe naturellement aux équilibres biologiques et peut être mis à profit dans la lutte biologique (Mapook *et al.*, 2022). Le thalle des lichens est parfois

« squatté » par une ou plusieurs espèces de champignons autres que celle qui donne sa forme et son nom au lichen ; ces espèces sont dites « lichénicoles ».

Il faut également signaler l'existence d'interactions entre Eumycètes et bactéries / virus, ce qui conduit à des modulations du phénotype du champignon. En particulier, les endophytes qui colonisent les plantes, peuvent eux-mêmes être colonisés par des bactéries, ce qui réalise une triple symbiose (Araldi-Brondolo *et al.*, 2017).

UTILISATIONS ET RECHERCHE

Les champignons font l'objet de nombreuses recherches diffusées lors de symposiums et dans des publications (par exemple Mapook *et al.*, 2022). Plusieurs espèces ont été des organismes modèles pour la recherche génétique dès les débuts (*Saccharomyces cerevisiae*, *Neurospora crassa*).

Ils sont également utilisés dans divers processus industriels, de fermentation notamment et bientôt de dégradation de plastique. La culture de mycélium permet quant à elle la fabrication de succédanés du cuir, de la viande (les mycoprotéines ont une composition en acides aminés proche de celle des protéines animales), de matériaux de construction composites ou d'emballage. La culture de champignons comestibles est de son côté en augmentation. L'analyse chimique révèle une foule de composés aux architectures originales qui intéressent les chimistes et de nouveaux immunosuppresseurs et antifongiques sont en cours de développement (Mapook *et al.*, 2022).

Les endomycorhizes arbusculaires sont étudiés aujourd'hui car leur association aux racines de plantes médicinales pourrait modifier, dans un sens positif, la production de métabolites secondaires (Amani Machiani *et al.*, 2022 ; Zhao *et al.*, 2022). Les endophytes sont également examinés pour leur capacité à produire des substances médicamenteuses dont *Hormonema carpetanum*, mentionné dans le Tableau 1. Certains chercheurs pensent même que ce sont eux qui, dans certains cas, produisent les substances bioactives et non la plante ; le cas le plus cité est celui du taxol, où ce serait l'endophyte qui le produirait et non l'if ; ceci est certainement très exagéré (Mapook *et al.*, 2022) mais un transfert horizontal de gènes de l'if vers ses endophytes pourrait expliquer la (faible) production de taxol que l'on détecte dans les cultures de mycélium de ces derniers (Subban & Kempken, 2023).

BIODIVERSITÉ ET PROTECTIONS

Les champignons existent sur tous les continents, y compris l'Antarctique (Coleine *et al.*, 2021), et aussi au fond des mers (Marchese *et al.*, 2021). Tous les ans, des centaines de nouvelles espèces sont décrites.

Mais ils sont assez délaissés dans les inventaires de biodiversité et dans l'arsenal des mesures de protection. En France, aucune espèce n'était protégée en 2023 (selon une extraction du site de l'INPN) mais il existe des réglementations locales pour la cueillette (pour *Amanita caesarea*). En revanche, il existe des protections

pour certains lichens ; il s'agit de protections régionales ou départementales au titre de la Directive européenne « Habitat » et de réglementations de cueillette, les genres *Cladonia* et *Lobaria* étant particulièrement concernés. Des « listes rouges » (LR) de champignons et lichens ont quand même été créées : il existe une LR au niveau mondial (élaborée par l'UICN), une au niveau européen et en France, dans certaines régions seulement (Alsace, Franche-Comté, Midi-Pyrénées, Poitou-Charentes). Une LR française, restreinte aux Bolets, Lactaires et Tricholomes, vient juste de paraître (UICN *et al.*, 2024). Une liste rouge est un travail scientifique permettant de connaître le degré de menace qui pèse sur les espèces, d'orienter les stratégies d'acquisition de connaissance et les priorités d'action pour sauvegarder la diversité des espèces.

En Suisse, une liste des espèces protégées existe (voir site internet). Au niveau mondial, la situation est à peu près identique à la française, et certains scientifiques demandent de corriger cette situation en vue des échanges de type COP sur la biodiversité, pour y inclure les Macromycètes (Cao *et al.*, 2021). Selon ces auteurs, 5% des Macromycètes d'Europe et d'Asie encourent un risque d'extinction et plusieurs espèces consommées ont considérablement décliné. Des recherches sont toutefois nécessaires pour mieux connaître les espèces ; sur un tiers des surfaces terrestres, la biodiversité du sous-sol semble être sans rapport avec la biodiversité végétale en surface ; ainsi, des milieux considérés comme pauvres (forêt boréale, zones arides) pourraient comporter une biodiversité fongique bien plus importante que celle reconnue aujourd'hui (Popkin, 2022).

Le changement climatique, et l'aridité qui va en résulter, vont probablement affecter les champignons plus que d'autres groupes et la meilleure façon de les protéger consiste à protéger les aires dans lesquelles ils poussent, notamment les forêts. Les pratiques de sylviculture actuelles en France sont assez brutales : les gros engins utilisés pour la coupe ou le débardage tassent le sol ou créent de profondes ornières et fracturent ainsi les réseaux de mycélium. Les forêts s'appauvrissent donc en champignons. Heureusement, dans les forêts publiques françaises, l'Office National des Forêts est conscient du problème et cherche à minimiser l'impact négatif des coupes forestières sur le sol : création d'accès pérennes, adaptation des engins forestiers, limitation de leur circulation aux périodes sèches, recherches d'alternatives (mâts-câbles).

Dans les forêts primaires, où le sol n'est pas abîmé par les engins et la chimie, certains mycéliums de champignons supérieurs peuvent atteindre des tailles et des âges exceptionnels. C'est le cas pour un clone d'*Armillaria gallica*, qui serait vieux de 2500 ans et dont le mycélium s'étend sur 75 hectares (Anderson *et al.*, 2018). Ceci donne une idée des trésors de biodiversité et de réseaux trophiques qui peuvent exister dans les forêts préservées de l'exploitation.

CONCLUSION

Le champ de la « recherche fongique » est riche de potentialités. Tout ce qui précède permet d'imaginer de nombreuses pistes de

recherche. Ainsi, il serait intéressant d'étudier les gènes de l'immunité, comme CARD9, chez les patients atteints de maladie de Charcot, une pathologie mystérieuse mais présentant un lien clair avec le règne fongique ; d'accroître nos connaissances sur les endophytes et les mycoparasites permettant de lutter de façon biologique contre les maladies des cultures ou des arbres ; pour les champignons médicinaux qui ne se cultivent pas (comme le *Cordyceps*), de poursuivre les recherches visant à cultiver leur mycélium *in vitro* ; de standardiser les préparations galéniques ; etc. Nul doute que l'avenir nous réserve encore de nombreuses découvertes.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier Pierre Champy (Paris-Saclay), Bruno David (Toulouse), Jean-Claude Lincker (Rombas), Hugues Tinguy (Molsheim) et Bernard Weniger (Strasbourg) pour les informations et conseils qu'ils m'ont donnés pour cet article, ainsi que Gérard Trichies (Neufchef) pour tout ce que j'ai appris sur les champignons au cours de nos nombreuses discussions.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Amani Machiani M., Javanmard A., Habibi Machiani R., Sadeghpour A. (2022) Arbuscular mycorrhizal fungi and changes in primary and secondary metabolites, *Plants*, 11(17), 2183.
- Anderson J.B., Bruhn J.N., Kasimer D., Wang H., Rodrigue N., Smit M. L. (2018) Clonal evolution and genome stability in a 2500-year-old fungal individual, *Proceedings of the Royal Society B*, 285, 20182233.
- ANSES (2017) *Avis de l'Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail relatif à « une demande d'avis lié à un projet d'arrêt relatif aux variétés comestibles de champignons de culture et sauvages »*, Avis de l'Anses en réponse à la Saisine n° 2015 – SA – 0180.
- Araldi-Brondolo S.J., Spraker J., Shaffer J.P., Woytenko E.H., Baltrus D.A., Gallery R.E., Arnold A.E. (2017) Bacterial endosymbionts: master modulators of fungal phenotypes, *Microbiology spectrum*, 5(5), DOI: 10.1128/microbiolspec.FUNK-0056-2016.
- Canty M.J., Fogarty U., Sheridan M.K., Ensley S.M., Schrank D.E., More S.J. (2014) Ergot alkaloid intoxication in perennial ryegrass (*Lolium perenne*): an emerging animal health concern in Ireland?, *Irish Veterinary Journal*, 67, 1-7.
- Cao Y., Wu G., Yu D. (2021) Include macrofungi in biodiversity targets, *Science*, 372, 1160.
- Chen M., Arato M., Borghi L., Nouri E., Reinhardt D. (2018) Beneficial services of arbuscular mycorrhizal fungi – From ecology to application, *Frontiers in plant science*, 9. doi: 10.3389/fpls.2018.01270
- Chollet A., Cattin V., Fratti M., Mignon B., Monod M. (2015) Which fungus originally was Trichophyton mentagrophytes? Historical review and illustration by a clinical case, *Mycopathologia*, 180, 1-5. doi: 10.1007/s11046-015-9893-2.
- Coelho M.A., Bakkeren G., Sun S., Hood M.E., Giraud T. (2017) Fungal sex: the Basidiomycota, In Heitman J. et al. (eds) *The Fungal Kingdom*, American Society for Microbiology, 147-175.
- Coleine C., Stajich J.E., de Los Ríos A., Selbmann L. (2021) Beyond the extremes: Rocks as ultimate refuge for fungi in drylands. *Mycologia*, 113(1), 108-133. doi: 10.1080/00275514.2020.1816761.
- Collinge D.B., Jensen B., Jørgensen H.J. (2022) Fungal endophytes in plants and their relationship to plant disease, *Current Opinion in Microbiology*, 69, 102177.
- Courtecuisse R. & Duhem B. (2013) *Champignons de France et d'Europe*, Paris, Eds Delachaux & Niestlé, 543 p. (Coll. Guide Delachaux).
- Ellis M.B. & Ellis J.P. (1985) *Microfungi on land plants. An identification handbook*, Croom Helm éditeur, 818 p.
- Elya C. & De Fine Licht H.H. (2021) The genus *Entomophthora*: bringing the insect destroyers into the twenty-first century, *IMA fungus*, 12, 34.
- French P.W., Ludowyke R., Guillemin G.J. (2019) Fungal neurotoxins and sporadic amyotrophic lateral sclerosis, *Neurotoxicity Research*, 35, 969-980.
- Gao B & Gupta, R.S. (2012) Phylogenetic framework and molecular signatures for the main clades of the phylum Actinobacteria, *Microbiology and molecular biology reviews*, 76(1), 66-112.
- Greval S.D.S. & Bhaduri P.N. (1946) Poisonous Foodgrain: Wheat Mixed with *Lolium Temulentum*, *The Indian Medical Gazette*, 81(8), 294-6.
- Haelewaters D. & Kasson M.T. (2020) Animal-associated fungi, *Mycologia*, 112(6), 1045-1047.
- Hoyt J.R., Kilpatrick A.M., Langwig K.E. (2021) Ecology and impacts of white-nose syndrome on bats, *Nature Reviews Microbiology*, 19(3), 196-210.
- Hughes D.P., Andersen S.B., Hywel-Jones N.L., Himaman W., Billen J., Boomsma J.J. (2011) Behavioral mechanisms and morphological symptoms of zombie ants dying from fungal infection, *BMC ecology*, 11, 1-10.
- James T.Y., Stajich J.E., Hittinger C.T., Rokas A. (2020) Toward a fully resolved fungal tree of life, *Annual Review of Microbiology*, 74, 291-313.
- Kong H.H. & Segre J.A. (2020) Cultivating fungal research, *Science*, 368(6489), 365-366.
- Köppel C. (1993) Clinical symptomatology and management of mushroom poisoning, *Toxicon*, 31(12), 1513-1540.
- Kowalski T. & Bilański P. (2022) Fungicolous Fungi on Pseudosclerotial Plates and Apothecia of *Hymenoscyphus fraxineus* and Their Biocontrol Potential, *Microorganisms*, 10(11), 2250.
- Lagrange E. & Vernoux J.P. (2020) Warning on false or true morels and button mushrooms with potential toxicity linked to hydrazinic toxins: An update, *Toxins*, 12(8), 482. Correctif en 2022, *Toxins*, 14, 345.
- Lagrange E., Vernoux J.P., Reis J., Palmer V., Camu W., Spencer P.S. (2021) An amyotrophic lateral sclerosis hot spot in the French Alps associated with genotoxic fungi, *Journal of the neurological sciences*, 427, 117558.
- Leclère E. (2016) *Bilan national des intoxications aux champignons en 2014*, Thèse de Docteur en Pharmacie, soutenue le 2 décembre 2016, Université d'Angers, 140 p.
- Li Y., Ruan Y., Kasson M.T., Stanley E.L., Gillett C.P., Johnson A.J. et al. (2018) Structure of the ambrosia beetle (Coleoptera: Curculionidae) mycangia revealed through micro-computed tomography, *Journal of Insect Science*, 18(5), 13.
- Li Y., Steenwyk J.L., Chang Y., Wang Y., James T.Y., Stajich J.E. et al. (2021) A genome-scale phylogeny of the kingdom Fungi, *Current Biology*, 31(8), 1653-1665.
- Lücking R., Hodkinson B.P., Leavitt S.D. (2017) The 2016 classification of lichenized fungi in the Ascomycota and Basidiomycota—Approaching one thousand genera, *The Bryologist*, 119(4), 361-416.
- Mapook A., Hyde K.D., Hassan K., Kemkuignou B.M., Čmoková A., Surup F. et al. (2022) Ten decadal advances in fungal biology leading towards human well-being, *Fungal Diversity*, 116(1), 547-614.
- Marçais B., Giraudel A., Husson C. (2023) Ability of the ash dieback pathogen to reproduce and to induce damage on its host are controlled by different environmental parameters, *PLoS Pathogens*, 19(4), e1010558.
- Marchese P., Garzoli L., Young R., Allcock L., Barry F., Tuohy M. et al. (2021) Fungi populate deep-sea coral gardens as well as marine sediments in the Irish Atlantic Ocean, *Environmental Microbiology*, 23(8), 4168-4184.
- Margulis L. & Schwartz K.V. (1988) *Five kingdoms. An illustrated guide to the phyla of life on Earth*, 2nd edition, New York, Editions W.H. Freeman & Co, Xvi + 376 p.

Merckx V.S.F.T., Freudenstein J.V., Kissling J., Christenhusz M.J.M., Stotler R.E., Crandall-Stotler B. *et al.* (2013) Taxonomy and classification, *In* Merckx V.S.F.T. (Ed.) (2012) *Mycoheterotrophy: the biology of plants living on fungi*, Springer Science & Business Media, 19-101.

Mueller U.G., Schultz T.R., Currie C.R., Adams R.M., Malloch D. (2001) The origin of the attine ant-fungus mutualism, *The Quarterly Review of Biology*, 76(2), 169-197.

Naranjo-Ortiz M.A. & Gabaldón T. (2019) Fungal evolution: diversity, taxonomy and phylogeny of the Fungi, *Biological Reviews*, 94(6), 2101-2137.

Perotto S. & Balestrini R. (2023) At the core of the endomycorrhizal symbioses: intracellular fungal structures in orchid and arbuscular mycorrhiza, *New Phytologist*, <https://doi.org/10.1111/nph.19338>

Popkin G. (2022) A fungal safari, *Science*, 377(6602), 142-147.

Reynolds N.K., Smith M.E., Tretter E.D., Gause J., Heeney D., Cafaro M.J. *et al.* (2017) Resolving relationships at the animal-fungal divergence: A molecular phylogenetic study of the protist trichomycetes (Ichthyosporae, Eccrinida), *Molecular phylogenetics and evolution*, 109, 447-464.

Richard D., Nattier R., Richard G., Soubaya T. (2014) *Atlas de phylogénie. La classification du vivant en fiches et en images*, Paris, Dunod éditeur, 160 p.

Roux A. (2008) *Intoxications par les champignons réputés comestibles*, Thèse de Docteur en Pharmacie, soutenue le 9 décembre 2008, Université de Grenoble, 146 p.

Scheele B.C., Pasmans F., Skerratt L.F., Berger L., Martel A.N., Beukema W. *et al.* (2019) Amphibian fungal panzootic causes catastrophic and ongoing loss of biodiversity, *Science*, 363(6434), 1459-1463. Correction en mars 2020.

Schulzova V., Hajslova J., Peroutka R., Hlavasek J., Gry J., Andersson H.C. (2009) Agaritine content of 53 *Agaricus* species collected from nature, *Food Additives and Contaminants*, 26(1), 82-93.

Selosse M.A., Petrolli R., Mujica M.I., Laurent L., Perez-Lamarque B., Figura T. *et al.* (2022) The waiting room hypothesis revisited by orchids: were orchid mycorrhizal fungi recruited among root endophytes?, *Annals of Botany*, 129(3), 259-270.

Spribile T., Resl P., Stanton D.E., Tagirdzhanova G. (2022) Evolutionary biology of lichen symbioses, *New Phytologist*, 234(5), 1566-1582.

Subban K. & Kempken F. (2023) Insights into Taxol® biosynthesis by endophytic fungi, *Applied Microbiology and Biotechnology*, 107(20), 6151-6162.

Teyssandier L. (2014) *Intoxications aux champignons dans les régions Limousin et Midi-Pyrénées. Prévention et prise en charge par le pharmacien d'officine*, Thèse de Docteur en Pharmacie, soutenue le 27 juin 2014, Université de Limoges, 145 p.

Thorn R.G. & Barron G.L. (1984) Carnivorous mushrooms, *Science*, 224 (4644), 76-78.

UICN Comité français, OFB, MNHN, AdoniF (2024) La Liste rouge des espèces menacées en France, Chapitre Champignons de France métropolitaine : bolets, lactaires et tricholomes, Paris, France.

Venturella G., Ferraro V., Ciriincione F., Gargano M.L. (2021) Medicinal mushrooms: bioactive compounds, use, and clinical trials, *International journal of molecular sciences*, 22(2), 634.

Voigt K., James T.Y., Kirk P.M., Santiago A.L.C.M. de A., Waldman B., Griffith G.W. *et al.* (2021) Early-diverging fungal phyla: taxonomy, species concept, ecology, distribution, anthropogenic impact, and novel phylogenetic proposals, *Fungal Diversity*, 109(1), 59-98.

Wang D., Ma N., Rao W., Zhang Y. (2023) Recent advances in life history transition with nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* and its application in sustainable agriculture, *Pathogens*, 12(3), 367.

Webster J. & Weber R. (2007) Chapitre 2 : Protozoa : Myxomycota (slime moulds). Chapitre 3 : Protozoa : Plasmodiophoromycota. Chapitre 4 : Straminipila : minor fungal phyla. Chapitre 5 : Straminipila : Oomycota, *In Introduction to Fungi*, 3rd ed., Cambridge, Cambridge University Press.

Wennig R., Eyer F., Schaper A., Zilker T., Andresen-Streichert H. (2020) Mushroom poisoning, *Deutsches Ärzteblatt International*, 117(42), 701.

Wiegand S., Jogler M., Jogler C. (2018) On the maverick Planctomycetes. *FEMS microbiology reviews*, 42(6), 739-760.

Woese C.R. (2000) Interpreting the universal phylogenetic tree, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 97(15), 8392-8396.

Zhao Y., Cartabia A., Lalaymia I., Declerck S. (2022) Arbuscular mycorrhizal fungi and production of secondary metabolites in medicinal plants, *Mycorrhiza*, 32(3), 221-256.

Webographie et ressources (citées dans le texte ou non)

a) Pour la taxonomie et la phylogénie

- Mycobank : <https://www.mycobank.org>
- NCBI Taxonomy browser : <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Taxonomy/Browser/wwwtax.cgi>
- TOLWEB : <http://tolweb.org/tree/phylogeny.html>
- Base de données : <https://www.speciesfungorum.org>

b) Pour les naturalistes

- Lichens de France : <https://www.afl-lichenologie.fr>
- Base de données mycologique : <https://www.mycodb.fr>
- Portail d'information sur les Ascomycètes : <https://ascomycete.org/fr>

c) Pour la réglementation, protection, lutte biologique

- Maladies fongiques de plantes : <http://ephytia.inra.fr/fr/Home/index>
- Espèces protégées en Suisse : <https://www.vapko.ch/fr/protection-des-champignons/liste-des-especes-protégees>
- UICN-France outremer, espèces envahissantes : https://especes-envahissantes-outremer.fr/especes_envahissante/miconia-calvescens-2/
- INPN Liste des espèces bénéficiant d'un statut de protection : <https://inpn.mnhn.fr/telechargement/referentielEspece/bdc-statuts-especes>

d) Pour la thérapeutique

- <https://hifasdaterra.fr/champignons-medicinaux>