

Une classification mycologique phylogénétique francophone (en 2003)

par Marc-André Selosse⁽¹⁾ et Guy Durrieu⁽²⁾

(1) *Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR CNRS 7138 "Systématique, Adaptation et Evolution" et Institut de Systématique IFR CNRS 101, 43 rue Cuvier, F-75005 Paris. E-mail : ma.selosse@wanadoo.fr.*

(2) *Université Paul Sabatier, UMR CNRS 5174 "Evolution et Biodiversité biologique", 118 route de Narbonne, F-31062 Toulouse Cedex 4. E-mail : guydurrieu@wanadoo.fr.*

arrivé le 10 février 2003, accepté le 2 novembre 2003

Résumé. - Les systèmes de classification sont en perpétuelle évolution : l'introduction de caractères moléculaires et de la méthode phylogénétique a modifié l'approche actuelle de la classification des champignons, vaste groupe formé de plusieurs lignées évolutives indépendantes. Cet article, augmenté d'un glossaire, propose une mise au point illustrée de la classification phylogénétique des champignons au sens large, jusqu'au niveau ordinal, avec un rappel des principales apomorphies morphologiques et une discussion des termes obsolètes ou à surveiller. Il se veut une synthèse plus qu'une vision originale.

Mots clés : amibes - apomorphies - champignons - classification - Eumycètes - Fungi - Hétérocontes - phylogénie.

Abstract. - Systematic is an ever changing matter: with the use of molecular characters and the rise of phylogenetic approaches, the systematic of the fungi, a large group made of several poorly related lineages, has undergone many changes. In this work, including a glossary, we propose an illustrated update of the phylogenetic classification of fungi *sensu lato*. This synthesis in French describes the taxa down to the order level, mentions of the available morphological apomorphies and suggests taxa names that should now be avoided or modified according to recent advances. This is a review rather than an original point of view.

Key words : amoeba - apomorphies - classification - Eumycetes - Fungi - Heterocontes - phylogeny.

The time will come [...] though I shall not live to see it, when we shall have fairly true genealogical trees of each kingdom of nature.

Darwin, extrait d'une correspondance, in Binder & Hibbett (2002)

I. INTRODUCTION

A. Objectif

L'une des difficultés de la systématique en général, et de la systématique mycologique en particulier, est le foisonnement de termes, plus ou moins synonymes, qui rendent difficile la compréhension de la classification. Récemment, l'émergence de nouveaux outils de classification, analysés plus loin, a induit des changements profonds dans la systématique. Le même phénomène s'est opéré pour les organismes photosynthétiques et les animaux (Lecointre & Le Guyader, 2001). Mais, alors que la vulgarisation a bien détaillé ces derniers taxons, le cas des champignons, souvent parents pauvres de l'enseignement et de la vulgarisation, a été peu traité (quatre pages sur les 543, 0,7% !, de l'ouvrage de Lecointre & Le Guyader, 2001), ce qui contribue encore à obscurcir leur systématique. Cet article prolonge et met à jour des synthèses précédentes, comme celle de Courtecuisse & Van Haluwyn (1991) déjà actualisée par Courtecuisse (2001).

Lors de la réunion du Réseau de mycologie de la Société française de microbiologie à Toulouse, en janvier 2001, le besoin s'est fait sentir d'un travail de synthèse en français, une classification francophone de référence accessible aux étudiants comme aux enseignants, voire aux chercheurs. Le cahier des charges suivant a été établi, qui s'applique à ce texte :

1. rendre compte des avancées récentes, c'est-à-dire des apports (i) des caractères moléculaires, issus des séquençages d'ADN, (ii) des études concernant l'ultrastructure (microscopie électronique) ou la biochimie et (iii) des méthodes cladistiques et phylogénétiques (voir plus bas) ;
2. présenter la classification en faisant le lien avec les autres systèmes existants (accès aux synonymes, discussion des synonymies partielles, justification de l'abandon de certains termes) ;
3. faciliter la présentation en ne retenant aucune hiérarchie au-dessus de l'ordre : ces ordres, bien que parfois discutables, sont provisoirement conservés dans cette version pour simplifier le texte ;
4. prendre en compte le caractère évolutif de la systématique, c'est-à-dire (i) prévoir des mises à jour régulières et (ii) mentionner les incertitudes (indiquer que certains taxons sont *incertae sedis*, car le sérieux d'un travail se mesure aussi à sa part de doute).

En ce sens, le texte qui suit n'est ni un travail original, ni une nouvelle classification : c'est la synthèse actuelle, momentanée, des travaux de classification phylogénétique. Par exemple, les opinions très originales, mais non consensuelles, d'un auteur comme Cavalier-Smith (2001) ne sont pas toutes prises en compte dans cette version. D'autres versions de cette synthèse seront réalisées ultérieurement, notamment sur Internet. Les commentaires (corrections et mises à jour) des lecteurs, très attendus par les auteurs, feront évidemment la qualité des versions ultérieures.

B. Pourquoi la classification évolue-t-elle ?

Les caractères moléculaires

Avec les séquençages d'ADN, une multitude de nouveaux caractères potentiels est disponible pour ceux qui veulent classer des taxons (quelle que soit la méthode utilisée, voir plus loin). Séquencer des gènes est déterminer la suite de leurs bases azotées (adénine, cytosine, guanine, thymine). Pour un gène donné, les différences entre espèces dans ces suites sont des caractères distinctifs : chaque position successive de la séquence est donc un caractère (Bridge, 2002 ; Down, 2002 ; Duncan & Cooke, 2002 ; Durrieu, 2002). Les séquences fournissent donc une grande quantité de caractères, puisque chaque gène comporte plusieurs centaines, voire plusieurs milliers de positions ! Il faut trouver des gènes présents dans tous les taxons à comparer : certains gènes permettant l'accomplissement des fonctions cellulaires de base, comme ceux codant les ARN ribosomiaux, remplissent cette condition. Il y a certes des limites : les différentes positions d'un même gène sont un peu liées en ce qu'elles se trouvent au même endroit du génome et interviennent au sein de la même fonction ; mais on peut considérer plusieurs gènes simultanément. De surcroît, ces caractères n'ont que quatre états, puisqu'il n'y a que quatre bases azotées possibles. C'est moins que pour les caractères morphologiques (couleur, forme...), qui peuvent varier à l'extrême. Mais le nombre de positions potentielles reste plus élevé que pour la meilleure liste de caractères morphologiques, dont le choix est d'ailleurs soumis à une certaine subjectivité.

La morphologie a un rôle adaptatif et résulte donc parfois plus de la stratégie écologique que de l'origine évolutive des organismes. Par exemple, les Truffes et autres champignons hypogés, adaptés aux milieux secs et à une dispersion zoochore des spores par des mammifères qui les consomment, sont apparus de nombreuses fois, parmi les Asco- et les Basidiomycètes, et se ressemblent tous. Les caractères morphologiques risquent de réunir des organismes partageant surtout... les mêmes contraintes écologiques ! On connaît, en outre, des lignées où les caractères morpho-anatomiques évoluent rapidement, notamment lorsqu'une espèce change de milieu : c'est ainsi que chez ces champignons hypogés certaines espèces sont apparues très vite à partir d'ancêtres à sporophores aériens (champignons à tubes ou à lamelles ; Bruns *et al.*, 1989). Donc, les caractères morphologiques convergents rapprochent parfois des organismes différents, tandis qu'ils séparent des espèces proches. À l'inverse, certaines parties des protéines (donc, les parties correspondantes de la séquence du gène) n'ont pas forcément de rôle adaptatif..., d'où l'idée qu'en évaluant lentement les séquences d'ADN fossilisent mieux les ressemblances entre organismes. Bien sûr, si une séquence évolue vite dans une lignée, elle fossilise moins bien les relations de parenté aux autres lignées (artéfact dit "de longue branche") ; mais, en utilisant plusieurs séquences, on peut restreindre ce risque.

Au début, certains travaux n'étaient pas particulièrement naturalistes ni taxonomiques, aboutissant à des résultats contestables, basés sur un trop petit nombre d'espèces ou un trop petit nombre de fragments d'ADN pour être fiables. Mais depuis un certain temps, les systématiciens eux-mêmes remanient la classification à l'aide des caractères moléculaires, ce qui prouve, si besoin est, que ces séquences de gènes contiennent bien de l'information.

La méthode phylogénétique

Il existe une autre avancée, peut-être encore plus importante que l'émergence des caractères moléculaires et antérieure d'une vingtaine d'années : la mise au point des méthodes d'analyse cladistique (Solignac *et al.*, 1995 ; Darlu & Tassy, 1993). La classification linéenne réunissait les espèces sur leurs ressemblances, établissant une classification dite phéné-

tique. Une source de controverse venait de ce que chaque auteur ne se basait pas nécessairement sur les mêmes caractères (Hibbett & Thorn, 2001 ; voir plus loin les remarques de Crantz, 1766). Avec la théorie de l'évolution, le besoin s'est vite fait sentir d'une classification "naturelle" retraçant l'évolution (voir citation de Darwin en début de texte). Bien avant, dans la conception de Linné, par exemple, la perspective des travaux de classification est d'arriver à refléter, à terme, une "méthode naturelle" : "*il est constant que la méthode artificielle ne soit que le succédané de la méthode naturelle et qu'elle ne puisse pas ne pas s'effacer devant la [classification] naturelle, si celle-ci était découverte*" (Linné, 1738). Linné ignore bien sûr la théorie de l'évolution, mais celle-ci peut fournir une méthode naturelle. En d'autres termes, classer le vivant diffère de la classification d'une collection de timbres, en ce que le premier a une logique interne et unique : les organismes sont issus d'une évolution qui les relie par le biais d'ancêtres communs.

Parmi les ressemblances, certaines relèvent du lien évolutif entre organismes : les ressemblances qui sont héritées d'un ancêtre commun. C'est ainsi que l'ensemble des Ascomycètes ont des asques, hérités d'un ancêtre commun qui en possédait. De telles ressemblances sont des *homologies* (Fig. 1). Cependant, d'autres ressemblances n'ont pas le

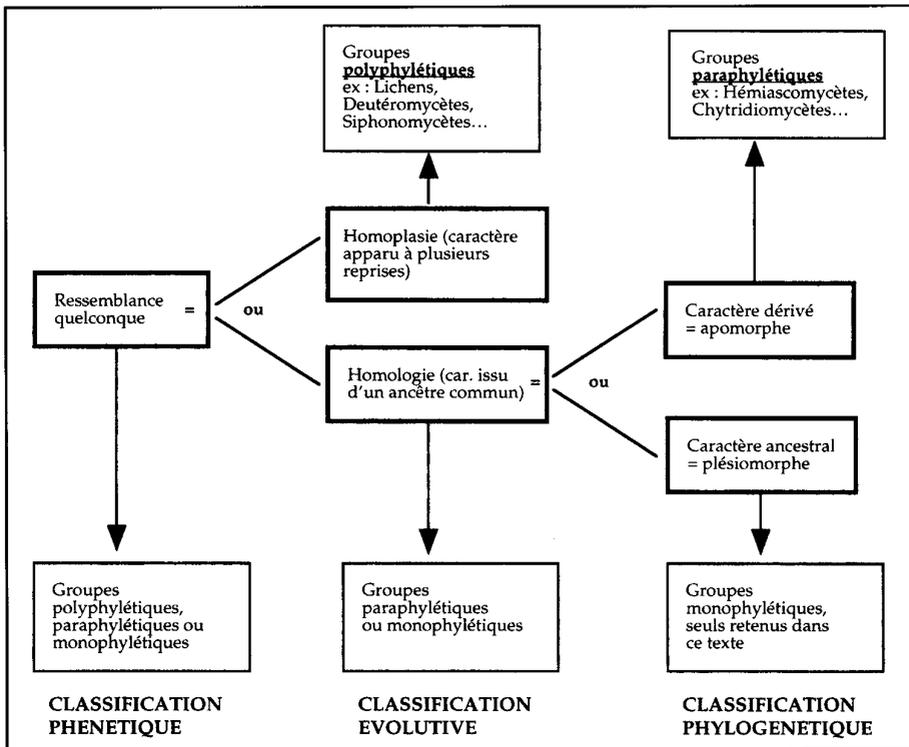


Fig. 1.- Les divers types de ressemblances entre taxons et les regroupements systématiques qu'ils autorisent.

Fig. 1.- The various resemblances : homology, homoplasy, plesiomorphy and apomorphy.

même sens évolutif : elles ont été inventées plus d'une fois au cours de l'évolution, dans deux ou plusieurs lignées indépendantes : ce sont des *homoplasies* (= convergences au sens large), comme par exemple, chez les champignons :

- le fait d'avoir perdu la capacité de former des spores méiotiques et donc perdu la capacité de réaliser la fécondation (les Deutéromycètes ou Champignons imparfaits sont un ensemble de lignées distinctes descendant chacune d'un ancêtre, indépendant des autres, ayant perdu la méiose) ;
- la symbiose lichénique (les Lichens sont un ensemble de lignées descendant chacune d'un ancêtre ayant acquis la capacité de s'associer à une algue ; Gargas *et al.*, 1995).

En excluant les homoplasies des ressemblances admises pour dresser des classifications, c'est-à-dire en classant sur des homologies seulement, on aboutit à une classification évolutive ou biologique.

Mais toutes les homologies ne se valent pas. Considérons la figure 2. Dans cet arbre évolutif simplifié des Eumycètes, on a indiqué l'état des filaments : non cloisonnés (c'est-à-dire siphonnés) ou régulièrement cloisonnés = septés (septums formés régulièrement). On peut polariser ces états :

- l'état siphonné est primitif, car il est apparu le premier dans l'évolution : il est ce qu'on appelle un caractère plésiomorphe ou *plésiomorphie* ;
- l'état septé est évolué¹ ou dérivé car il est apparu secondairement : il est ce qu'on appelle un caractère apomorphe partagé par plusieurs lignées ou *synapomorphie*.

Notons que les hyphes septés sont bien homologues : ils sont issus d'un ancêtre unique (nœud B). Les hyphes siphonnés sont aussi homologues, car issus d'un ancêtre unique (nœud A).

Pourtant, ces deux homologies fondent des taxons très différents par leurs propriétés (Fig. 2) :

- l'ensemble des champignons à hyphes septés (les Septomycètes), fondé sur une synapomorphie, descend d'un ancêtre unique (nœud B), mais de plus, ce taxon contient tous les descendants de cet ancêtre.

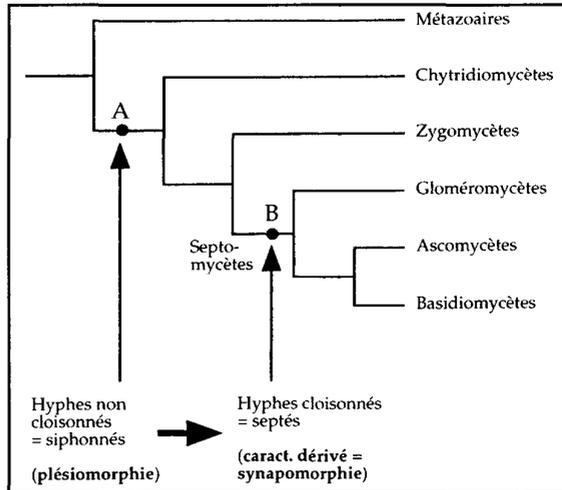


Fig. 2.- Un arbre simplifié des Eumycètes ou Fungi (voir Fig. 6 pour une analyse plus détaillée), avec exemple d'un caractère sous une forme plésiomorphe et une forme apomorphe, secondairement apparue dans l'évolution.

Fig. 2.- A simplified tree of the Eumycetes = Fungi (see Fig. 6 for detailed analysis), with example of plesiomorphic and apomorphic (= secondarily arisen) characters.

¹ Les adjectifs "primitif" et "évolué" s'appliquent tout au plus aux caractères, jamais aux espèces : si l'on considère plusieurs caractères en même temps, on s'aperçoit vite que chaque espèce présente un mélange de caractères plésiomorphes (primitifs) et dérivés (évolués). L'évolution travaille en mosaïque dans chaque lignée, gardant certains caractères et modifiant certains autres. Pour cette raison, on évite aussi de parler de groupes "inférieurs" ou "supérieurs", termes inutilement connotés et peu explicites.

- l'ensemble des champignons à siphons, fondé sur une plésiomorphie, descend d'un ancêtre unique (nœud A) ; cependant, ce taxon ne contient pas tous les descendants de cet ancêtre, c'est-à-dire exclut ceux qui ont troqué les hyphes siphonnés contre des hyphes septés, les descendants du nœud B.

Donc, les taxons fondés sur des synapomorphies ont une homogénéité originale : ils peuvent être définis comme l'ensemble des descendants d'un ancêtre commun, précisément celui au sein duquel sont apparues les synapomorphies. De tels taxons sont dits monophylétiques : l'utilisation exclusive des synapomorphies (et donc de taxons monophylétiques) fonde des classifications dites *phylogénétiques*. En d'autres termes, les taxons acceptés par les classifications phylogénétiques sont des lignées évolutives complètes, tous membres inclus.

Cependant, les taxons basés sur des plésiomorphies, en quelque sorte émondés d'une partie des descendants de l'ancêtre commun, sont dits *paraphylétiques*. Acceptés par la classification évolutive, ils sont donc rejetés dans les classifications phylogénétiques.

Dans l'exemple pris (Fig. 2), un seul caractère entre en jeu : mais les travaux phylogénétiques utilisent bien sûr plusieurs caractères. Comment séparer, parmi toutes les ressemblances, les homoplasies, les plésiomorphies et les synapomorphies ? Comment reconstituer le scénario évolutif d'après lequel on dessine les regroupements ? Diverses méthodes existent, dont l'exposé sort du cadre de cette synthèse ; mais il en est une qui mérite une mention ici : le *principe de parcimonie*. En effet, on choisit souvent parmi tous les arbres évolutifs possibles (leur nombre augmente vite avec le nombre de taxons à classer et celui des caractères utilisés), l'arbre dans lequel le nombre total de transitions évolutives (passage d'un état à l'autre, d'une plésiomorphie à une apomorphie) est minimal au cours de l'histoire réelle du vivant. Cela revient à supposer que l'évolution a suivi la voie la plus lente, minimisant le nombre de changements au niveau de l'ensemble des caractères... Ce présupposé est arbitraire, peut-être faux dans certains cas. De plus, les scénarios évolutifs retenus, quelle que soit la méthode utilisée, peuvent être différents selon qu'on augmente le nombre de taxons ou le nombre de caractères (par exemple, de séquences de gènes).

Mais qu'on ne se leurre pas : cette évolutivité caractérise aussi les classifications phénetiques ! En 1766, Crantz condamnait déjà la prolifération des systèmes artificiels et fustigeait "*la ruine (innée ou acquise, je ne sais) de notre esprit exubérant qui, ne supportant pas de limite dans les sciences et s'efforçant de suppléer ce que refusent tant l'observation que l'intelligence, brûle aussitôt d'envie de jeter dans une nouvelle création les choses qu'il vient de rejeter*" (c'est-à-dire envie de se précipiter sur de nouveaux systèmes). Par opposition aux systèmes "tirés par les cheveux, comme on dit", cet auteur déplorait que "*jusqu'à ce jour, on n'a pas trouvé le fil d'Ariane par lequel on puisse dérouler la nature à partir de la nature*" (Crantz, 1766).

Les tentatives de reconstitution phylogénétique ne sont donc que des hypothèses, dont on peut espérer que chaque changement les rapprochera de l'évolution telle qu'elle s'est déroulée, et donc d'un modèle unique, objectif. Dans cette quête, le présent document est donc inséparable de la date où il a été écrit et appelle une mise à jour constante.

C. Mise en pratique

Ce document propose une synthèse des approches de la classification phylogénétique actuelle, en limitant les choix personnels des auteurs, peu impliqués dans de tels travaux, du moins à l'échelle où ils sont rapportés ici. Comme les résultats présentés sont en devenir, nous avons évité de donner des noms aux taxons qui ont récemment émergé. L'analyse

est, comme attendu plus haut, non hiérarchique : tous les taxons sont suffixés en "-mycètes", aucun rang n'est donné au-dessus de l'ordre. Notons que cette approche est cohérente avec une analyse phylogénétique : puisque l'arbre évolutif est fractal (régulièrement divisé en branches, qui se ramifient elles-mêmes, etc.), il n'existe aucun niveau de discontinuité qu'on puisse nommer classe ou embranchement, sans une très grande part de subjectivité dans le choix du niveau où situer la coupure. *A contrario*, on pourrait nommer chaque taxon descendant d'un ancêtre commun ! Enfin, ce texte ne vise pas à être lu d'un bout à l'autre : c'est un répertoire. Ceci nous a amenés à des redondances, permettant au lecteur de lire certaines sections sans renvoi.

Nous avons organisé la description en détaillant préférentiellement les taxons dont les espèces sont les plus familières (dans la vie quotidienne, en industrie, en science ou en médecine...). Ce sont aussi les taxons qui ont fait l'objet du plus grand nombre d'études (ce qui n'implique pas que la systématique y soit le mieux clarifiée !). Nous détaillons donc successivement :

1. les positions des champignons parmi les Eucaryotes,
2. la classification phylogénétique des champignons amiboïdes,
3. la classification phylogénétique des Oomycètes et taxons affines (Hétérocontes = Straménopiles),
4. la classification phylogénétique des Eumycètes (= Fungi),
5. la classification phylogénétique des Ascomycètes,
6. la classification phylogénétique des Basidiomycètes,
7. une esquisse de classification phylogénétique des Homobasidiomycètes.

À chaque fois, un arbre évolutif est illustré. Un glossaire des termes techniques traitant de la synonymie et des termes abandonnés ou modifiés suit le texte, en annexe. Pour chaque nœud (= ancêtre commun, déterminant un taxon monophylétique) intéressant, une analyse est donnée dans le texte. Elle comprend le (ou les noms) de la lignée définie par l'ancêtre en question, la liste des synapomorphies morphologiques² (la majeure partie des synapomorphies, de nature moléculaire, n'est pas donnée ici) et quelques commentaires si nécessaires. Lorsque les subdivisions d'un nœud ne sont pas étudiées, c'est-à-dire pour les dernières ramifications traitées, le texte indique une liste des ordres inclus (avec des commentaires sur leur monophylie, si nécessaire), quelques exemples d'espèces connues et, entre crochets [], le nombre total d'espèces et les plus anciens fossiles connus.

Un problème irritant de la mycologie, tant du point de vue de la systématique que de la nomenclature, est celui des Champignons imparfaits ou Deutéromycètes. On réunit dans ce taxon des espèces où l'absence de forme sexuée connue oblige à une taxonomie particulière et forcément très artificielle. L'intérêt de la biologie moléculaire et des études ultra-structurales est de permettre des rapprochements, voire parfois les rattachements à des genres ou des espèces sexués : la plupart de ces Imparfais sont des formes conidiennes d'Ascomycètes. Les Deutéromycètes apparaissent donc polyphylétiques, parfois jusqu'au niveau du genre, et redondants avec la classification des formes sexuées. Aucun traitement phylogénétique des Deutéromycètes n'étant possible, nous ne les traiterons pas, nous bornant à mentionner certains genres dans les taxons dont ils dérivent évolutivement. Dans une classification phylogénétique, les Deutéromycètes sont totalement caduques.

² Ces données pourraient faire croire, à tort, que les caractères énoncés justifient, à eux seuls, le regroupement des organismes concernés ; en fait, il s'agit d'un *tri a posteriori* parmi tous les caractères morphologiques, de ceux qui apparaissent être des synapomorphies.

Enfin, on pourra trouver un peu contre-intuitive la classification présentée : c'est précisément qu'elle n'est pas phénétique et ne recoupe pas l'approche liée à l'apparence ! On peut aussi lui reprocher de ne pas permettre d'identifier un champignon, tant les critères morphologiques sont ténus : or, il ne faut pas confondre classification et clef d'identification. Ce sont deux activités profondément différentes par leur démarche intellectuelle, bien qu'elles nécessitent toutes deux des connaissances approfondies des organismes. Déjà en 1778, Lamarck dans son introduction à la *Flore Française* (Lamarck, 1777-78) faisait remarquer que la systématique a deux buts distincts : "*Le premier consiste à fournir le moyen le plus sûr et le plus facile pour résoudre... ce problème général : étant donné une production du règne végétal, trouver le nom que les botanistes lui ont assigné.*" Indépendamment, il faut aussi fournir "... à l'étude du règne végétal un aspect sous lequel on pût le considérer dans son ensemble, et qui nous présentât la suite des affinités que l'on a observées...", une classification donc. Le présent travail n'est pas une clef et ne peut s'y substituer. En revanche, il "raconte" l'évolution des divers taxons de champignons telle qu'on la voit à la date d'écriture, en 2003.

II. POSITIONS DES CHAMPIGNONS PARMIS LES EUKARYOTES

Parmi les taxons étudiés classiquement par les mycologues, les organismes procaryotes ont été exclus au cours du XX^e siècle : les **Actinomycètes** = **Streptomycètes**, eubactéries filamenteuses Gram+, appartiennent aux Eubactéries ; les **Planctomycètes** sont également des eubactéries ; la désignation globale des bactéries sous le nom de Schizomycètes est à abandonner. L'ensemble des champignons eucaryotes reste néanmoins polyphylétique : comme beaucoup d'autres regroupements issus de l'approche phénétique, cet ensemble additionne plusieurs lignées, dont les membres sont secondairement semblables (hétérotrophes, formant des spores...) par suite d'une évolution convergente. Les champignons eucaryotes peuvent être découpés en six lignées monophylétiques indépendantes (Hétérocontes, Eumycètes, Mycétozoaires, Acrasiomycètes, Plasmodiophoromycètes, Ichtyosporés). L'arbre A (Fig. 3) donne leurs positions dans une phylogénie tirée de Baldauf *et al.* (2000) et Baldauf (2003) (voir aussi Simpson & Roger, 2002) : aucune autre phylogénie actuelle ne réduit le nombre de branches indépendantes portant des champignons (Selosse, 2001).

Deux lignées de champignons ont une organisation typiquement fongique (paroi, immobilité végétative, appareil végétatif filamenteux, c'est-à-dire formé d'hyphes, nutrition par absorbotrophie : un tel mode de vie est donc apparu deux fois parmi les Eucaryotes) :

- certains **Hétérocontes** hétérotrophes, ce qui implique que les champignons de ce taxon sont proches de groupes d'algues : arbre C, Fig. 5 ; notons que les Labyrinthulomycètes sont amiboïdes et ressemblent plutôt aux espèces évoquées plus bas ;
- les **Eumycètes** ou **Fungi**, proches des animaux (Métazoaires) avec lesquels ils forment les Opisthocontes (nous détaillerons les Eumycètes avec les figures 6-9) ; on a réuni à cet ensemble les Microsporidies autrefois classées parmi les "Protozoaires" (voir partie IV) et le genre *Pneumocystis* (Tanabe *et al.*, 2002).

Les différences majeures entre ces taxons sont reprises dans le Tableau I. Leur indépendance évolutive abolit totalement des regroupements anciens (Phycomycètes, Mastigomycètes, Siphomycètes, Siphonomycètes, voir glossaire en annexe) qui réunissaient des membres issus de ces deux lignées et se retrouvent donc polyphylétiques. La persistance de ces regroupements, dans l'usage, nierait trente ans de travaux mycologiques.

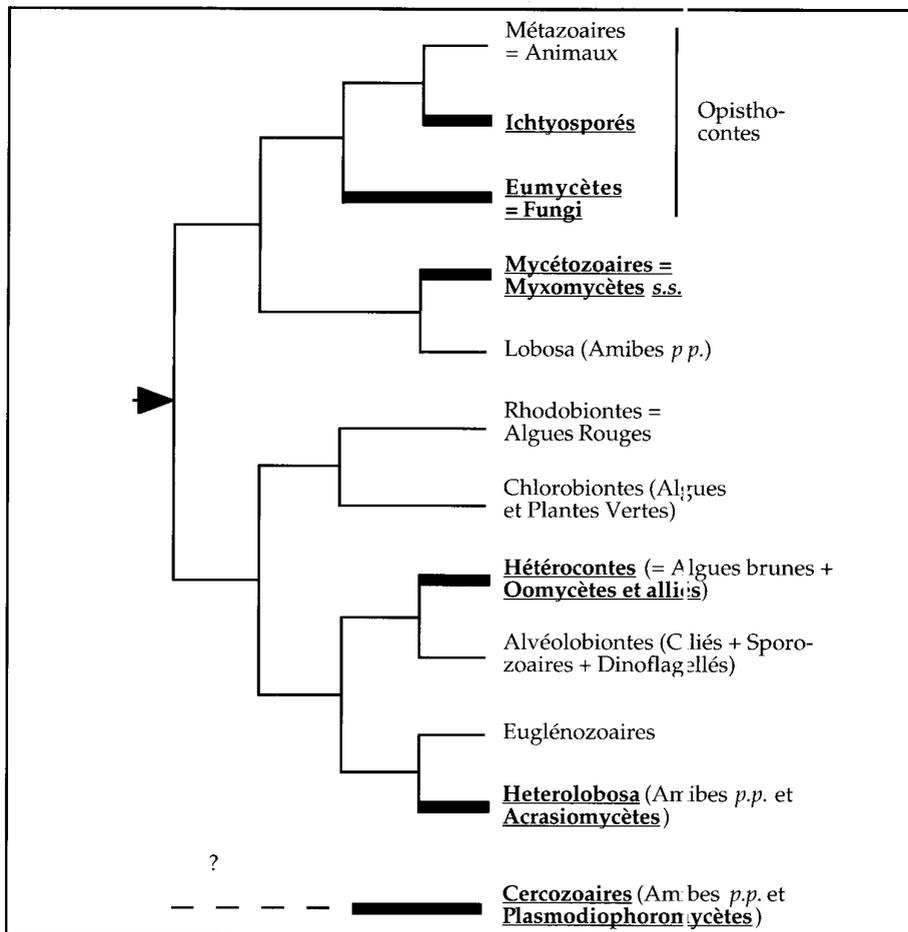


Fig. 3.- Arbre A. Positions des taxons de champignons (soulignés) dans un arbre phylogénétique des Eucaryotes (en partie inspiré de Baldauf *et al.*, 2000 ; Baldauf, 2003). La flèche indique la racine probable de l'arbre (Simpson & Roger, 2002). Abréviations : p.p., *pro parte* ; s.s., *stricto sensu*.

Fig. 3.- Tree A. Positions of fungal taxa (underlined) in a phylogenetic tree of Eukaryotes (derived from Baldauf *et al.*, 2000; Baldauf, 2003). Arrow: likely position of the root of the tree (Simpson & Roger, 2002). Abbreviations: p.p., *pro parte*; s.s. *stricto sensu*.

Les trois autres lignées de champignons ont un mode de vie amiboïde (pas de paroi, au moins pendant la vie végétative, déplacement par déformation cellulaire, nutrition par phagocytose : un tel mode de vie est apparu à plusieurs reprises parmi les Eucaryotes) :

- les **Mycétozoaires** (= **Myxomycètes stricto sensu**) probablement proches de certaines amibes (Stiller & Hall, 1999 ; Baptiste *et al.*, 2002), les Lobosa (= Rhizopodes de certains auteurs : *Amoeba*, *Acanthamoeba*) et peut-être les Entamoebida (= Archéamibes

Tableau I.- Comparaison entre les deux lignées indépendantes de champignons filamenteux, les Oomycètes et les Eumycètes ou Fungi. À côté de convergences (état filamenteux, croissance apicale, hétérotrophie et absorbtrophie, paroi, présence dans certaines espèces de conidies et/ou de chlamydo-spores, voire de suçoirs chez les parasites...), ces différences soulignent l'appartenance à deux lignées différentes.

Table I.- Comparison between two independent lineages of filamentous fungi, the Oomycetes and the Eumycetes (= Fungi). Beside various homoplasies (hyphae, apical growth, heterotrophy and absorbtive nutrition, cell wall, in some species formation of conidial spores and/or chlamydo-spores, or even haustoria in some parasites...), these differences underline the phylogenetic independence of these lineages.

	Eumycètes = Fungi	Oomycètes
Paroi cellulaire	chitine et callose	cellulose et B1-3 glucanes (chitine rare)
Réserves carbonées	glycogène cytosolique (glucanes de haut PM, liens α -1-4, ramifiés α -1-6)	mycolaminarine vacuolaire (glucanes de bas PM, liens B1-3, ramifiés B-1-6)
Synthèse de la lysine	voie de l' α -amino-adipate	voie de l' α,ϵ -di-amino-pimelate
Mitochondries	crêtes lamellaires	crêtes tubulaires
Golgi	citerne informe	dictyosome bien formé, collé au noyau
Flagelles	1 seul ou aucun	par 2, différents (hétérocontés)
Cycles	au moins une haplophase	généralement diplophasiques

de certains auteurs : *Entamoeba*, *Archamoeba*) ; les Mycétozoaires constitueraient, avec ces amibes, un taxon-frère des Opisthocontes (Baldauf *et al.*, 2000 ; Baldauf, 2003 ; Baptiste *et al.*, 2002 ; Simpson & Roger, 2002) ;

- les **Acrasiomycètes**, probablement inclus dans un groupe d'amibes à pseudopodes en lobes (Heterolobosa = Percolozoaires : *Naegleria*...) ;

- les **Plasmodiophoromycètes stricto sensu** (ou Phytomyxea) sont de position incertaine ; ils forment un taxon monophylétique, les Cercozoaires, avec des amibes flagellées, les Chlorarachniophytes et les Euglyphidés, ainsi que certaines Sarcodines = Rhizopodes (Bulman *et al.*, 2001).

On peut discuter de l'utilité de relier ces organismes amiboïdes aux champignons, avec lesquels ils ne partagent que la possession de spores (présentes dans de nombreux autres taxons), voire une ressemblance superficielle des appareils sporifères, parfois macroscopique.

Fig. 4.- Arbre B. Les trois lignées de champignons amiboïdes, sans relations phylogénétiques clarifiées entre elles : Mycétozoaires, Plasmodiophoromycètes et Acrasiomycètes (voir Fig. 3 ; les Labyrinthulomycètes sont indiqués dans la Fig. 5). Abréviations : s.s., *stricto sensu*.

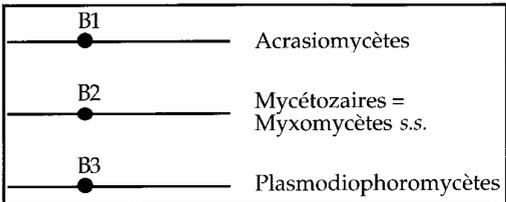
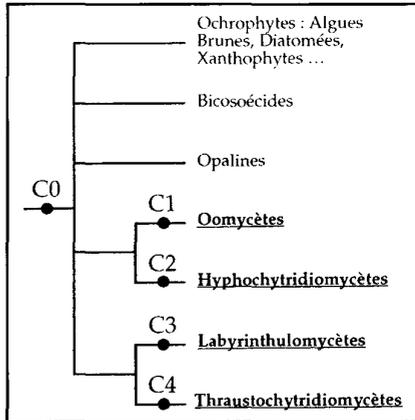


Fig. 4.- Tree B. The three lineages of the amiboid fungi, without phylogenetic relationships among them: Mycetozoa, Plasmodiophoromycetes and Acrasiomycetes (see Fig. 3; see also Labyrinthulomycetes on Fig. 5). Abbreviation: s.s., *stricto sensu*.

Fig. 5.- Arbre C. Position des taxons de champignons (soulignés) dans une phylogénie des Hétérocontes ; les nœuds numérotés sont discutés dans le texte.

Fig. 5.- Tree C. Position of fungal taxa in a phylogeny of Heterokontes; numbered nodes are analyzed in text.



piques. Mais nous suivrons l'usage didactique habituel, en les abordant brièvement ici (Fig. 4).

Certains groupes autrefois considérés comme fongiques sont maintenant reliés à d'autres lignées. Les **Ellobiopsides**, parasites de Crustacés parfois rapportés aux champignons à cause de leurs suçoirs ramifiés, seraient en fait des Alvéolobiontes (Fig. 3 ; Cavalier-Smith, 2001). Les **Ichtyosporés**, parasites dotés d'une paroi, appartiennent à un groupe basal de l'ensemble Chaonoflagellés + Métazoaires (Fig. 3 et 6 ; Ragan *et al.*, 1996 ; Cavalier-Smith, 2001 ; Lang *et al.*, 2002 ; White *et al.*, 2003), aussi connu sous le nom de "DRIP clade" ou de Mésomycétozoaires (Mendoza *et al.*, 2002). Les Ichtyosporés contiennent des espèces autrefois classées parmi les Trichomycètes.

III. CLASSIFICATION PHYLOGÉNÉTIQUE DES CHAMPIGNONS AMIBOÏDES

Les Myxomycètes au sens large d'autrefois étaient regroupés sur la base de convergences : (1) l'alternance dans le cycle d'une phase unicellulaire et d'une phase pluricellulaire (plasmode cellulaire ou pseudoplasmode) ou syncytiale (plasmode), (2) la formation d'appareils sporifères macroscopiques. Polyphylétiques, ils ont été démantelés en quatre lignées : les Labyrinthulomycètes = Hydromyxomycètes sont reclassés parmi les Hétérocontes (arbre C ; Fig. 5), tandis que trois autres lignées persistent à part (nœuds B1 à B3). La description qui suit, basée sur l'analyse moléculaire de peu d'espèces, est susceptible de grands changements dans les temps à venir.

Nœud B1 – Acrasiomycètes. Synapomorphie : formation d'un pseudoplasmode. Les Acrasiomycètes sont isolés des autres taxons de cette section sur la base de critères moléculaires et cellulaires (crêtes mitochondriales discoïdes et absence de Golgi formé en dictyosome ; Roger *et al.*, 1996). Ils sont notamment séparés des Dictyostéliales et Protostéliales, qui appartiennent à la branche B2 et qui étaient autrefois admis par certains auteurs dans les Acrasiomycètes *lato sensu*. Exemple : *Acrasis* [12 espèces connues].

Nœud B2 – Mycétozoaires = Myxomycètes stricto sensu. Synapomorphies : (1) formation d'un plasmode vrai (Myxogastrales comme *Physarum*) ou constitué de cellules juxtapo-

sées (Dictyostéliales, comme *Dictyostelium*, et Protostéliales = Amoeboflagellés, comme *Ceratomyxa*), (2) dans le génome mitochondrial, fusion des gènes *cox1* et *cox2*, (3) un stade flagellé (sauf chez les Dictyostéliales) (Baldauf & Doolittle, 1997 ; Lang *et al.*, 1999) ; crêtes mitochondriales tubulaires (mais ceci existe dans d'autres groupes). [700 espèces connues, des fossiles à l'Eocène].

Næud B3 – **Plasmodiophoromycètes** *stricto sensu*. Synapomorphies : (1) cellules flagellées à deux flagelles lisses inégaux (anisocontes), (2) organismes phytoparasites, obligatoirement biotrophes (Bulman *et al.*, 2001 ; Burki *et al.*, 2002). Nous ne retenons pas leur affiliation aux Hétérocontes (proposée par Dick, 2001a), non fondée à nos yeux. Un unique ordre, les Plasmodiophorales comme *Plasmodiophora*, *Spongospora*... [46 espèces connues].

IV. CLASSIFICATION PHYLOGÉNÉTIQUE DES OOMYCÈTES ET TAXONS AFFINES (HÉTÉROCONTES = STRAMÉNOPILES)

Bien qu'ils aient une morphologie et un mode de vie très proches des Eumycètes, les Oomycètes ont été assez vite replacés près de certains groupes d'algues, au sein des Hétérocontes (= Straménopiles ou Chromistes ; Tableau I ; Förster *et al.*, 1990). D'autres taxons de champignons les y ont rejoints (Fig. 5 ; Leipe *et al.*, 1994 ; Hausner *et al.*, 2000 ; Dick, 2001a). Ils voisinent avec des taxons d'unicellulaires (Opalines, Bicosoécides) et certaines algues (ensemble monophylétique des Ochrophytes, ainsi nommé en raison de leur couleur générale, liée à leur richesse en fucoxanthine : Diatomées, Algues brunes ou Phéophytes, Xanthophytes...).

Næud C0 – **Hétérocontes** = **Straménopiles**. Quelques synapomorphies : (1) un appareil cinétique à deux flagelles dissemblables, qui leur vaut leur nom ("à poils différents" : sur les cellules mobiles, le flagelle postérieur est lisse et l'antérieur est couvert de poils tubulaires tripartites formant le mastigonème), (2) des réserves sous forme de β -1-3 glucanes peu polymérisés et donc solubles (laminarines, stockées dans des vacuoles), (3) des mitochondries à crêtes tubulaires (synapomorphie partagée avec les Alvéolobiontes, Fig. 3). Il existe donc d'importantes différences avec les Eumycètes (Tableau I). On discute encore pour savoir si l'acquisition des plastides ne se réalise qu'à l'apparition des Ochrophytes (Fig. 5) ou si elle se produit avant, à l'émergence des Hétérocontes : dans le second cas, l'existence d'un plaste (doté de quatre membranes et dérivant d'une algue rouge endosymbiotique) serait une synapomorphie des Hétérocontes (Yoon *et al.*, 2002) et les taxons de champignons hétérocontes l'auraient secondairement perdu. Ce point reste discuté, car l'arbre de la figure 5 n'est pas résolu ; sans doute la recherche de gènes d'origine plastidale (c'est-à-dire cyanobactérienne) dans le noyau des Oomycètes sera-t-elle déterminante de ce point de vue. Un gène de ce type au moins est connu (Van't Klooster *et al.*, 2000).

Næud C1 – **Oomycètes** = **Péronosporomycètes**, ce dernier terme étant préférable nomenclaturalement. Synapomorphie : l'oospore (spore diploïde issue d'un zygote plus ou moins enkysté). Trois ordres principaux (Dick *et al.*, 1999 ; Dick, 2001b) : les Saprolegniales (aquatiques, saprophytes ou zooparasites : *Saprolegnia*, *Achlya*..., probablement voisins des Sclérosporales, Leptomitales et Salilagénidiales), les Péronosporales (souvent aériens et phytoparasites : *Albugo*, *Pythium*, agents des mildious comme *Phytophthora*, *Plasmopara*... ; on distingue parfois les Pythiales à l'intérieur de ceux-ci) et aussi les Rhipidiales (Hudspeth *et al.*, 2000). [900 espèces connues, fossiles depuis le Carbonifère au moins].

Nœud C2 – **Hypochytridiomycètes** = **Hypochytridiomycètes**. Synapomorphie : perte du flagelle postérieur lisse (seul le flagelle antérieur, à mastigonèmes, subsiste). Petit taxon réduit à l'ordre des Hypochytriales, ressemblant morphologiquement à des Chytridiomycètes (Eumycètes, voir Fig. 6) par convergence évolutive (Van der Auwera *et al.*, 1995 ; Hausner *et al.*, 2000). [20 espèces connues].

Nœud C3 – **Labyrinthulomycètes** = **Labyrinthulidés** = **Hydromyxomycètes**. Synapomorphie : (1) unicellulaires amiboïdes, formant secondairement des réseaux de cellules (filoplasmodes ou réseaux ectoplasmiques) (2) pas de paroi (mais n'est-ce pas plutôt une apomorphie du taxon C3+C4 ?). Organismes marins (ex. : *Labyrinthula*) (Leipe *et al.*, 1994 ; Honda *et al.*, 1999). [40 espèces connues].

Nœud C4 – **Thraustochytridiomycètes**. Synapomorphie : paroi particulière faite d'écaillés de galactanes, sécrétées par le Golgi (Cavalier-Smith *et al.*, 1994 ; Honda *et al.*, 1999). [30 espèces connues].

Les nœuds C3 et C4 sont placés par Cavalier-Smith (2001) aux côtés de *Blastocystis*, un hétéroconte unicellulaire parasite des animaux, doté de paroi.

V. CLASSIFICATION PHYLOGÉNÉTIQUE DES EUMYCÈTES (= FUNGI)

Les Eumycètes, ou Fungi, sont parfois appelés "champignons vrais" en traduction de leur nom d'Eumycètes, car ils regroupent la plupart des champignons. Ils constituent un taxon-frère des Métazoaires (Wainrigh *et al.*, 1993 ; Baldauf & Palmer, 1993 ; Borchiellini *et al.*, 1998 ; Baldauf, 1999). Ils forment avec ceux-ci le taxon monophylétique des Opisthocoques, caractérisé par des cellules flagellées à flagelle unique et postérieur (ou pulselle, d'où leur nom signifiant "à flagelle postérieur") : les Opisthocoques divergeraient à la base de l'arbre évolutif des Eucaryotes, avec les Mycétozoaires (Simpson & Roger, 2002). Outre des synapomorphies moléculaires, les Eumycètes partagent notamment avec les

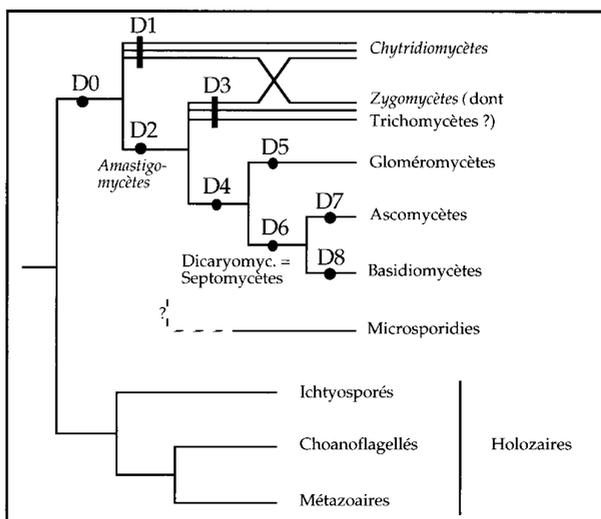


Fig. 6.- Arbre D. Arbre phylogénétique des Eumycètes = Fungi et des taxons voisins, dont les Ichtyosporés (les nœuds numérotés sont discutés dans le texte ; les deux taxons en italique sont peut-être polyphylétiques mais sont provisoirement maintenus ici par commodité).

Fig. 6.- Tree D. Phylogenetic tree of the Eumycetes = Fungi and related taxa, such as Ichtyosporaea (numbered nodes are analyzed in text; taxa in italics are probably polyphyletic but are maintained here for clarity).

Métazoaires la capacité de synthétiser de la chitine, le glycogène comme forme de réserve, des mitochondries à crêtes aplaties et où le tryptophane est représenté par le codon UGA.

Nœud D0 – Eumycètes = Fungi. Quelques synapomorphies : (1) acquisition d'une biosynthèse de la lysine (perdue chez les Opisthocontes, elle est réinventée par la voie biochimique de l' α -amino-adipate chez les Eumycètes), (2) acquisition d'une forme filamenteuse coenocytique et (3) d'une paroi chitino-callosique, liée à (4) la perte de la phagotrophie.

Nœud D1 – Chytridiomycètes. Organismes coenocytiques, conservant éventuellement des cellules flagellées et un centriole : ce caractère ancestral (plésiomorphe) ne suffit pas à en faire un taxon monophylétique (Jensen *et al.*, 1998) ; de plus, quelques pertes de flagelles ont eu lieu parmi les Chytridiomycètes (Nagahama *et al.*, 1995). On reconnaît quatre ordres (monophylie à préciser) : Chytridiales (dont Harpochytriales), comme *Synchytrium endobioticum*, Spizellomycétales, Néocallismaticales de la panse des ruminants et Monoblépharidales (peut-être paraphylétiques). Les Blastocladiales, cinquième ordre habituellement reconnu, se rattachent en fait aux Zygomycètes (nœud D3 : James *et al.*, 2000). Taxon peu étudié, morphologiquement et moléculairement, dont la classification reste mal connue. [800 espèces connues, fossiles depuis le Silurien au moins, voire au Précambrien].
Nœud D2 – Amastigomycètes. Synapomorphies : (1) perte du flagelle, associée à une disparition du centriole, remplacé par (2) un centre organisateur des microtubules placé contre ou dans la membrane nucléaire (*spindle pole body*), (3) cette perte correspondant probablement à l'adaptation au milieu terrestre. Monophylie rendue douteuse par la polyphylie probable des Zygomycètes (nœud D3).

Nœud D3 – Zygomycètes. Synapomorphie : la zygospore, spore issue de l'enkystement d'un zygote et subissant immédiatement la méiose (cycle entièrement haplophasique). Cependant, certains Chytridiomycètes (nœud D1) ont de telles zygospores, ce qui pose la question d'une réelle séparation entre ces deux taxons (voir Fig. 6 ; Nagahama *et al.*, 1995). Principaux ordres (monophylie douteuse) : Mucorales (*Mucor*, *Rhizopus*), Entomophthorales (*Entomophthora*), Zoopagales, Endogonales, Dimargaritales, Kickxellales. Les Blastocladiales (comme *Allomyces*, *Coelomomyces*), habituellement classées parmi les Chytridiomycètes, se situeraient parmi les Zygomycètes malgré la conservation d'un flagelle (James *et al.*, 2000) : il y aurait donc eu plusieurs pertes indépendantes des flagelles dans l'évolution des Eumycètes. En revanche, on exclut l'ancien ordre des Glomales (voir nœud D5). Taxon peu étudié, dont la classification sera probablement revue à l'aide de critères moléculaires (O'Donnell *et al.*, 2001 ; Voigt & Wöstemeyer, 2001). [700 espèces connues, fossiles depuis le Dévonien au moins].

Nœud D4 – Nœud sans synapomorphie autre que moléculaire. Certains auteurs ont postulé qu'une prédisposition à l'interaction mutualiste avec des plantes (mycorhizes) ou des algues (lichens) soit une synapomorphie de cet ensemble, pour autant dénommé Symbiomycètes (Schüßler *et al.*, 2001 ; Tehler *et al.*, 2000) ; de même, la production de spores végétatives nues, non incluses dans un sporocyste (conidiation thalliche ou blastique) est une possible synapomorphie ; mais la symbiose a pu s'établir et disparaître à plusieurs reprises et la conidiation existe dans d'autres taxons (il existe des conidies chez les Oomycètes, par exemple).

Nœud D5 – Gloméromycètes. Synapomorphies : (1) perte de la sexualité eucaryote classique (méiose/fécondation), (2) état mycorhizien obligatoire (champignon formant des endomycorhizes vésiculo-arbusculaires). Taxon récemment séparé des Zygomycètes

(autrefois réunis avec les Endogonales ou érigés en ordre des Glomales) et actuellement divisé en quatre ordres monophylétiques, aux signatures surtout moléculaires : Glomérales (= Glomales, comme *Glomus*), Archaéosporales (*Geosiphon*), Diversisporales (*Gigaspora*) et Paraglomérales (Redecker *et al.*, 2000 ; Schüßler *et al.*, 2001). [150 espèces connues, fossiles depuis le Dévonien au moins].

Nœud D6 – Septomycètes = Dikaryomycètes (ou Dikaryomycètes). Synapomorphies : (1) mycélium régulièrement cloisonné (= septé) par des cloisons ou septums ménageant un pore central, (2) fécondation limitée à une plasmogamie : les deux noyaux fécondants persistent en division synchrone, formant des dicaryons (et introduisant une dicaryophase dans le cycle ; la caryogamie précède immédiatement la méiose), (3) corps apical (Spitzenkörper) formé de vésicules à l'extrémité des hyphes en croissance. La capacité de certaines espèces à former, par l'accumulation d'hyphes, (4) des faux tissus ou plectenchymes est soit ancestrale, soit apparue à plusieurs reprises dans l'évolution de ce taxon. De même, (5) l'existence de phases levuriformes (= unicellulaires) dans le cycle peut être une synapomorphie, mais il n'est pas exclu qu'il s'agisse d'une convergence. Des travaux laissent supposer l'existence de groupes basaux, encore mal connus, au sein des Septomycètes (Vandenkoornhuysen *et al.*, 2002).

Nœud D7 – Ascomycètes. Synapomorphie : l'asque, tétra- ou méio-sporocyste issu d'une séquence caryogamie - méiose, avec différenciation des méiospores, les ascospores, à l'intérieur de la cellule-mère. [33 000 espèces connues, dont la majeure partie des Champignons imparfaits (> 15 000 espèces) et des Lichens (> 15 000 espèces), fossiles depuis le Silurien au moins]. Voir l'arbre E, Fig. 7.

Nœud D8 – Basidiomycètes. Synapomorphie : (1) la baside, tétrasporocyste issu d'une séquence caryogamie-méiose et portant ses méiospores, les basidiospores, à l'extérieur de la cellule-mère, (2) peut-être les incompatibilités sexuelles tétrapolaires (= gouvernées par deux locus), mais il est possible qu'elles émergent plus tardivement au sein de ce taxon et il existe de nombreuses réversions vers les incompatibilités bipolaires ou l'homothallisme. [14 000 espèces connues, fossiles probables au Carbonifère au moins]. Voir l'arbre F, Fig. 8.

Incertae sedis :

Les **Trichomycètes** sont un taxon de parasites d'Arthropodes qui a éclaté récemment : deux ordres classiquement rattachés, les Eccrinales et les Amoebidiales, appartiennent en fait aux Ichtyosporés (Fig. 3 et 6 ; White *et al.*, 2003), tandis que les deux autres, Asellariales et Harpellales, se placeraient au sein des Zygomycètes (Nagahama *et al.*, 1995 ; O'Donnell *et al.*, 1998 ; Tehler *et al.*, 2000). Ces deux derniers ordres (chacun monophylétique) seraient proches parents au sein des Zygomycètes, avec une synapomorphie, la présence de septums dans leurs hyphes (O'Donnell *et al.*, 1998) [200 espèces connues, fossiles depuis le Trias au moins].

Les **Microsporidies** (taxon de parasites intracellulaires obligatoires comme *Enterocytozoon*), autrefois placées parmi les "Protozoaires" ou les "Archéozoaires", ont été rapprochées des Mycètes sur la base de critères moléculaires et cellulaires (paroi chitineuse, modalités de la mitose ; Hirt *et al.*, 1999 ; Keeling *et al.*, 2000). Leur position reste incertaine au sein des Eumycètes ; une étude récente les exclut des Eumycètes (Tanabe *et al.*, 2002), mais suppose qu'elles pourraient en être un taxon-frère. Synapomorphies (liées à l'état parasitaire) : (1) mitochondries régressées en un mitosome ; (2) appareil d'extrusion (extrusome) dont la rupture violente assure l'entrée dans la cellule-hôte. [800 espèces connues, pas de fossile connu].

Les **Deutéromycètes = Champignons imparfaits**, ensemble d'Amastigomycètes sans méiose connue, sont clairement polyphylétiques (pertes multiples de la sexualité), souvent même au niveau ordinal : mais de nombreuses lignées n'ont pas encore de position phylogénétique claire et ce taxon est donc provisoirement conservé dans l'usage.

VI. CLASSIFICATION PHYLOGÉNÉTIQUE DES ASCOMYCÈTES

Ce taxon a vu ses subdivisions profondément remaniées ces dernières années, car l'apport des caractères moléculaires a montré que de nombreux caractères morphologiques (structure de l'asque, du sporophore, symbiose lichénique) résultent de pertes ou d'apparitions multiples au cours de l'évolution (convergence : Gargas *et al.*, 1995 ; Berbee *et al.*, 2000 ; Berbee & Taylor, 2001). Il est donc difficile de fonder morphologiquement la classification qui suit, quoique des correspondances partielles avec les taxons anciens existent (voir le glossaire). Notre synthèse est basée sur Eriksson *et al.*, 2001 (une remarquable synthèse disponible sur Internet) ; Berbee, 1998 ; Liu *et al.*, 1999 ; Berbee *et al.*, 2000 ; Berbee & Taylor, 2001 ; Lumbsch *et al.*, 2002 ; Tehler *et al.*, 2000, 2003 (ADN ribosomal, RNA polymérase II notamment). Noter que les anciens Hémiascomycètes *latu sensu*, regroupant les Archiascomycètes et les Saccharomycètes, sont paraphylétiques.

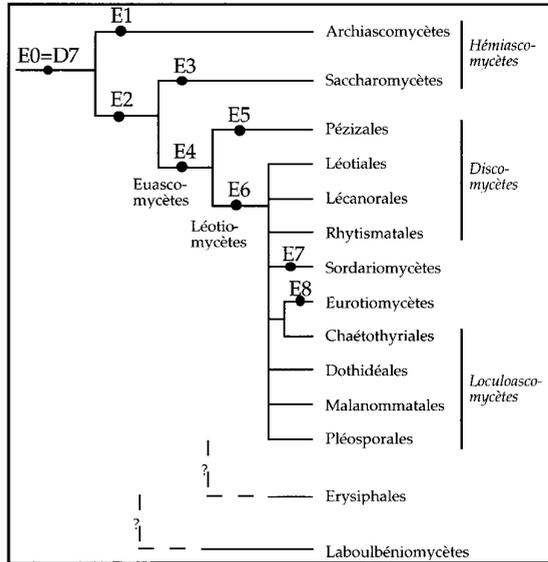


Fig. 7.- Arbre E. Arbre phylogénétique des Ascomycètes (les nœuds numérotés sont discutés dans le texte ; en italique, taxons polyphylétiques).

Fig. 7.- Tree E. Phylogenetic tree of the Ascomycetes (numbered nodes are analyzed in text; taxa in italics are polyphyletic).

Nœud E1 – Archiascomycètes = Taphrinomycètes, ce dernier terme étant préférable nomenclaturalement. Ensemble (possiblement paraphylétique ; Eriksson *et al.*, 2001 ; Tehler *et al.*, 2003) d'organismes le plus souvent levuriformes, mais parfois filamenteux, sans dicaryophase (sauf les Taphrinales) ni chitine dans la paroi (caractères partagés avec les Saccharomycètes). Les asques ne sont pas protégés dans un sporophore (caractère pléiomorphe). Ce taxon comprend : les Schizosaccharomycétales (*Schizosaccharomyces*), les Taphrinales (*Taphrina*) (Nishida & Sygiyama, 1994) mais aussi divers organismes comme les Néolectales (anciennement classées parmi les Discomycètes), les Protomycétales et *Pneumocystis*, un pathogène de l'Homme longtemps considéré comme un protozoaire (Edman *et al.*, 1988 ; on érige parfois les Pneumocystales). [150 espèces connues].

Nœud E3 – Saccharomycètes = Hémiascomycètes stricto sensu. Ensemble d'organismes levuriformes ou filamenteux, dont *Saccharomyces cerevisiae*. Les asques ne sont pas protégés dans un sporophore (caractère plésiomorphe), pas de dicaryophase ni de chitine dans la paroi (caractères partagés avec certains Archiascomycètes). Les Saccharomycètes sont peut-être un groupe-frère des Euascomycètes (nœud E4 ; Tehler *et al.*, 2003) [160 espèces connues].

Nœud E4 – Euascomycètes = Pézizomycètes. Synapomorphies : (1) asques protégés dans une structure plus ou moins charnue, le sporophore (donc capacité de fabriquer des faux tissus ; le sporophore ancestral serait une apothécie ; Gernandt *et al.*, 2001), (2) inclusions lipoprotéiques, dits corps de Woronin, autour du pore des septums (rôle dans la régulation des échanges ?), (3) génération dicaryophasique relativement réduite et nourrie par la génération haplophasique au sein du sporophore, (4) perte (fréquente, mais peut-être pas systématique) de la phase levuriforme dans le cycle de développement. [plus de 32 000 espèces connues, sans compter la majeure partie des espèces de Champignons imparfaits qui s'y rattachent en fait phylogénétiquement ; fossiles probables au Carbonifère au moins]. Ce taxon existait aussi dans les classifications phénétiques, où il était schématiquement divisé selon la forme du sporophore :

Fruct° ouverte (ascostroma), asque toujours bituniqué (à 2 parois) Loculoascomycètes
Fruct° close (cléistothèce), asques évanescents, sans éjection sporale active

Fruct° en bouteille (périthèce), éjection sporale généralement active Plectomycètes
Fruct° en coupe (apothécie), éjection sporale généralement active Pyrenomycètes
Fruct° en coupe (apothécie), éjection sporale généralement active Discomycètes

En outre, les Discomycètes incluait les Truffes (Tubérales, maintenant reclassées dans les Pézizales pour la plupart), à sporophore hypogé et dépourvues d'éjection sporale active. Ces divisions résistent inégalement à l'analyse phylogénétique, comme l'indiquent les nœuds suivants ; mais il convient de noter que divers taxons et espèces n'ont pas été analysés. La classification des Euascomycètes est loin d'être clarifiée et la monophylie de certains ordres cités ici n'est pas toujours acquise (mais non remise en question dans cette note).

Nœud E5 – Une partie des Discomycètes, les Pézizales (*Pyronema*, *Helvella*, *Morchella* (Morille), *Ascobolus*), occupe une position basale, tandis que d'autres ordres situés parmi les Léotiomycètes (nœud E6), comme les Léotiales (*Sclerotinia*, *Botrytis*), les Rhytismatales (*Rhytisma*, dont le Rythisme de l'Érable) et les Lécanorales (ou Lécanoromycètes, formant des lichens : *Lecanora*, *Peltigera*, *Parmelia*...) rendent les Discomycètes paraphylétiques (Gernandt *et al.*, 2001). Les Pézizales incluent actuellement les Tubérales (Truffes ascomycètes ; O'Donnell *et al.*, 1997). Les Dothidéales sont peut-être paraphylétiques (Tehler *et al.*, 2003)

Nœud E6 – Léotiomycètes : un large réseau encore non résolu (Fig. 7). On y remarque des taxons appartenant aux Discomycètes (Léotiales, Lécanorales) et aux Loculoascomycètes (Pléosporales, Dothidéales, Mélanommatales, Chaétothyriales ; ces derniers seraient peut-être un taxon-frère des Eurotiomycètes, nœud E8).

Nœud E7 – Sordariomycètes (= Pyrénomycètes, restreints aux espèces à asques unituniqués = à une seule paroi). Ils comprennent de nombreux ordres : Clavicipitales (*Claviceps*, l'Ergot de seigle), Diaporthales (*Cryphonectria*), Hypocréales (*Nectria*, *Fusarium*), Microascales (certains *Ceratocystis*), Ophiostomatales (certains *Ceratocystis*, dont l'agent de la maladie de l'Orme), Sordariales (dont *Neurospora*, *Sordaria*, *Podospora*), Xylariales

(*Xylaria*), Phyllachorales, peut-être Diatrypales, Polystigmatales, voire Arthoniales (Gargas *et al.*, 1995), etc.

Nœud E8 – **Eurotiomycètes** (= **Plectomycètes** en grande partie, mais excluant les Ophiostomales, Microascales, Méliolales, Conophorales, Erysiphales, etc., qui possèdent des cléistothèces et que certains auteurs plaçaient dans les Plectomycètes au sens ancien). Ils comprennent trois ordres monophylétiques (Geiser & LoBuglio, 2001) : Eurotiales (*Penicillium* = *Eurotium* pour partie, *Aspergillus*), Onygnéales (*Onygena*, *Coccioides*), Ascosphérales (*Emerascus*) dont Elaphomycétales. Les Eurotiomycètes auraient pour taxon-frère les Chaëtothyriales (Tehler *et al.*, 2000, 2003), auprès desquels Eriksson *et al.* (2001) rangent les Verrucariales (ordre comprenant des lichens comme *Verrucaria*).

Incertae sedis :

Les **Laboulbéniomycètes** (ectoparasites d'arthropodes) occupent une position inconnue, probablement parmi les Euascomycètes. Les théories qui en faisaient un "lien évolutif" avec les Rhodophytes (Algues rouges, Demoulin, 1985) sont définitivement abandonnées (Fig. 3). Divers groupes d'affinité incertaine y sont rapportés, comme les Spathulosporales (peut-être des Léotiomyces ?). [1 900 espèces connues, fossiles probables au Carbonifère au moins].

Les **Erysiphales** (phytoparasites à cléistothèces comme les *Oidium*), anciennement classées dans les Pyrénéo- ou les Plectomycètes selon les ouvrages, ont encore une position incertaine parmi les Euascomycètes. [450 espèces connues, fossiles très douteux dès le Carbonifère].

D'autres ordres demandent encore à être placés au sein des Euascomycètes, comme les Arthoniales, les Orbiliales... (voir Eriksson *et al.*, 2001, qui proposent des positions pour tous les groupes, sans prétendre à une approche phylogénétique cependant).

VII. CLASSIFICATION PHYLOGÉNÉTIQUE DES BASIDIOMYCÈTES

La classification de ce taxon a changé ces dernières années, grâce aux données moléculaires (ADN ribosomal surtout), complétées par la biochimie (pigments) et les caractères ultrastructuraux (pore des septums en particulier) quoique des homoplasies existent parmi ces derniers. Les divisions classiques telles que Hétérobasidiomycètes (à basides cloisonnées ou phragmobasides) et Homobasidiomycètes (à basides entières ou holobasides) perdent leur valeur, car l'holobaside pourrait être apparue à plusieurs reprises à partir de la phragmobaside (Weiß *et al.*, 2003). On distingue trois taxons monophylétiques, dont l'ordre d'apparition reste imprécis : selon des critères ultrastructuraux et moléculaires, toutefois, le nœud F1 (Fig. 8) serait un groupe-frère de l'ensemble des autres basidiomycètes (Swann & Taylor, 1995a,b,c ; Begerow *et al.*, 1997 ; Tehler *et al.*, 2003).

Nœud F1 = **Urédiniomycètes**. Phyto- myco- et zooparasites, fréquemment à stade levuri-forme, avec phragmobasides et des septums simples (deux caractères probablement plésiomorphes). Pas de synapomorphie autre que moléculaire (Swann & Taylor, 1995a,b,c), sauf peut-être la composition des polysaccharides pariétaux (dominée par le mannose et sans xylose). Diverses levures basidiomycètes sont à replacer dans ce groupement (comme certaines *Rhodotorula* ; Fell *et al.*, 2001). Ce taxon comprend les rouilles des classifications antérieures (Urédinales, phytoparasites comme *Puccinia*, *Melampsora*), avec deux lignées majeures probablement monophylétiques : (1) Urédinales + Platygléoéales

(*Eocronartium*) + Septobasidiales (parasites des cochenilles c o m m e *Septobasidium*), (2) Sporidiales (une partie des Levures basidiomycètes) + Microbotryales (Roux *et al.*, 1998 ; voir nœud F2) (Swann & Taylor, 1995a,b,c ; Swann *et al.*, 2001 ; Almaraz *et al.*, 2002). Autres ordres : Agaricostilbales, Atractiellales... (Swann *et al.*, 2001). [7 400 espèces connues, fossiles probables au Carbonifère au moins].

Nœud F2 =

Ustilaginomycètes. Phytoparasite, avec phragmobasides ou holobasides, à stade levuriforme fréquent et septums simples (deux caractères plésiomorphes). Synapomorphies possibles : (1) des modalités particulières d'interaction avec les cellules-hôtes (avec dépôt de produits d'exocytose, Bauer *et al.*, 1997 ; Begerow *et al.*, 1997), (2) une phase haploïde saprophyte et (3) la composition des polysaccharides pariétaux (dominée par le glucose et sans xylose). Des levures basidiomycètes sont à replacer dans ce groupement, comme certaines *Rhodotorula* (Fell *et al.*, 2001) : le genre *Rhodotorula* est donc à séparer entre Urédinio- et Ustilaginomycètes. Ce taxon reprend les charbons des classifications antérieures (Ustilaginales, comme *Ustilago maydis*, le Charbon du Maïs), mais émondés des Microbotryales : outre des différences moléculaires, ceux-ci n'ont ni la pénétration intracellulaire ni la composition pariétale des autres Ustilaginales et sont transférés dans les Urédinomyètes (nœud F1 ; Roux *et al.*, 1998). Trois lignées probablement monophylétiques : (1) Entorrhizales qui divergent en premier, (2) Ustilaginales + Urocystales (comme *Urocystis*) + quelques familles isolées, (3) Exobasidiales (*Exobasidium*, galle des rhododendrons) + Graphiolales + Doassansiales + Microstromatales + Tillétielles + Entylomatales + Georgefischériales (Begerow *et al.*, 1997, 2002 ; Bauer *et al.*, 2001). [Plus de 1 300 espèces connues, fossiles probables au Carbonifère au moins].

Nœud F3 = **Hyménomycètes.** Attention, sens élargi par rapport à l'acceptation traditionnelle (autrefois réduits au nœud F5). Par analogie avec les nœuds F1 et F2 dont les noms sont basés sur des taxons de rang inférieur, le terme d'**Agaricomycètes** conviendrait mieux mais n'est guère usité. Synapomorphies : (1) pore surmonté de dérivés du réticulum ("parenthèse"), (2) ultrastructure du *spindle pole body* sans sous-couches internes (à la différence des nœuds F1 et F2), (3) basides regroupées en couche ou zone fertile (hyménium), généralement portées sur un sporophore (caractère inconstant dans les taxons basaux d'Hyménomycètes, disparaissant secondairement chez les formes à sporophore hypogé),

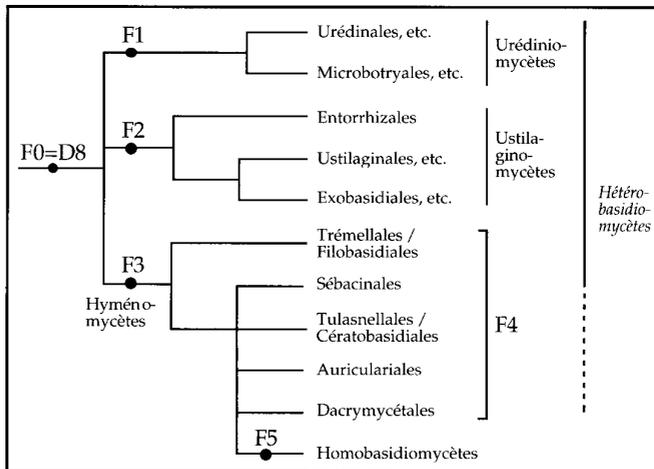


Fig. 8.- Arbre F. Arbre phylogénétique des Basidiomycètes (les nœuds et taxons numérotés sont discutés dans le texte ; en italique, taxons polyphylétiques).

Fig. 8.- Tree F. Phylogenetic tree of the Basidiomycetes (numbered nodes are analyzed in text; taxa in italics are polyphyletic).

(4) polysaccharides pariétaux comportant à la fois glucose, mannose et xylose, (5) le renflement des bordures du pore du septum ("dolipore") existe aussi dans les Entorrhizales (nœud F2), et constitue une synapomorphie discutable. Modes de vie très diversifiés. [Plus de 13 000 espèces connues, fossiles dès le Crétacé moyen au moins].

Cet ensemble recoupe les Hyménomycètes au sens classique, les Gastéromycètes et un ensemble d'ordres à basides souvent cloisonnées (formant le groupement F4 ci-dessous).

Groupement F4 – Ensemble paraphylétique, dont l'ordre d'émergence est mal résolu : les tentatives d'y dessiner des taxons monophylétiques (e.g. Wells & Bandoni, 2001) ne sont pas soutenues actuellement au-dessus des ordres. Les ordres concernés ont des sporophores souvent gélatineux, voire réduits (espèces autrefois regroupées dans les Gélomycètes, Protobasidiomycètes, etc.), et des basides souvent, mais pas toujours, cloisonnées : il y a donc là une partie des Hétérobasidiomycètes des classifications traditionnelles (Weiß & Oberwinckler, 2001 ; Weiß *et al.*, 2003). S'y ajoutent quelques espèces à basides entières (le genre *Geastrum* (Géastres) serait un taxon-frère des Sébacinales, par exemple, Weiß *et al.*, 2003). Ordres concernés : Dacrymycétales (*Dacrymyces*), Trémellales (*Tremella*) et les Filobasidiales proches ou confondues, l'ensemble Tulasnellales + Cératobasidiales (dont certains Rhizoctonias symbiotiques d'orchidées), Sébacinales (*Pyriformospora* et certains Rhizoctonias d'orchidées), Auriculariales (*Auricularia*, le Champignon chinois, *Exidia*). Certains ordres, comme le dernier, pourraient être polyphylétiques (Weiß & Oberwinckler, 2001 ; Weiß *et al.*, 2003). Des levures basidiomycètes sont à replacer dans ce groupement (comme certaines *Rhodotorula* et des *Cryptococcus* ; Fell *et al.*, 2001).

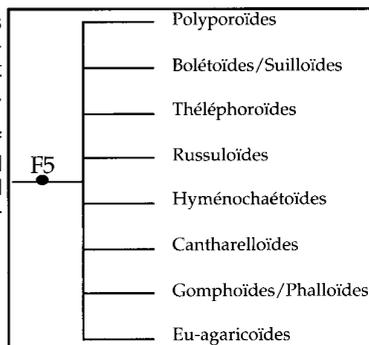
Nœud F5 – **Homobasidiomycètes**. Aucune synapomorphie propre à ce taxon : (1) l'acquisition de l'holobaside est une convergence avec certaines espèces du groupement F4, dont les homobasidiomycètes sont encore mal démêlés (Hibbett & Thorn, 2001 ; cf. taxons notés (h) dans l'analyse de l'arbre G), (2) la perte du stade levuriforme dans le cycle est acquise chez d'autres basidiomycètes du groupe F4.

VIII. VERS UNE PHYLOGÉNIE DES HOMOBASIDIOMYCÈTES ?

Les Homobasidiomycètes regroupent la majeure partie des espèces à basides entières et peut-être quelques-unes à basides cloisonnées (caractère plésiomorphe conservé par

Fig. 9.- Arbre G. Les huit clades reconnus au sein des Homobasidiomycètes, par l'analyse de l'ADN ribosomal nucléaire et mitochondrial (les nœuds sont discutés dans le texte, figure d'après Hibbett & Thorn, 2001).

Fig. 9.- Tree G. The eight clades of Homobasidiomycetes, as revealed by nuclear and mitochondrial ribosomal DNA analysis (numbered nodes are analyzed in text; taxa in italics are polyphyletic; modified from Hibbett & Thorn, 2001).



quelques lignées, cf. taxons notés (h) dans l'analyse de l'arbre G ; Fig. 9). Ils étaient traditionnellement subdivisés en trois taxons (Courtecuisse & Van Haluwyn, 1991 ; Courtecuisse, 2001) :

Hyménium nu au moins, expulsion active des basidiospores	Hyménomycètes
- Hyménium nu avant maturité, fructification à croissance souvent indéfinie	"Aphyllophorales" (= Aphyllophoromycetidae)
- Hyménium protégé avant maturité (lamelle), fructification à croissance définie	"Agaricales" (= Agaromycetidae)
Hyménium clos, pas d'expulsion active des basidiospores	"Gastéromycètes" (= Gastéromycetidae)

Ces subdivisions correspondent en grande partie à des convergences morphologiques et conservent seulement une valeur descriptive. Les caractères moléculaires ont montré que la structure du sporophore est sujette à des convergences au cours de l'évolution : l'hyménium clos et l'absence d'expulsion sporale des Gastéromycètes (vesses-de-loup par exemple) sont apparus à plusieurs reprises (Hibbett *et al.*, 1997 ; Krüger *et al.*, 2001) ; de même, le passage à des formes hypogées à hyménium clos (Gastéromycètes hypogés ou Truffes basidiomycètes) s'est opéré de façon répétée (*e.g.* Martin & Raccabruna ; 1999, Peintner *et al.*, 2001) et peut représenter un phénomène évolutif très récent (Bruns *et al.*, 1989). Enfin, les Aphyllophorales se mélangent indistinctement aux Agaricales, car les formes lamellées émergent de façon récurrente (Boidin *et al.*, 1998 ; Thorn *et al.*, 2000). Caractéristiques des spores et des parenthésomes, biochimie et mode de vie sont aussi sujets à de nombreuses homoplasies (Hibbett *et al.*, 2000 ; Hibbett & Thorn, 2001).

Beaucoup de familles, telles les Tricholomatacées (Moncalvo *et al.*, 2000), voire certains genres comme *Albatrellus* (Bruns *et al.*, 1998), paraissent polyphylétiques. Actuellement, les Homobasidiomycètes constituent un râteau de huit clades (Fig. 9 ; Hibbett & Thorn, 2001), dont un majeur (les Eu-agaricoïdes). La résolution de ce râteau pourrait venir de l'échantillonnage accru d'espèces des Tropiques et de l'hémisphère sud et de l'utilisation complémentaire d'autres gènes que l'ADN ribosomal, qui font actuellement défaut dans toutes les analyses.

Le détail des taxons est repris de Hibbett & Thorn (2001) (voir aussi Binder & Hibbett, 2002) :

(h) indique une famille à phragmobasides, dont la position par rapport au groupement F4 peut être discutée (famille polyphylétique ?),

(a) indique une famille autrefois classée dans les "Aphyllophorales",

(l) indique une famille autrefois classée dans les "Agaricales",

(g) indique une famille autrefois classée dans les "Gastéromycètes" (ou que les espèces concernées sont toutes hypogées, même si la famille est globalement classée ailleurs).

Polyporoïdes – ≈ 1 350 espèces décrites, toutes parmi les anciennes Aphyllophorales (ce taxon est celui dont la valeur est la plus faible dans les analyses statistiques). Incluent des espèces de Corticiacées (a), Ganodermatacées (a), Polyporacées (a), Sparassidacées (a) et Hydniacées (a) (Hibbett & Donoghue, 1995).

Théléphoroïdes – ≈ 240 espèces décrites, quasiment toutes mycorrhiziennes, dont aucune issue des Gastéromycètes (spores : anguleuses, globulaires, pigmentées et ornementées). Incluent des espèces de Théléphoracées (a) et peut-être de Bankeracées (a) (Hibbett *et al.*, 1997 ; Bruns *et al.*, 1998).

Russuloïdes – ≈ 1 000 espèces décrites (spores : hyalines et amyloïdes). Incluent les Russulacées (l) et des espèces d'Auriscalpiacées (a), Bondarzewiacées (a), Corticiacées (a), Echinodontiacées (a), Hériciacées (a), Lachnocladiacées (a), Polyporacées (a), Stereacées (a) et Astrogastralacées (g) (Hibbett *et al.*, 1997 ; Bruns *et al.*, 1998).

Hymenochaétoïdes – ≈ 630 espèces décrites, toutes parmi les anciennes Aphylophorales (parenthésomes imperforés). Incluent des Corticiacées (a), Hymenochaétacées (a) et Polyporacées (a).

Cantharelloïdes – ≈ 170 espèces décrites, presque toutes issues des Aphylophorales (parenthésomes imperforés, basides stichiques). Incluent des Cantharellacées (a), Clavariacées (a), Clavulinacées (a), Corticiacées (a), Hydnacées (a) et certaines Tulasnellacées (h) (Hibbett *et al.*, 1997 ; Pine *et al.*, 1999).

Gomphoïdes/Phalloïdes – ≈ 350 espèces décrites (spores verruqueuses et cyanophiles). Incluent des Clavariacées (a), Gomphacées (a), Gautiéracées (g), Cortinariacées (g), Hymenogastracées (g), Géastracées (g), Sphaérobolacées (g) et l'ensemble des Phallales (g) (Clathracées, Hystérangiacées, Phallacées et Protophallacées) (Hibbett *et al.*, 1997 ; Bruns *et al.*, 1998) ; un clade qui pourrait éclater avec les progrès de l'analyse du taxon 4 de l'arbre F (Fig. 8 ; Weiß *et al.*, 2003).

Boléroïdes/Suilloïdes – ≈ 840 espèces décrites. Incluent des espèces de Bolétacées (l), Sclérodermatacées (g), Paxillacées (l), Cortinariacées (g), Gomphidiacées (l), Coniophoracées (a), Hyménogastracées (g), Rhizopogonacées (g), Mélanogastracées (g) et Calostomatacées (g) (Hibbett *et al.*, 1997 ; Bruns *et al.*, 1998). Ce pourrait être un taxon-frère du suivant (Binder & Hibbett, 2002), avec un sporophore lamellé comme état plésiomorphe à l'origine des deux taxons.

Eu-agaricoïdes – ≈ 8 450 espèces décrites. Incluent des espèces d'Agaricacées (l), famille qui n'est pas monophylétique sans les Lycoperdacées (g) et les Tulostomatacées (g) (Krüger *et al.*, 2001). Incluent aussi des Amanitacées (l), Bolbitiacées (l), Coprinacées (l), Entolomatacées (l), Hygrophoracées (l) (une famille qui se placerait à la base de l'ensemble des autres Eu-agaricoïdes ; Bruns *et al.*, 1998 ; Binder & Hibbett, 2002), Paxillacées (l), Plutéacées (l), Strophariacées (l), Tricholomatacées (l), Clavariacées (a), Corticiacées (a), Dictyonématacées (a), Fistulinacées (a), Polyporacées (a), Schizophyllacées (a), Nidulariacées (g), Podaxacées (g) et certaines Cératobasidiacées (h). Moncalvo *et al.* (2000 et 2002) y reconnaissent 117 clades, mal résolus : il est donc trop tôt pour rendre compte de ce taxon, pourtant très analysé.

IX. CONCLUSION

À l'inverse d'autres lignées eucaryotes (Baldauf, 2003), on n'a encore guère découvert de nouveaux groupes de champignons par l'écologie moléculaire, qui analyse la diversité des échantillons environnementaux par l'étude de l'ADN. Tout au plus les champignons montrent-ils une diversité moléculaire inattendue parmi des groupes supposés connus (*e.g.* Selosse *et al.*, 2002). Toutefois, certains travaux suggèrent que l'inadéquation des amorces utilisées pour la polymérisation par PCR (Vandenkoornhuys *et al.*, 2002) cache les nouveaux groupes : de nouveaux taxons restent donc peut-être à découvrir. Les changements récents résultent surtout d'une réaffectation de taxons anciennement connus à de nouvelles lignées. L'ordonnement de la classification phylogénétique est encore à peaufiner : dans l'avenir, l'ajout de nouveaux taxons, surtout issus des régions tropicales encore peu échantillonnées, et l'utilisation de nouveaux gènes conduiront sans doute à de profonds

remaniements (les auteurs essaieront, dans les années à venir, de mettre en ligne une mise à jour de cet article sur le site Internet de la Société Botanique de France³). Le retour sur les caractères morphologiques ou écologiques, à partir des phylogénies obtenues, conduira sans doute à des travaux éclairants sur l'évolution adaptative des champignons. D'ores et déjà, on doit noter avec plaisir combien l'avènement des phylogénies moléculaires, en générant un regain d'intérêt pour les organismes et leur systématique, a été une chance pour la systématique des champignons.

En même temps, l'approche phylogénétique a sonné le glas des champignons en tant que taxon, car ceux-ci ne sont pas monophylétiques. Qu'en reste-t-il maintenant ? Il nous semble raisonnable, dans l'avenir, de limiter les champignons aux eucaryotes hétérotrophes filamenteux et dotés d'une paroi, ce qui empêche la phagocytose et impose de se nourrir par absorbotrophie, voire exodigestion. Cette définition exclut d'emblée les organismes amiboïdes, dépourvus de paroi, et recouvre deux ou trois lignées indépendantes : les Eumycètes et les Oomycètes, voire certains Ichtyosporés. Cette morphologie et ce mode d'alimentation sont donc apparus à plusieurs reprises dans l'évolution des Eucaryotes. Les champignons représentent un ensemble d'organismes partageant une stratégie trophique et écologique semblable : ce terme, sans valeur phylogénétique, recouvre donc un constat de ressemblance, qui justifie largement d'étudier ces organismes ensemble.

ANNEXE : GLOSSAIRE

Ce glossaire explicite par ordre alphabétique les termes techniques et ceux portant à discussion, c'est-à-dire ceux que nous suggérons d'abandonner ou d'utiliser dans un sens particulier lorsqu'il existe diverses acceptions. Les termes à abandonner dans une classification phylogénétique, du moins en tant que noms de taxons, sont portés en italique : mais on peut utiliser à la rigueur ce mot pour caractériser un groupe artificiel d'organismes, apparus par convergence et partageant une caractéristique donnée. Les phanérogamistes ont l'habitude de tels regroupements non systématiques, lorsqu'ils parlent de xérophytes ou d'halophytes...

Absorbotrophie (ou **nutrition absorptive**, voire osmotrophie, mais ce terme est inexact, car le flux de nutriment n'est pas guidé par un gradient osmotique) : stratégie alimentaire hétérotrophe, qui s'oppose à la phagotrophie. Les aliments ne sont pas digérés dans la cellule, mais pris en charge par des transporteurs au niveau du plasmalemme. Ceci implique soit l'existence des petites molécules dans le milieu, soit la sécrétion d'enzymes lytiques assurant une digestion extracellulaire (exo-enzymes). Cette stratégie est bien sûr imposée aux hétérotrophes dotés d'une paroi, donc incapables de phagocytose.

Agonomycètes : synonyme de "*Mycelia sterilia*" ; voir Deutéromycètes.

Amastigomycètes : Eumycètes sans flagelles (Fig. 6) ; taxon à la monophylie incertaine, car celle des Zygomycètes l'est aussi (voir partie V). Conservé ici, tout comme le groupe des Zygomycètes, pour des raisons pratiques, peut-être à titre provisoire.

Amibes : organismes eucaryotes généralement unicellulaires, phagotrophes et sans paroi, se déplaçant par des mouvements d'expansion-rétraction cellulaire (pseudopodes). De très nombreux taxons affectent ce mode de déplacement, qui n'a aucune valeur systématique et semble plésiomorphe au sein des Eucaryotes.

Apomorphie : voir Synapomorphie.

Blastomycètes : voir Deutéromycètes.

Champignons : au sens large, ensemble des

³ <http://www.bium.univ-paris5.fr/sbf/>

organismes traités par les mycologues et donc dans cet article (Fig. 3). Polyphylétique, ce taxon comprend plusieurs lignées évolutives. Même en le limitant aux organismes filamenteux, hétérotrophes et dotés d'une paroi (nutrition par absorbotrophie), il reste constitué de deux lignées : Eumycètes et Oomycètes + Hypochytridiomycètes (Hétérocontes) ; il traduit une convergence évolutive. Au sens très strict, on peut le réserver aux Eumycètes = Fungi, parfois appelé pour cette raison "Champignons vrais".

Champignons imparfaits : voir Deutéromycètes.

Chromista : au sens large, regroupe les Oomycètes avec les Chromophytes. Les Chromophytes sont un taxon polyphylétique d'organismes photosynthétiques (Hétérocontes photosynthétiques (Fig. 5), Dinophytes, Cryptophytes, Haptophytes, voire certains Choanoflagellés), donc les Chromista sont également polyphylétiques. Au sens strict, regroupe tous les Hétérocontes avec les Cryptophytes et les Haptophytes ; on pourrait le tolérer sous cette forme si la preuve était faite de la monophylie de ce regroupement, une possibilité qui est actuellement encore discutée (Yoon *et al.*, 2002).

Coelomycètes : voir Deutéromycètes.

Convergence : voir Homoplasie.

Conidie : spore asexuée issue de mitose, nue (c'est-à-dire non protégée dans un sporocyste).

Cryptogames : organismes "à noces cachées", c'est-à-dire n'appartenant pas aux Phanérogames. Comme "Thallophyte", c'est un terme "poubelle" qui recouvre des entités végétales de différentes origines. À proscrire, tandis que les "Phanérogames", monophylétiques, peuvent être retenus.

Deutéromycètes : Septomycètes à reproduction purement asexuée, sans méiose (synonymes : **Champignons imparfaits**, **Champignons mitotiques**). En fait, tous sont des Asco- ou Basidiomycètes (voire quelques Zygomycètes) ; il s'agit donc d'un ensemble polyphylétique et redondant. On ne peut l'utiliser que pour qualifier de façon pratique une stratégie de reproduction (voire d'évolution) purement mitotique, usage sans prétention systématique donc. On distinguait des catégories elles aussi polyphylétiques et donc rejetables :

1. les Deutéromycètes à mycélium formé d'hyphes et spores asexuées produites dans des sporocarpes : *Coelomycètes*,
2. les Deutéromycètes à mycélium formé d'hyphes et conidies nues : *Hyphomycètes*,
3. les Deutéromycètes à mycélium formé d'hyphes mais sans conidies (propagation par croissance végétative exclusivement) : *Mycelia sterilia* ou *Agonomycètes*,
4. les Deutéromycètes à mycélium levuriforme : *Blastomycètes*.

Discomycètes : subdivision polyphylétique des Euscomycètes ; dans les systèmes phénétiques, ce taxon était fondé sur la possession de sporophores en coupe (apothécies), voire secondairement hypogés (Truffes). Voir Fig. 7.

Flagellés : organismes eucaryotes unicellulaires dotés d'un ou plusieurs flagelle(s). De nombreux taxons indépendants (comme les Oomycètes et les Chytridiomycètes) affectent ce mode de locomotion, qui n'a donc aucune valeur systématique.

Gélimycètes : Basidiomycètes à phragmobasides et sporophore gélatineux ; voir Hétérobasidiomycètes.

Gastéromycètes : taxon polyphylétique d'Eumycètes, défini sur la base d'un hyménium clos et massif (gléba), par exemple la Vesse de loup. Cette morphologie, maximisant la protection des spores et souvent accompagnée de la perte des stérigmates est apparue à plusieurs reprises parmi les Hyménomycètes, auxquels les lignées de ce taxon doivent être incluses. À la limite, les Gastéromycètes authentiques peuvent être réduites aux seules Phallales (seul ordre monophylétique de ce groupe).

Hémiascomycètes : dans la définition ancienne, tous les Ascomycètes n'appartenant pas aux Euscomycètes. Cette définition "poubelle", paraphylétique, est à proscrire. Au sens moderne, on en exclut les Archiascomycètes afin d'établir un taxon plus probablement monophylétique.

Hétérobasidiomycètes (= *Phragmobasidiomycètes* ou *Hémibasidiomycètes*) : Basidiomycètes à basides cloisonnées (dont les rouilles et les charbons). Taxon poubelle, paraphylétique dans tous les cas, à proscrire, mais dont l'usage risque de perdurer... Voir Homobasidiomycètes et Fig. 8. Les subdivisions Protobasidiomycètes, Gélimycètes, etc.

sont à exclure aussi.

Holobaside : baside entière, par opposition aux divers types de phragmobasides (basides cloisonnées, voir ce mot). C'est une apomorphie dans l'évolution des Basidiomycètes (la phragmobaside est une plésiomorphie), qui définit les Homobasidiomycètes (voir ce mot). On discute cependant encore pour savoir si elle est apparue une seule ou plusieurs fois et si des réversions vers la phragmobaside ne se sont pas produites.

Homobasidiomycètes (= **Holobasidiomycètes**) : Basidiomycètes à basides entières (holobaside). Taxon peut-être polyphylétique car la baside entière semblerait apparue, voire disparue, à plusieurs reprises, mais conservé provisoirement en y incluant quelques espèces à phragmobasides. Voir Hétérobasidiomycètes.

Homoplasie : ressemblance liée à une apparition indépendante du même caractère dans deux lignées. L'homoplasie peut avoir deux origines :

- soit c'est une convergence vraie : apparition indépendante du même caractère dans deux lignées (conidies des Oomycètes et des Septomycètes, par exemple),

- soit elle résulte d'une réversion, c'est-à-dire d'un bégalement de l'évolution : une lignée ré-invente un état du caractère présent chez ses ancêtres lointains, mais que ses ancêtres directs ont perdu. Elle peut alors ressembler à d'autres descendants de ces ancêtres lointains, qui avaient conservé cet état du caractère. La diploïdie de *Saccharomyces cerevisiae* est probablement une réversion, puisque la diplophase semble perdue chez l'ancêtre des Amastigomycètes.

Hyphomycètes : voir Deutéromycètes.

Inférieur : on ne devrait jamais qualifier un taxon d'inférieur (éviter "végétaux inférieurs", "champignons inférieurs"...). Même si les taxons ainsi qualifiés sont moins complexes ou appartiennent à des lignées individualisées plus anciennement, ils ne sont ni moins adaptés à leur milieu de vie ni moins "évolués". Au contraire, ils possèdent aussi certaines apomorphies.

Levure : champignon unicellulaire (stratégie écologique convergente avec celle des bactéries unicellulaires). De nombreuses lignées de Septomycètes (et pas seulement des

Ascomycètes) possèdent cette morphologie dérivée, par suite d'une dissociation des cellules lors de la formation du septum (voir ce mot). Ensemble polyphylétique ; le terme n'a donc aucune valeur dans une classification phylogénétique, mais garde une valeur descriptive.

Lichens : organismes chimériques, formés d'algues vertes, voire de cyanobactéries, et de champignons en association symbiotique. Ces champignons (le nom du lichen est en fait celui du champignon) sont des Basidiomycètes ou, dans 95% des cas, des Ascomycètes. Terme descriptif sans valeur phylogénétique (l'état lichénique est apparu au moins cinq fois dans l'évolution des Septomycètes).

Loculoascomycètes : subdivision polyphylétique des Euascomycètes ; dans les systèmes phénétiques, ce taxon était fondé sur la possession de sporophores ouverts (ascostroma) et d'asques toujours bituniqués (c'est-à-dire à deux parois). Voir Fig. 7.

Mastigomycètes : synonyme de Phycomycètes, voir ce mot.

Monophylétique : se dit d'un taxon défini sur une ou plusieurs apomorphie(s) (voir paragraphe B dans l'Introduction de l'article et Fig. 2). Il contient tous les descendants d'un ancêtre commun et eux seuls (et peut être défini par ce seul ancêtre).

Myxomycètes : taxon aux dimensions variables selon les auteurs, même dans les classifications phylogénétiques. Il comporte des organismes amiboïdes formant un plasmode (vrai ou pseudoplasmode) à un stade du développement. Initialement réunis aux champignons, car ces organismes ont une étape de sporulation végétative macroscopique, ils sont maintenant divisés en plusieurs lignées (Fig. 4, voir aussi les Labyrinthulomycètes dans les Hétérocontes, Fig. 5). Il existe un taxon des Myxomycètes émondé, pour lequel on préfère le nom de Mycétozoaires (voir texte).

Nœud : dans un arbre phylogénétique, point où se situe schématiquement un ancêtre commun. Les branches qui partent d'un nœud gardent les apomorphies en l'absence de transformations nouvelles. L'ensemble de ces lignées constitue par définition un groupe monophylétique.

Paraphylétique : se dit d'un taxon défini sur

une ou plusieurs plésiomorphie(s) (voir paragraphe B dans l'Introduction de l'article et Fig. 2). Il réunit des organismes ayant un ancêtre commun, mais ne contient pas tous les descendants de cet ancêtre commun. Taxon rejeté dans une classification phylogénétique.

Phragmobaside : baside cloisonnée, par opposition à l'holobaside (voir ce mot). Le cloisonnement peut être longitudinal, transversal ou situé au niveau des stérigmates. État probablement plésiomorphe chez les Basidiomycètes (définissant le taxon paraphylétique des Hétérobasidiomycètes, voir ce mot), mais il existe peut-être des réversions dans l'évolution de l'holobaside.

Phycomycètes (ou *Mastigomycètes*) : "champignons algues", c'est-à-dire à cellules flagellées à un stade du cycle. Regroupant autrefois les Oomycètes et Hyphochytridiomycètes (Hétérocontes) aux Chytridiomycètes (Eumycètes), ce taxon est polyphylétique et à proscrire (voir "Siphomycètes", dont c'est un sous-groupe).

Plasmode : ensemble de noyaux réunis dans un seul cytoplasme amiboïde ; c'est un syncytium ou coenocyte. Dans un pseudoplasmode, comme chez *Dictyostelium*, les noyaux sont encore séparés entre eux par des membranes plasmiques : ce sont des cellules agrégées entre elles.

Plectomycètes : terme désignant, dans les classifications phénétiques, les Euascomycètes à sporophores clos (cléistothèces) et asques sans éjection sporale active ; taxon d'envergure variable selon les auteurs, il est certainement polyphylétique dans sa définition la plus large. Partiellement maintenu, on préférera le nouveau terme Eurotiomycètes, nomenclaturalement plus correct (Fig. 7).

Plésiomorphie : caractère ancestral, encore dit primitif (voir paragraphe B dans l'Introduction de l'article et Fig. 2).

Polyphylétique : se dit d'un taxon défini sur une ou plusieurs homoplasie(s) (voir paragraphe B dans l'Introduction de l'article et Fig. 2). Il contient des lignées évolutives indépendantes, issues d'ancêtres distincts. Rejeté dans une classification phylogénétique.

Protistes (= *Protoctistes*) : organismes eucaryotes, à l'exception des champignons, des animaux et des végétaux verts. "Règne" défini à l'époque où on individualisait trois autres

"règnes" pour les champignons, les animaux et les végétaux verts. Il avait l'intérêt de réunir Protophytes et Protozoaires, qui ne constituent pas des taxons disjoints, et d'y relier des pluricellulaires (dont les Algues rouges et brunes). C'est néanmoins un groupe polyphylétique, d'envergure souvent variable selon les auteurs.

Protobasidiomycètes : voir Hétérobasidiomycètes.

Pseudoplasmode : voir Plasmode.

Pyrenomycètes : terme désignant, dans les classifications phénétiques, les Euascomycètes dont les asques sont protégés dans une structure en forme de bouteille (périthèces) ; taxon d'envergure variable selon les auteurs, polyphylétique dans sa définition la plus large. Partiellement maintenu, on préférera le nouveau terme Sordariomycètes, nomenclaturalement plus correct (Fig. 7).

Rhizoctonia : genre de champignons imparfaits pathogènes et formant des sclérotés. Comme certains symbiontes d'orchidées s'y rattachent, le terme a fini par englober toutes les espèces associées aux orchidées. Terme confus, à éviter.

Réversion : voir Homoplasie.

Septum : cloison régulièrement formée lors de la croissance des hyphes (et non pas seulement lors des phénomènes de retrait cytoplasmique dans les parties âgées des hyphes). Elle comprend un pore central permettant la communication intercellulaire, dont l'ornementation est un critère systématique important. C'est une synapomorphie des Septomycètes = Dicaryomycètes.

Schizomycètes : ancien nom donné aux bactéries par les auteurs les rapprochant des champignons. À éviter.

Siphomycètes (= *Siphonomycètes*) : "champignons à siphon", c'est-à-dire à hyphes coenocytiques, dépourvus de cloisons. Regroupant autrefois certains Hétérocontes à des Eumycètes comme les Chytridiomycètes et les Zygomycètes, ce taxon est polyphylétique (voir "Phycomycètes").

Spindle pole body : terme anglo-saxon (corps polaire du fuseau [de division nucléaire]) désignant, chez les Amastigomycètes, le centre organisateur des microtubules (homologue du centriole).

Sporophore : appareil sporifère incluant, en

plus des cellules fertiles (spores), des tissus stériles plus ou moins développés. Le sporophore est probablement apparu plusieurs fois, par convergence, chez les Septomycètes. Synonymes : carpophore, fructification (ces deux termes sont parfois rejetés car renvoyant étymologiquement au fruit, qui n'est pas homologue au sporophore), voire ascome ou basidiome pour les Asco- et Basidiomycètes respectivement.

Stichique : se dit d'une baside où l'axe des divisions nucléaires est parallèle à l'allongement de la baside.

Supérieur : voir "Inférieur", qui s'y oppose.

Synapomorphie : une apomorphie est un caractère dérivé, encore dit évolué (voir paragraphe B dans l'Introduction de l'article et Fig. 2). On parle de synapomorphie quand une apomorphie est partagée par plusieurs taxons.

Taxon : tout groupe d'organismes reconnu et nommé par les taxonomistes, sans indication de niveau hiérarchique dans la classification (espèce, ordre, famille, classe, etc.). Pluriel : taxa ou plutôt taxons, si l'on francise le mot.

Téliomycètes : taxon de Basidiomycètes désignant les champignons pourvus d'une probaside généralement enkystée, la téliospore

englobe ainsi à la fois des Urédiniomycètes et des Ustilagino-mycètes (parfois, englobe seulement les Urédiniomycètes). À exclure au moins tant que l'arbre des Basidiomycètes n'est pas résolu (Fig. 8).

Thallophytes : organismes non dotés d'un axe dressé ou cormus, mais d'un thalle. Terme poubelle regroupant, sous la plume des botanistes souvent, des unicellulaires et divers pluricellulaires (algues et champignons) : le thalle qui les définit n'a donc aucune unité de structure ou d'origine (il est défini négativement, c'est en quelque sorte un caractère plésiomorphe). Terme à proscrire donc.

Trichomycètes : champignons vivant à l'extrémité rectale du tube digestif d'arthropodes. Ce taxon comporte deux lignées convergentes par la morphologie (d'ailleurs fort simple ; évolution régressive) : l'un appartient aux Ichtyosporés (Fig. 3 et 6) et l'autre aux Zygomycètes.

Truffes : au sens large, ensemble des Euascomycètes (voire aussi des Basidiomycètes, par extension) à sporophore hypogé : ce sens large est polyphylétique. Au sens strict, équivalent français du genre *Tuber*, qui semble monophylétique.

Remerciements — Les auteurs tiennent à remercier de leur aide l'ensemble des membres du Réseau de mycologie, ainsi que M. Berbee, B. Buyck, M. Gardes, D. Hibbett, M.-F. Roquebert, P. Selosse et M. Weiß pour leur aide dans les recherches bibliographiques. Ils sont particulièrement reconnaissants à R. Courtecuisse de sa relecture attentive de cette synthèse et de ses utiles ajouts.

BIBLIOGRAPHIE

- Almaraz T., C. Roux, T. Maumont & G. Durrieu, 2002.- Phylogenetic relationships among smut fungi parasitizing Dicotyledons based on ITS sequences analysis. *Mycol. Res.*, **106**, 541-548.
- Baldauf S.L., 1999.- A search for the origins of animals and fungi: comparing and combining molecular data. *Am. Nat.*, **154**, S178-S188.
- Baldauf S.L., 2003.- The deep roots of eukaryotes. *Science*, **300**, 1703-1706.
- Baldauf S.L. & W.F. Doolittle, 1997.- Origin and evolution of the slime molds (Mycetozoa). *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **94**, 12007-12012.
- Baldauf S.L. & J.D. Palmer, 1993.- Animal and fungi are each other's closest relatives: congruent evidence from multiple proteins. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **90**, 11558-11562.
- Baldauf S.L., A.J. Roger, I. Wnek-Siefert & W.F. Doolittle, 2000.- A kingdom-level phylogeny of eukaryotes based on combined protein data. *Science*, **290**, 972-977.
- Baptiste E., H. Brinkmann, J.A. Lee, D.V. Moore, C.W. Sensen, P. Gordon, L. Duruffe, T. Gaasterland, P. Lopez, M. Muller & H. Philippe, 2002.- The analysis of 100 genes supports the grouping of three highly divergent amoebae: *Dictyostelium*, *Entamoeba*, and *Mastigamoeba*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **99**, 1414-1419.
- Bauer R., D. Begerow, F. Oberwinkler, M. Piepenbring & M.L. Berbee, 2001.- Ustilaginomycetes. In: *The Mycota*, VII B, *Systematics and Evolution*. D.J. McLaughlin, E.G. McLaughlin & P.A. Lemke (eds), Springer-Verlag, Berlin, 57-84.

- Bauer R., F. Oberwinkler & K. Vánky, 1997.- Ultrastructural markers and systematics in smut fungi and allied taxa. *Can. J. Bot.*, **73**, 867-883.
- Begerow D., R. Bauer & F. Oberwinkler, 1997.- Phylogenetic studies on nuclear large subunit ribosomal DNA sequences of smut fungi and related taxa. 1997. *Can. J. Bot.*, **75**, 2045-2056.
- Begerow D., M. Lutz & F. Oberwinkler, 2002.- Implications of molecular characters for the phylogeny of the genus *Entyloma*. *Mycol. Res.*, **106**, 1392-1399.
- Berbee M.L., 1998.- Loculoascomycete origins and evolution of filamentous ascomycete morphology based on 18S rRNA gene sequence data. *Mol. Biol. Evol.*, **13**, 462-470.
- Berbee M.L., D.A. Carmean & K. Winka, 2000.- Ribosomal DNA and resolution of branching order among the Ascomycotina: how many nucleotides are enough? *Mol. Phyl. Evol.*, **17**, 337-344.
- Berbee M.L. & J.W. Taylor, 2001.- Fungal molecular evolution: Gene trees and geologic time. In: *The Mycota VII B, Systematics and Evolution*. D.J. McLaughlin, E.G. McLaughlin & P.A. Lemke (eds), Springer-Verlag, Berlin, 229-245.
- Binder M. & D.S. Hibbett, 2002.- Higher level phylogenetic relationships of homobasidiomycetes inferred from four rDNA regions. *Mol. Phyl. Evol.*, **22**, 76-90.
- Boidin J., J. Mugnier & R. Canales, 1998.- Taxonomie moléculaire des Aphylophorales. *Mycotaxon*, **66**, 445-491.
- Borchiellini C., N. Boury-Esnault, J. Vacelet & Y.L. Parco, 1998.- Phylogenetic analysis of the Hsp70 sequences reveals the monophyly of Metazoa and specific phylogenetic relationships between animals and fungi. *Mol. Biol. Evol.*, **15**, 647-655.
- Bridge P., 2002.- The history and application of molecular mycology. *Mycologist*, **16**, 90-99
- Bruns T.D., R. Fogel, T.J. White & J.D. Palmer, 1989.- Accelerated evolution of a false truffle from a mushroom ancestor. *Nature*, **339**, 140-142.
- Bruns T.D., T.M. Szaro, M. Gardes, K.W. Cullings, J.J. Pan, D.L. Taylor, T.R. Horton, A. Kretzer, M. Garbelotto & Y. Li, 1998.- A sequence database for the identification of ectomycorrhizal basidiomycetes by phylogenetic analysis. *Mol. Ecol.*, **8**, 257-272.
- Bulman S.R., S.F. Kuhn, J.W. Marshall & E. Schnepf, 2001.- A phylogenetic analysis of the SSU rRNA from members of the Plasmodiophorida and Phagomyxida. *Protist*, **152**, 43-51.
- Burki F., C. Berney & J. Pawlowski, 2002.- Phylogenetic position of *Gromia oviformis* Dujardin inferred from nuclear-encoded small subunit ribosomal DNA. *Protist*, **153**, 251-60.
- Cavaliere-Smith T., 2001.- What are fungi? In: *The Mycota VII A, Systematics and Evolution*. D.J. McLaughlin, E.G. McLaughlin & P.A. Lemke (eds), Springer-Verlag, Berlin, 3-37.
- Cavaliere-Smith T., M.T.E.P. Allsop & E.E. Chao, 1994.- Thraustochytrids are chromists, not fungi: 18S rRNA signatures of Heterokonta. *Philos. Trans. Roy. Soc. Lond.*, ser. B, **339**, 139-146.
- Courtecuisse R., 2001.- Définition et systématique actuelles du règne fongique. *Bull. Sem. Soc. Mycol. Nord*, **69**, 3-31.
- Courtecuisse R. & C. Van Haluwyn, 1991.- La classification des champignons. *Bull. Sem. Soc. Mycol. Nord*, **49-50**, 3-82.
- Crantz H.N., 1766.- *Institutiones Rei Herbariae*. Kraus Praefatio, Vienne.
- Darlu P. & P. Tassy, 1993.- *La reconstitution phylogénétique*. Masson, Paris, 245 p.
- Demoulin V., 1985.- The red alga - higher fungi phylogenetic link: the last ten years. *Biosystems*, **18**, 347-356.
- Dick M.W., 2001a.- *Straminipilous fungi*. Kluwers Academic Publishers, Dordrecht, XV + 670 p.
- Dick M.W., 2001b.- The Peronosporomycetes. In: *The Mycota VII A, Systematics and Evolution*. D.J. McLaughlin, E.G. McLaughlin & P.A. Lemke (eds), Springer-Verlag, Berlin, 39-72.
- Dick M.W., M.C. Vick, J.G. Gibbins, T.A. Hedderson & C.C. Lopez Lastra, 1999.- 18S rDNA for species of *Leptolegnia* and other Peronosporomycetes: justification of the subclass taxa Saprolegniomycetidae and Peronosporomycetidae and division of the Saprolegniaceae *sensu lato* in Leptolegniaceae and Saprolegniaceae. *Mycol. Res.*, **103**, 1119-1125.
- Down G., 2002.- Fungal families trees - finding relationships from molecular data. *Mycologist*, **16**, 51-58.
- Duncan J. & D. Cooke, 2002.- Identifying, diagnosing and detecting *Phytophthora* by molecular methods. *Mycologist*, **16**, 59-66.
- Durrieu G., 2002.- Faut-il avoir peur de la biologie moléculaire ? *Lettre de la SMF*, **1**, 4-5.
- Edman J.C., J.A. Kovacs, H. Masur, D.V. Santi, H.J. Elwood & M.L. Sogin, 1988.- Ribosomal RNA sequence shows *Pneumocystis carinii* to be a member of the fungi. *Nature*, **334**, 519-522.
- Eriksson O.E., H.-O. Baral, R.S. Currah, K. Hansen, C.P. Kurtzman, G. Rambold & T. Laessoe, 2001.- Outline of *Mycota*. *Myconet*, **7**, 1-88 (<http://www.umu.se/myconet/Myconet.html>).
- Fell J.W., T. Boekhout, A. Fonseca & J.P. Sampaio, 2001.- Basidiomycetous yeasts. In: *The Mycota VII B, Systematics and Evolution*. D.J. McLaughlin, E.G. McLaughlin & P.A. Lemke (eds), Springer-Verlag, Berlin, 3-35.
- Förster H., M.D. Coffey, H. Elwood & M.L. Sogin, 1990.- Sequence analysis of the small subunit ribosomal RNA of three zoosporic fungi and implications for fungal evolution. *Mycologia*, **82**, 306-312.
- Gargas A., P.T. Depriest, M. Grube & A. Tehler, 1995.- Multiple origins of lichen symbioses in fungi suggested by SSU rDNA phylogeny. *Science*, **268**, 1492-1495.
- Geiser D.M. & K.F. LoBuglio, 2001.- The monophyletic Plectomycetes: Ascospaeriales, Onygenales, Eurotiales. In: *The Mycota VIIA, Systematics and Evolution*. D.J. McLaughlin, E.G. McLaughlin & P.A. Lemke (eds), Springer-Verlag, Berlin, 201-219.
- Germandt S.G., J.L. Platt, J.K. Stone, J.W. Spatafora, A. Holst-Jensen, R.C. Hamelin & L.M. Kohn, 2001.- Phylogenetics of helotiales and Rhytismatales based

- on partial subunit nuclear ribosomal sequences. *Mycologia*, **93**, 915-933.
- Hausner G., A. Belkhirri & G.R. Klassen, 2000.- Phylogenetic analysis of the small subunit ribosomal RNA gene of the hypochytrid *Rhizidiomyces apophysatus*. *Can. J. Bot.*, **78**, 124-128.
- Hibbett D.S. & M.J. Donoghue, 1995.- Progress toward a phylogenetic classification of the Polyporaceae through parsimony analyses of mitochondrial ribosomal DNA sequences. *Can. J. Bot.*, **73** (S1), S853-S861.
- Hibbett D.S., L.B. Gilbnert & M.J. Donoghue, 2000.- Evolutionary instability of ectomycorrhizal symbioses in Basidiomycetes. *Nature*, **407**, 506-508.
- Hibbett D.S., E.M. Pine, E. Langer, G. Langer & M.J. Donoghue, 1997.- Evolution of gilled mushrooms and puffballs inferred from ribosomal DNA sequences. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, **94**, 12002-12006.
- Hibbett D.S. & R.G. Thorn, 2001.- Basidiomycota: Homobasidiomycetes. In: *The Mycota VII B, Systematics and Evolution*. D.J. McLaughlin, E.G. McLaughlin & P.A. Lemke (eds), Springer-Verlag, Berlin, 121-168.
- Hirt R.P., J. John, M. Logsdon, B. Healy, M.W. Dorey, W.F. Doolittle & T.M. Embley, 1999.- Microsporidia are related to Fungi: evidence from the largest subunit of RNA polymerase II and other proteins. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **96**, 580-585.
- Honda D., T. Yokochi, T. Nakahara, S. Raghukumar, A. Nakagiri, K. Schaumann & T. Higashihara, 1999.- Molecular phylogeny of labyrinthulids and thraustochytrids based on the sequencing of 18S ribosomal RNA gene. *J. Euk. Microbiol.*, **46**, 637-47
- Hudspeth D.S.S., S.A. Nadler & M.E. Huspert, 2000. A COX molecular phylogeny of the Peronosporomycetes. *Mycologia*, **92**, 674-684.
- James T.Y., D. Porter, C.A. Leander, R. Vilgalys & J.E. Longcore, 2000.- Molecular phylogenetics of the Chytridiomycota support the utility of ultrastructural data in chytrid systematics. *Can. J. Bot.*, **78**, 336-350.
- Jensen A.B., A. Gargas, J. Eilenberg & S. Rosendahl, 1998.- Relationship of the insect-pathogenic order Entomophthorales (Zygomycota, Fungi) based on the phylogenetic analyses of the nuclear small subunit ribosomal DNA sequences (SSU rDNA). *Fungal Genet. Biol.*, **24**, 325-334.
- Keeling P.J., M.A. Luker & J.D. Palmer, 2000.- Evidence from beta-tubulin phylogeny that Microsporidia evolved from within the fungi. *Mol. Biol. Evol.*, **17**, 23-31.
- Krüger D., M. Binder, M. Fischer & H. Kreisel 2001.- The Lycoperdales. A molecular approach to the systematics of the gasteroid mushrooms. *Mycologia*, **93**, 947-957.
- Lamarck J.B. de, 1777-78.- *Flore française ou description succincte de toutes les plantes qui croissent naturellement en France, disposées suivant une nouvelle méthode d'analyse...* (3 vol.). Imp. Royale, Paris.
- Lang B.F., M.W. Gray & G. Burger, 1999.- Mitochondrial genome evolution and the origin of eukaryotes. *Ann. Rev. Genet.*, **33**, 351-397.
- Lang B.F., C.O. Kelly, T. Nerad, M.W. Gray & G. Burger, 2002.- The closest unicellular relatives of animals. *Curr. Biol.*, **12**, 1773-1778.
- Lecointre G. & H. Le Guyader, 2001.- *Classification phylogénétique du vivant*. Belin, Paris, 543 p.
- Leipe D.D., P. Wainright, J.H. Gunderson, D. Porter, D.J. Patterson, F. Valois, S. Himmerich & M.L. Sogin, 1994.- The stramenopiles from a molecular perspective: 16S like rRNA sequences from *Labyrinthuloides minuta* and *Cafeteria roenbergensis*. *Phycologia*, **33**, 369-377.
- Linné C. von, 1738.- *Classes plantarum*. C. Wishoff, Lugduni Batavorum.
- Liu Y.J., S. Whelen & B.D. Hall, 1999.- Phylogenetic relationships among ascomycetes: evidence from an RNA polymerase II subunit. *Mol. Biol. Evol.*, **16**, 1799-1808.
- Lumbsch H.T., N. Wirtz, R. Lindemuth & I. Schmitt, 2002.- Higher level phylogenetic relationships of Eufascomycetes (Pezizomycotina) inferred from a combined analysis of nuclear and mitochondrial sequence data. *Mycol. Prog.*, **1**, 57-70.
- Martin M.P. & A. Raccabruna, 1999.- The taxonomic boundaries between *Naucoria rheophylla* and *Setchelliogaster tenuipes* based on morphology and molecular data. *Mycotaxon*, **71**, 141-148
- Mendoza L., J.W. Taylor & L. Ajello, 2002.- The class Mesomycetozoa: an heterogeneous group of microorganisms at the animal-fungal boundary. *Ann. Rev. Microbiol.*, **56**, 315-344.
- Moncalvo J.M., F.M. Lutzoni, S.A. Rehner, J. Johnson & R. Vilgalys, 2000.- Phylogenetic relationships of agaric fungi based on nuclear large subunit ribosomal DNA sequences. *Syst. Biol.*, **49**, 278-305.
- Moncalvo J.M., R. Vilgalys, S.A. Redhead, J.E. Johnson, T.Y. James, M.C. Aime, V. Holstetter, S.J.W. Verduin, E. Larsson, T.J. Baroni, R.G. Thorn, S. Jacobsson, H. Clémenceçon & O.K. Miller Jr., 2002.- One hundred and seventeen clades of Euagarics. *Mol. Phylog. Evol.*, **23**, 357-400.
- Nagahama T., H. Sato, M. Shimazu & J. Sugiyama, 1995.- Phylogenetic divergence of the entomophthoralean fungi: evidence from nuclear 18S ribosomal RNA gene sequences. *Mycologia*, **87**, 203-209.
- Nishida H. & J. Sygyima, 1994.- Archiascomycetes: detection of a major new lineage within the ascomycota. *Mycoscience*, **35**, 361-366.
- O'Donnell K., E. Cigelnik & G.L. Benny, 1998.- Phylogenetic relationships among the Harpellales (Trichomycetes) and Kickxellales (Zygomycetes), two orders of Zygomycota that form regularly septate hyphae. *Mycologia*, **90**, 624-639.
- O'Donnell K., E. Cigelnik, N.S. Weber & J.M. Trappe, 1997.- Phylogenetic relationships among ascomycetous truffles and the true and false morels inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequence analysis. *Mycologia*, **89**, 48-65.
- O'Donnell K., F.M. Lutzoni, T.J. Ward & G.L. Benny, 2001.- Evolutionary relationships among mucoralean fungi (Zygomycota): evidence for family polyphyly on a large scale. *Mycologia*, **93**, 286-296.

- Peintner U., N.L. Bougher, M.A. Castellano, J.M. Moncalvo, M.M. Moser, J.M. Trappe & R. Vilgalys, 2001.- Multiple origins of sequestrate fungi related to *Cortinarius* (Cortinariaceae). *Am. J. Bot.*, **88**, 2168-2179.
- Pine E.M., D.S. Hibbett & M.J. Donoghue, 1999.- Phylogenetic relationships of cantharelloid and clavarioid homobasidiomycetes based on mitochondrial and nuclear rDNA sequences. *Mycologia*, **91**, 944-963.
- Ragan M.A., C.L. Goggin, R.J. Cawthorn, L. Cerenius, A.V.C. Jamieson, S.M. Plourde, T.G. Rand, K. Söderhäll & R.R. Gutell, 1996. A novel clade of protistan parasites near the animal-fungal divergence, *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **93**, 11907-11912.
- Redecker D., J.B. Morton & T.D. Bruns, 2000.- Ancestral lineages of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomales). *Mol. Phyl. Evol.*, **14**, 276-284.
- Roger A.J., M.W. Smith, R.F. Doolittle & W.F. Doolittle, 1996.- Evidence for the Heterolobosea from phylogenetic analysis of genes encoding glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase. *J. Euk. Microbiol.*, **43**, 475-485.
- Roux C., T. Almaraz & G. Durrieu, 1998.- Phylogénie des champignons responsables des charbons des végétaux à partir de l'analyse des séquences ITS. *C. R. Acad. Sciences Paris, Sci. de la Vie*, **321**, 603-609.
- Schüßler A., D. Schwarzott & C. Walker, 2001.- A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycol. Res.*, **105**, 1413-1421.
- Selosse M.A., 2001.- La classification des Eucaryotes : un document de travail. *Bull. Soc. Fr. Syst.*, **26**, 32-44.
- Selosse M.A., M. Weiß, J.L. Jany & A. Tillier, 2002.- Communities and populations of sebacinoïd basidiomycetes associated with the achlorophyllous orchid *Neottia nidus-avis* (L.) L.C.M. Rich. and neighbouring tree ectomycorrhizae. *Mol. Ecol.*, **11**, 1831-1844.
- Simpson A.G.B. & A.J. Roger, 2002.- Eukaryotic evolution: getting to the root of the problem. *Curr. Biol.*, **12**, R691-R693.
- Solignac M., G. Périquet, D. Anxolabéhère & C. Petit, 1995.- *Génétique et évolution (tome 2) : l'espèce, l'évolution moléculaire*. Hermann, Paris, 367 p.
- Stiller J.W. & B.D. Hall, 1999.- Long-branch attraction and the rDNA model of early eukaryotic evolution. *Mol. Biol. Evol.*, **16**, 1270-1279.
- Swann E.C., E.M. Frieders & D.J. McLaughlin, 2001.- Urediniomycetes. In: *The Mycota VII B, Systematics and Evolution*. D.J. McLaughlin, E.G. McLaughlin & P.A. Lemke (eds), Springer-Verlag, Berlin, 37-56.
- Swann E.C. & J.W. Taylor, 1995a.- Phylogenetic diversity of yeast-producing basidiomycetes. *Mycol. Res.*, **99**, 1205-1210.
- Swann E.C. & J.W. Taylor, 1995b.- Phylogenetic perspectives on basidiomycete systematics: evidence from the 18S rRNA gene. *Can. J. Bot.*, **73**, S862-S868.
- Swann E.C. & J.W. Taylor, 1995c.- Toward a phylogenetic systematics of the Basidiomycota: integrating yeasts and filamentous basidiomycetes using 18S rRNA gene sequences. *Studies in Mycology*, **73**, 147-161.
- Tanabe Y., M.M. Watanabe & J. Sugiyama, 2002. Are Microsporidia related to fungi? A reappraisal based on additional gene sequences from basal fungi. *Mycol. Res.*, **106**, 1380-1391.
- Tehler A., J.S. Farris, D.L. Lipscomb & M. Källersjö, 2000.- Phylogenetic analyses of the fungi based on large rDNA data sets. *Mycologia*, **92**, 459-474.
- Tehler A., D.P. Little & J.S. Farris, 2003.- The full-length phylogenetic trees from 1551 ribosomal sequences of chitinous fungi. *Fungi. Mycol. Res.*, **107**, 901-916.
- Thorn R.G., J.M. Moncalvo, C.A. Reddy & R. Vilgalys, 2000.- Phylogenetic analyses and the distribution of nemotaphagy support a monophyletic Pleurotaceae within polyphyletic pleurotoïd-lentinoid fungi. *Mycologia*, **92**, 241-252.
- Vandenkoornhuysen P., S.L. Baldauf, C. Leyval, J. Straczek & J.P.W. Young, 2002.- Extensive fungal diversity in plant roots. *Science*, **295**, 2051.
- Van der Auwera G., R. De Baere, Y. Van de Peer, P. De Rijk, I. Van den Broeck & R. De Wachter, 1995.- The phylogeny of the Hyphochytriomycota as deduced from ribosomal RNA sequences of *Hyphochytrium catenoides*. *Mol. Biol. Evol.*, **12**, 671-678.
- Van't Klooster J.W., G. van den Berg-Velthuis, P. van West & F. Govers, 2000.- *tefi*, a *Phytophthora infestans* gene encoding translation elongation factor 1alpha. *Gene*, **249**, 145-151.
- Voigt K. & J. Wöstemeyer, 2001.- Phylogeny and origin of 82 zygomycetes from all 54 genera of the Mucorales and Mortierellales based on combined analysis of actin and translation elongation factor EF-1 genes. *Gene*, **270**, 113-120.
- Wainright P.O., G. Hinkle M.L. Sogin & S.K. Stickel, 1993.- Monophyletic origins of the metazoa: an evolutionary link with fungi. *Science*, **260**, 340-342.
- Wells K. & R. Bandoni, 2001.- Heterobasidiomycetes. In: *The Mycota VII B, Systematics and Evolution*. D.J. McLaughlin, E.G. McLaughlin & P.A. Lemke (eds), Springer-Verlag, Berlin, 85-120.
- Weiß M. & F. Oberwinkler, 2001.- Phylogenetic relationships in Auriculariales and related groups; hypotheses derived from nuclear ribosomal DNA sequences. *Mycological Research*, **105**, 403-415.
- Weiß M., M.A. Selosse, K.H. Rexer, A. Urban & F. Oberwinkler, 2003.- Phylogenetic and ecological aspects of Sebaccinales ord. nov., heterobasidiomycetes with a broad mycorrhizal potential. *Soumis à Mycologia*.
- White M., M. Cafaro & R. Lichtwardt, 2003.- What are fungi? Molecular data reveals phylogenetic surprises among the Trichomycetes (Zygomycotina). In: *Résumés du IV^e International Symbiosis Society Congress, Halifax (août 2003)*, 118.
- Yoon H.S., J.D. Hackett, G. Pinto & D. Bhattacharya, 2002.- The single, ancient origin of chromist plastids. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, **99**, 15507-15512.