ÉDITIONS
UNIVERSITAIRES
EUROPÉENNES

Bouzid Nasraoui

Les Champignons et Pseudo-Champignons Pathogènes des Plantes Cultivées

Biologie, Nouvelle Systématique, Interaction Pathologique

Impressum / Mentions légales
Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek: Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über http://dnb.d-nb.de abrufbar.
Alle in diesem Buch genannten Marken und Produktnamen unterliegen warenzeichen-, marken- oder patentrechtlichem Schutz bzw. sind Warenzeichen oder eingetragene Warenzeichen der jeweiligen Inhaber. Die Wiedergabe von Marken, Produktnamen, Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen u.s.w. in diesem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, dass solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutzgesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Information bibliographique publiée par la Deutsche Nationalbibliothek: La Deutsche Nationalbibliothek inscrit cette publication à la Deutsche Nationalbibliografie; des données bibliographiques détaillées sont disponibles sur internet à l'adresse http://dnb.d-nb.de.
Toutes marques et noms de produits mentionnés dans ce livre demeurent sous la protection des marques, des marques déposées et des brevets, et sont des marques ou des marques déposées de leurs détenteurs respectifs. L'utilisation des marques, noms de produits, noms communs, noms commerciaux, descriptions de produits, etc, même sans qu'ils soient mentionnés de façon particulière dans ce livre ne signifie en aucune façon que ces noms peuvent être utilisés sans restriction à l'égard de la législation pour la protection des marques et des marques déposées et pourraient donc être utilisés par quiconque.

Coverbild / Photo de couverture: www.ingimage.com

Verlag / Editeur:
Éditions universitaires européennes
ist ein Imprint der / est une marque déposée de
OmniScriptum GmbH & Co. KG
Bahnhofstraße 28, 66111 Saarbrücken, Deutschland / Allemagne
Email: info@omniscriptum.com

Herstellung: siehe letzte Seite /
Impression: voir la dernière page
ISBN: 978-3-639-54454-1

Copyright / Droit d'auteur © Bouzid Nasraoui
Copyright / Droit d'auteur © 2016 OmniScriptum GmbH & Co. KG
Alle Rechte vorbehalten. / Tous droits réservés. Saarbrücken 2016

Printed by
Schaltungsdienst Lange o.H.G., Berlin

LES CHAMPIGNONS ET PSEUDO-CHAMPIGNONS PATHOGENES DES PLANTES CULTIVEES

Biologie, Nouvelle Systématique, Interaction Pathologique

Bouzid NASRAOUI
<www.nasraouibouzid.tn>

Préface du Prof. Mohamed BESRI

- Décembre 2015 -

Préface

*Lorsque mon collègue Prof. Bouzid Nasraoui m'a demandé de préfacer son livre «*les champignons et pseudo-champignons pathogènes des plantes cultivées : Biologie, nouvelle systématique, interaction pathologique*», je ne savais pas par quoi commencer. Le titre me paraissait très ambitieux puisque le livre traitait de nombreux domaines. Ce n'est qu'après l'avoir attentivement lu que je me suis convaincu que les différentes parties du livre étaient intimement liées, cohérentes et très complémentaires.*

Quoiqu'appartenant à la vieille école qui classait les champignons phytopathogènes uniquement sur la base de leur morphologie macro- ou microscopique, j'ai été, en tant qu'enseignant-chercheur, amené, comme d'ailleurs Prof. Bouzid Nasraoui, à mettre à jour mes connaissances, à m'informer des développements récents en matière de classification des champignons, afin de pouvoir transmettre à mes étudiants des connaissances mise à jour et d'actualité. J'ai donc accepté avec grand plaisir de préfacer cet important ouvrage.

Une préface est un texte placé en tête d'un ouvrage pour le présenter et le recommander au lecteur. Comme chacun sait, les champignons constituent un règne à part entière. Ils forment un vaste groupe diversifié. Ce sont des organismes ubiquistes retrouvés dans tous les écosystèmes. Les mycologues, phytopathologistes, scientifiques dans divers domaines (agriculture, médecine humaine et vétérinaire, technologie alimentaire, etc.) utilisaient exclusivement, il y a à peine une quinzaine d'années, une classification morphologique, dite systématique, basée uniquement sur l'observation de caractères macroscopiques et microscopiques des champignons. L'apparition des méthodes moléculaires a permis une avancée majeure dans le domaine de la phylogénie de ces organismes. La classification systématique en a été considérablement remaniée, laissant apparaître plusieurs niveaux de classification avec des divergences profondes entre les approches moléculaires et systématiques.

Ce changement dans la systématique des champignons est rappelé clairement dans l'introduction de l'ouvrage par l'auteur, introduction qui rapporte les travaux de nombreux systématiciens précurseurs reconnus comme Linné et Whittaker. Ces auteurs ont basé leurs classifications uniquement sur les aspects morphologiques et microscopiques des champignons. Le développement considérable des techniques moléculaires a permis de rattacher les stades asexués des champignons à leurs véritables groupes phylétiques même en l'absence de leurs stades sexués dans la nature. C'est le cas de nombreux champignons anamorphiques à mycélium stérile, à conidiophores libres, à corémies, à sporodochies, à acervules et à pycnides.

Le livre est divisé en trois parties : Biologie, nouvelle systématique et interaction plante hôte-agent pathogène. Il s'adresse à toutes les personnes, étudiants, enseignants et chercheurs demandant une connaissance approfondie des champignons phytopathogènes, de leur biologie et de leur relation avec la plante hôte.

La première partie décrit la morphologie, la structure cellulaire, la croissance, le développement, la reproduction et la sporulation des champignons phytopathogènes. Les descriptions sont illustrées par des schémas très clairs facilitant une très bonne compréhension du texte.

La deuxième partie est consacrée à la nouvelle systématique des champignons. Les trois règnes, champignons (Fungi), Chromista *et* Protozoa *sont clairement présentés, avec pour chaque règne, une description et des illustrations claires et précises des phylums, classes et ordres.*

La troisième partie de l'ouvrage traite des interactions plante hôte-agent pathogène. Les modes d'attaque (physiques et chimiques) des plantes par les agents pathogènes, les mécanismes de défense des plantes aux attaques des phytopathogènes et enfin les conséquences des infections sur la physiologie des plantes, permettent de parfaitement comprendre les interactions existant entre l'agent pathogène et son hôte.

Ce nouveau livre d'introduction aux champignons et pseudo-champignons pathogènes des plantes cultivées n'est pas un livre de plus. Il s'inscrit dans l'évolution et l'enrichissement continuel des connaissances en matière de systématique des champignons basée sur les nouvelles techniques moléculaires, de leur biologie et des interactions plante hôte-agent pathogène.

Pour l'auteur de l'ouvrage, la mycologie est une passion, passion qui s'exprime dans le cadre de ses activités d'enseignement, de recherche, d'encadrement et de développement. Cette passion a débouché sur un engagement au service de la qualité de la formation des étudiants en agronomie et particulièrement en Phytopathologie. Cet ouvrage vient enrichir la longue liste des publications du Prof. Bouzid Nasraoui.

Cet ouvrage reste fidèle aux préoccupations et exigences pédagogiques et scientifiques de l'auteur. Il constituera sans nul doute un ouvrage de référence pour de nombreux étudiants maghrébins et autres étudiants francophones. Je souhaite donc autant de plaisir que j'en ai éprouvé, à tous les lecteurs de ce magnifique livre.

Prof. Mohammed BESRI
Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II
Rabat, Maroc

Publications de l'Auteur

Livres Scientifiques

1) **Nasraoui B.**, 2000. Introduction à la phytomycologie : Morphologie, biologie et systématique appliquée aux champignons phytopathogènes. Centre de Publication Universitaire, Tunisie, 185 p.

2) **Nasraoui B.**, 2000. Principales maladies fongiques des céréales en Tunisie. *Main fungal diseases of cereals in Tunisia*. أهم الأمـــراض الفطرية للحبـــوب في تونـــس. Centre de Publication Universitaire, Tunisie, 145 p. (*En arabe, français et anglais*)

3) **Nasraoui B.**, 2002. Principales maladies fongiques des légumineuses alimentaires en Tunisie. *Main fungal diseases of food legumes in Tunisia*. أهم الأمـراض الفطرية للبقوليات الغذائية بتونس. Centre de Publication Universitaire, Tunisie, 97 p. (*En arabe, français et anglais*)

4) **Nasraoui B.** et Lepoivre P., 2003. Les champignons phytopathogènes. Pages 111-143, *In* Phytopathologie. Ouvrage collectif sous la direction de P. Lepoivre, De Boeck Université Eds., Belgique, 427 p.

5) **Nasraoui B.**, 2006. Les champignons parasites des plantes cultivées (*avec version anglaise sur CD*). Centre de Publication Universitaire, Tunisie, 456 p.

6) **Nasraoui B.**, 2008. Principales maladies fongiques des céréales et des légumineuses en Tunisie. *Main fungal diseases of cereals and legums in Tunisia*. أهـم الأمـــــراض الفطريـة للحبـــوب والبقوليـات فـي تونـــس. Centre de Publication Universitaire, Tunisie, 324 p. (*En arabe, français et anglais*)

Article d'Opinion

- Teixeira da Silva, J.A. & **Nasraoui B.**, 2013. *Opinion Paper* - International collaboration, partnerships or cooperation in science writing:

Case of Africa and the Middle-East with a focus on Tunisia. *African Journal of Plant Science and Biotechnology* 7 (1): 99-105. (Global Science Books)

Revue Scientifique

- **Nasraoui, B.** (à partir 2006, comme Editeur-en-Chef): Edition de la revue semestrielle impactée *Tunisian Journal of Plant Protection* <www.iresa.tn/tjpp>.

SOMMAIRE

INTRODUCTION ……..…….. 01

Première Partie : *Biologie*

1 - MORPHOLOGIE ET STRUCTURE ……..…….. 07
1.1 - MORPHOLOGIE ……..…….. 07
1.2 - STRUCTURE CELLULAIRE ……..……... 10
Noyau ……. 10
Mitochondries ……..……... 11
Réticulum endoplasmique ……..……... 12
Appareil de Golgi ……..……. 13
Ribosomes ……..……. 13
Microbodies et vésicules ……... 13
Lysosomes ……..……. 14
Plasmides ……... 14
Vacuoles ……. 14
Cytosquelette ……. 15
Inclusions de stockage …….. 16
Membrane plasmique ……..…….. 16
Lomasomes ……. 17
Paroi ……... 17
Architecture de la paroi ……... 19
Cloison ……... 21
Matrice extracellulaire ……. 22
2 - CROISSANCE ET DEVELOPPEMENT ……..…… 23
2.1 - GERMINATION ……..……. 23
2.2 - CROISSANCE ……..……. 25
Croissance hyphale ……... 25
Croissance cellulaire ……. 30
2.3 - DIFFERENCIATION ……..……. 31
Appressories et hyphopodes ……..……. 31
Haustories ……..……. 32
Sclérotes ……. 32

Rhizomorphes ……..……... 32
Cordons mycéliens …… 33
2.4 - NUTRITION ……..……..... 34
3 - REPRODUCTION ET SPORULATION ……..……. 36
3.1 - REPRODUCTION ……..…….. 36
Reproduction asexuée ……..…….. 38
Reproduction sexuée ……..…… 40
3.2 - SPORULATION ……..…….. 42
Effet de la nutrition ……..…….. 42
Effet de la température ……..…… 45
Effet de la lumière ……..…… 46
Effet du complexe aérien ……..……. 47
Changements accompagnant la sporulation …….. 48
Libération des spores ……..……... 49
Dissémination des spores ……..……. 50
Dormance et conservation des spores ……. 50
Levée de la dormance des spores ……..…… 52

Deuxième Partie : *Nouvelle Systématique*

1 - REGNE DES CHAMPIGNONS : *FUNGI* ……..……. 55
1.1 - PHYLUM DES *MICROSPORIDIA* ……..... 57
1.2 - PHYLUM DES *NEOCALLIMASTIGOMYCOTA* ……. 58
1.3 - PHYLUM DES *CHYTRIDIOMYCOTA* ……..…… 59
CLASSE DES CHYTRIDIOMYCETES ……..….... 59
1) Ordre des Chytridiales ……. 61
2) Ordre des Spizellomycétales …… 61
1.4 - PHYLUM DES *BLASTOCLADIOMYCOTA* …….. 62
CLASSE DES BLASTOCLADIOMYCETES …… 62
Ordre des Blastocladiales ……. 62
1.5 - PHYLUM DES *ZYGOMYCOTA* ……..…… 63
SOUS-PHYLUM DES *MUCOROMYCOTINA* ……..… 63
Ordre des Mucorales …… 64
1.6 - PHYLUM DES *GLOMEROMYCOTA* ……..... 66
1.7 - PHYLUM DES *ASCOMYCOTA* ……..…… 67
A - CLASSE DES TAPHRINOMYCETES ……..... 73
Ordre des Taphrinales ……..……..…….. 73

B - CLASSE DES DOTHIDEOMYCETES …… 074
1) Ordre des Botryosphaeriales …… 074
2) Ordre des Capnodiales ……. 075
3) Ordre des Myriangiales ……..…. 076
4) Ordre des Pléosporales ……..…….. 077
C - CLASSE DES EUROTIOMYCETES ……... 080
Ordre des Eurotiales ……. 080
D - CLASSE DES LEOTIOMYCETES …….. 081
1) Ordre des Erysiphales …….. 081
2) Ordre des Hélotiales ……. 082
3) Ordre des Rhytismatales …….. 084
E - CLASSE DES SORDARIOMYCETES …… 085
1) Ordre des Diaporthales …… 085
2) Ordre des Hypocréales ……. 085
3) Ordre des Magnaporthales …….. 087
4) Ordre de Méliolales ……..… 087
5) Ordre des Microascales …… 088
6) Ordre des Ophiostomatales ……. 088
7) Ordre des Phyllachorales ……. 088
8) Ordre des Sordariales ……..……..……. 089
9) Ordre des Xylariales ……..……. 089
1.8 - PHYLUM DES *BASIDIOMYCOTA* ……..…….. 091
A - CLASSE DES AGARICOMYETES ……. 097
1) Ordre des Agaricales …… 097
2) Ordre des Athéliales ……. 098
3) Ordre des Cantharellales ……. 098
B - CLASSE DES PUCCINIOMYCETES ……. 099
Ordre des Pucciniales ……... 099
C - CLASSE DES EXOBASIDIOMYCETES …… 103
1) Ordre Entylomatales …… 103
2) Ordre des Exobasidiales ……..…… 103
3) Ordre des Tillétiales ……. 103
D - CLASSE DES USTILAGINOMYCETES …… 104
1) Ordre des Urocystidales ……... 104
2) Ordre des Ustilaginales …… 105
1.9 - LES CHAMPIGNONS ANAMORPHIQUES ……... 106

1) Cellules conidiogènes …… 107
2) Conidiophores ……... 107
3) Conidies ……..…… 107
4) Conidiomes …… 111
A - CHAMPIGNONS ANAMORPHIQUES A MYCELIUM STERILE (SANS CONIDIES) …….…….... 113
B - CHAMPIGNONS ANAMORPHIQUES A CONIDIOPHORES LIBRES ……..……. 113
1) Espèces acroblastosporées ……...…… 113
2) Espèces aleuriosporées ……. 114
3) Espèces annellosporées ……. 114
4) Espèces arthrosporées méristématiques ……. 114
5) Espèces botryoblastosporées ……...…… 115
6) Espèces phialosporées ……..……... 115
7) Espèces porosporées ……. 116
8) Espèces sympodulosporées …….. 117
C - CHAMPIGNONS ANAMORPHIQUES A COREMIES ……..…… 118
Espèces sympodulosporées ……... 118
D - CHAMPIGNONS ANAMORPHIQUES A SPORODOCHIES …… 118
Espèces phialosporées ……... 118
E - CHAMPIGNONS ANAMORPHIQUES A ACERVULES …… 119
1) Espèces annellosporées ……. 119
2) Espèces phialosporées ……..…… 119
3) Espèces sympodulosporées ……..……... 120
F - CHAMPIGNONS ANAMORPHIQUES A PYCNIDES …… 120
1) Espèces annellosporées ……. 120
2) Espèces monobalstosporées ……. 120
3) Espèces phialosporées ……..……... 121
4) Espèces sympodulosporées …….. 122
2 - REGNE DES *CHROMISTA* ……..……. 124
PHYLUM DES *OOMYCOTA* …….……. 125
CLASSE DES OOMYCETES ……. 125

1) Ordre des Albuginales …….. 128
2) Ordre des Péronosporales …… 128
3) Ordre des Saprolégniales ……. 130
3 - REGNE DES *PROTOZOA* ……..…… 132
PHYLUM DES *PLASMODIOPHOROMYCOTA* …….……. 133
CLASSE DES PLASMODIOPHOROMYCETES …….... 133
Ordre des Plasmodiophorales …….. 134

Troisième Partie : *Interaction Pathologique*

1 - ATTAQUE DE LA PLANTE HOTE PAR LE PATHOGENE FONGIQUE ……... 137
1.1 - FORCES MECANIQUES …….…….. 138
1.2 - SECRETIONS CHIMIQUES ……..…… 139
Enzymes ……. 139
Toxines ……... 146
Phytohormones ……. 152
Polysaccharides ……. 155
Suppresseurs de défense …….…….. 156
2 - DEFENSE DE LA PLANTE HOTE CONTRE L'ATTAQUE DU PATHOGENE FONGIQUE ……..……... 157
2.1 - DEFENSES CONSTITUTIVES ……..…… 158
Défenses constitutives structurales ……. 158
Défenses constitutives chimiques …….…… 159
2.2 - DEFENSES INDUCTIBLES …….…….. 164
Reconnaissance du pathogène par la plante hôte …….. 164
Signaux d'alarme et leur transduction ……... 167
Défenses structurales inductibles …… 172
Défenses biochimiques inductibles …….. 174
Résistance locale acquise …….. 186
Résistance systémique acquise …….…… 186
Résistance systémique induite ……. 188
Immunisation des plantes …… 189
3 - EFFETS DE LA PATHOGENIE SUR LA PHYSIOLOGIE DE LA PLANTE HOTE …….. 190
1) Respiration …… 190
2) Photosynthèse …….……... 191

3) Transport de l'eau et des éléments nutritifs …….. 192
4) Perméabilité des membranes plasmiques …….. 194
5) Transcription et traduction ……. 194
6) Croissance ……. 195
7) Reproduction ……. 195

BIBLIOGRAPHIE ……...……. 197

INTRODUCTION

INTRODUCTION

La systématique des champignons avait déjà commencé à la fin du 18ème siècle avec le scientifique suédois Linné qui introduisit le système binomial de la nomenclature. Certains travaux sur les champignons ont eu lieu durant le 19ème siècle, mais c'est pendant le 20ème siècle que la mycologie a eu son grand essor avec les travaux des premiers scientifiques mycologues de cette époque.

L'un des premiers grands changements qualitatifs dans la perception du monde fongique était la proposition de Whittaker en 1969 de diviser le monde vivant en cinq règnes, avec l'un de ces règnes réservé aux champignons qui sont ainsi séparés du règne végétal. Cette proposition a été basée sur les différences fondamentales entre les champignons (hétérotrophes et chémotrophes) et les plantes (autotrophes et phototrophes).

La proposition de Whittaker rapidement adoptées par les mycologues n'a pas duré longtemps et un 2ème grand changement a eu lieu pendant les années 1990 sur la base des nouvelles techniques moléculaires en début de leur développement. Ces nouvelles techniques ont rapidement permis de constater que le monde fongique et polyphylétique. En effet, en plus du règne des champignons (vrais), il y a des espèces supposées longtemps être fongiques qui se sont avérées appartenir à 2 autres règnes non fongiques : *Chromista* (englobant également les algues) et *Protozoa* (renfermant les protozoaires). Curieusement, ces pseudo-champignons n'ont pas été abandonnés par les recherches et l'enseignement des mycologues (du moins les phytomycologues) probablement pour au moins trois raisons :

- Ces espèces ont été traditionnellement étudiées en phytomycologie depuis plus d'un siècle,
- Leur style de vie est le même que celui des champignons vrais (notamment la phytopathogénie), et
- Leur nombre est très limité par rapport aux champignons vrais qui comptent environ 98 000 espèces alors que les pseudo-champignons *Chromista* sont environ 1 000 (soit 1% du total) et les pseudo-champignons *Protozoa* ne sont qu'une cinquantaine (soit 0,05% du total).

L'extraordinaire développement des techniques moléculaires pendant la première décennie du 21ème siècle a eu pour conséquence non pas de changer simplement la systématique des champignons mais de la révolutionner totalement. En effet, les techniques moléculaires actuelles ont permis de réparer une grande anomalie dans la systématique fongique qui a perduré pendant plus d'un siècle. Cette anomalie était de classer les champignons supérieurs dont on ne connaissait pas le stade sexué dans un groupe artificiel de stades asexués, basé uniquement sur leur morphologie. Et quand on connaissait le stade sexué, on se retrouvait avec une double classification et une double appellation des espèces considérées. Cette situation est difficile à imaginer si on l'applique par exemple à l'entomologie avec les insectes holométaboles où les larves (stade asexué) seront dénommées et classées d'une façon différente que leurs adultes (stade sexué). Maintenant, avec les techniques moléculaires, il est devenu possible de rattacher les stades asexués des champignons à leurs véritables groupes phylétiques même si le stade sexué n'est pas rencontré dans la nature. Ces mêmes techniques ont également permis de réarranger la classification des champignons sur la base de leurs génotypes et non plus leurs phénotypes. Ceci a pour conséquence d'améliorer davantage les stratégies de recherche sur les champignons (et tous les autres organismes vivants) en connaissant leurs patrimoines génétiques quasi-stables et non pas leurs apparences très influencées par l'environnement. Ici, on peut prendre comme exemple le genre *Uncinula* connu depuis longtemps et qui s'est avéré maintenant être lui-même le genre *Erysiphe* malgré la différence morphologique entre les deux et que l'ordre des Erysiphales (à ascome cléistothécique) fait partie monophylétiquement d'un grand group fongique à ascome apothécique (anciennement Discomycètes). Cette "découverte" n'est pas si différente de celle où on a constaté que les crocodiles sont plus proches phylétiquement des oiseaux que d'autres reptiles comme les lézards et les tortues.

Du côté phytomycologique, les techniques moléculaires ont aussi énormément facilité et approfondi les recherches sur l'interaction plante-phytopathogène. Ainsi, cet aspect n'est plus étudié sur la base des activités physiologiques uniquement qui résultent de cette interaction entre les deux organismes, mais aussi sur la base des comportement des gènes qui

gouvernent de telles activités physiologiques à la fois chez la plante hôte et son agent pathogène.

PREMIERE PARTIE :

BIOLOGIE

1 - MORPHOLOGIE ET STRUCTURE ……..… 07
1.1 - MORPHOLOGIE ……..…. 07
1.2 - STRUCTURE CELLULAIRE ……..... 10
2 - CROISSANCE ET DEVELOPPEMENT …… 23
2.1 - GERMINATION …… 23
2.2 - CROISSANCE …… 25
2.3 - DIFFERENCIATION ……...…. 31
2.4 - NUTRITION ……..... 34
3 - REPRODUCTION ET SPORULATION …… 36
3.1 - REPRODUCTION ……..… 36
3.2 - SPORULATION ……..... 42

1 - MORPHOLOGIE ET STRUCTURE

1.1 - MORPHOLOGIE

Historiquement, les champignons et les pseudo-champignons *Chromista* ont été considérés pendant longtemps comme une partie du règne végétal en raison de la ressemblance avec les plantes dans le fait, à quelques exceptions, qu'ils ont des parois cellulaires définies, sont non mobiles et se reproduisent par l'intermédiaire des spores (du grec *spora* : semence, spore). Cependant, les champignons sont hétérotrophes et manquent de chlorophylle. Ils n'ont pas de tissus et par conséquent ils ne possèdent ni racines, ni tiges, ni feuilles, ni système vasculaire. Leur corps **somatique** (ou **végétatif**) est appelé **thalle**. Les thalles fongiques sont généralement filamenteux et multicellulaires, mais pour certains groupes, ils sont unicellulaires. Il y aussi un petit groupe de pseudo-champignons *Protozoa* qui appartient au règne animal et dont le thalle est souvent plasmodial.

Le thalle filamenteux est formé par des **hyphes** qui sont des filaments tubulaires microscopiques, souvent ramifiées en différentes directions et se développant à la surface et/ou à l'intérieur du substrat à partir duquel les champignons se nourrissent. La masse des hyphes chez un champignon est appelée mycélium (Figure 1-1). Les hyphes mycéliennes sont de longueur indéterminée et ont souvent un diamètre assez constant, mesurant de 1-2 à 30 μm ou plus (généralement 5-10 μm), en fonction de l'espèce et des conditions de croissance. Les hyphes croissent seulement au niveau de leurs extrémités derrière lesquelles elles vieillissent progressivement et dans les régions les plus âgées, ces hyphes peuvent dégénérer par autolyse ou être dégradées par d'autres organismes (hétérolyse). Chez la majorité des groupes fongiques, les hyphes ont des **cloisons** transversales, appelées aussi **septums**, disposées à des intervalles plus ou moins réguliers sur toute leur longueur. Ces cloisons divisent chaque hyphe en compartiments individuels ou cellules qui peuvent contenir un, deux ou plusieurs noyaux. Les hyphes de ce type sont dites **septées** et caractérisent les *Ascomycota* et

les *Basidiomycota*. Les cloisons sont absentes dans les hyphes de la plupart des *Oomycota,* des *Chytridiomycota* et des *Zygomycota*, excepté quand des parois se forment pour isoler des structures vieilles ou reproductives. Les hyphes non cloisonnées sont dites **cénocytiques**.

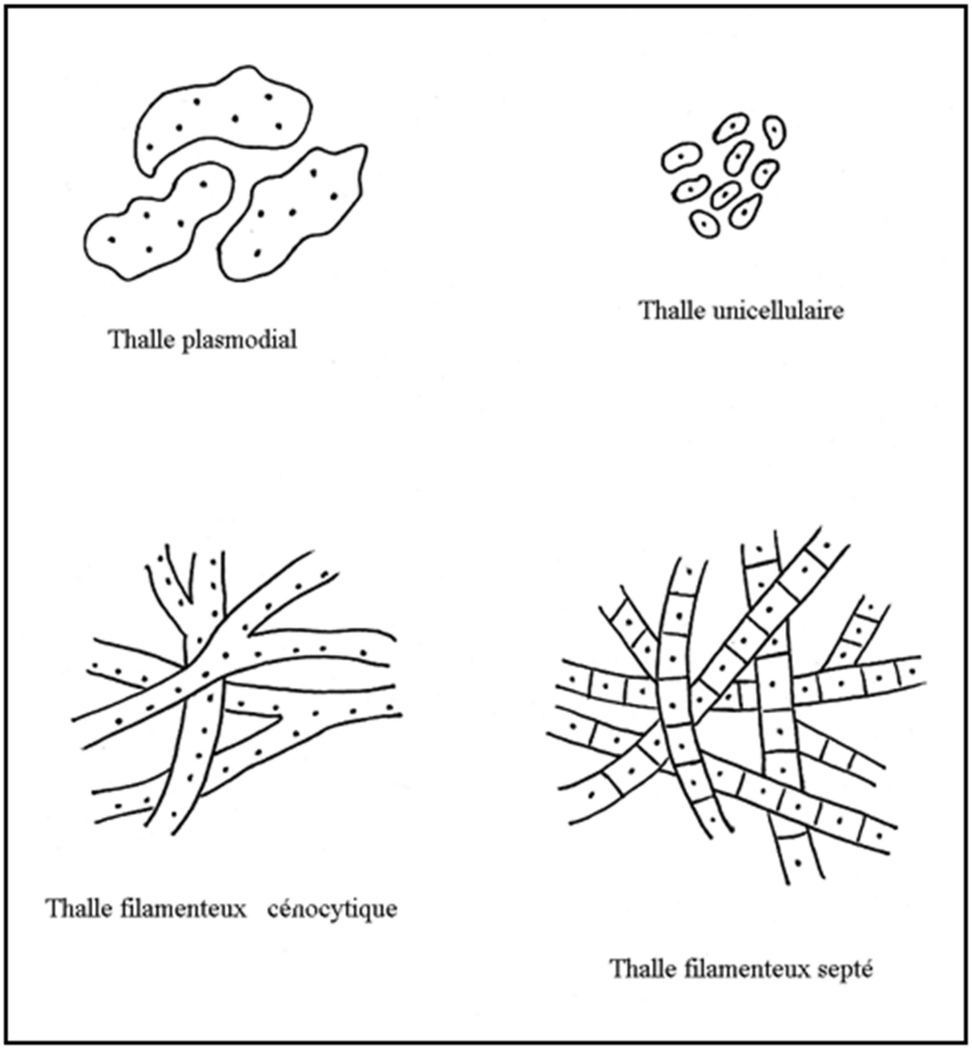

Figure 1-1 : Principaux types des thalles des champignons et pseudo-champignons.

Le thalle fongique peut aussi être **unicellulaire** comme chez plusieurs *Ascomycota, Basidiomycota* et *Zygomycota* qui forment des levures ou des cellules levuriformes. Ce thalle unicellulaire est rencontré aussi chez certains *Chytridiomycota* non filamenteux. Les cellules qui forment le thalle sont d'habitude uninucléées (Figure 1-1). Certains de ces champignons unicellulaires sont **dimorphiques** capables de se développer soit sous forme d'un mycélium soit sous forme d'une levure ou d'une cellule levuriforme, en

fonction des conditions de croissance. Des exemples de champignons dimorphiques sont des espèces des genres *Taphrina* (*Ascomycota*) et *Ustilago* (*Basidiomycota*) qui se développent comme mycélium sur leurs plantes hôtes et comme colonie de type levures en milieu de culture.

Un autre type de thalle fongique est celui qualifié de plasmodial qui caractérise les pseudo-champignons appartenant au *Protozoa* tels que les *Plasmodiophoromycota*. Il est formé de **plasmodes** qui sont des masses protoplasmiques multinucléées, sans paroi cellulaire (Figure 1-1).

1.2 - STRUCTURE CELLULAIRE

Noyau

Les compartiments hyphaux des champignons peuvent contenir un, deux ou plusieurs **noyaux**. Les noyaux fongiques sont d'habitude petits (2-3 μm de diamètre) comparés à ceux des animaux et des plantes et ils ont comparativement de petits chromosomes. Bien que généralement de forme sphérique à ovoïde, les noyaux ont des structures extrêmement plastiques qui sont capables de passer à travers les minuscules pores septaux. La plupart des champignons sont haploïdes, mais certains autres peuvent alterner entre des générations haploïdes et diploïdes. Les pseudo-champignons *Oomycota* sont diploïdes.

Le noyau est entouré par une enveloppe nucléaire qui consiste en deux unités membranaires séparées par un espace périnucléaire. Plusieurs pores existent où les membranes interne et externe se joignent. L'enveloppe nucléaire peut être en continuité avec le réticulum endoplasmique. Cette enveloppe entoure le nucléoplasme qui contient le nucléole. L'observation de nombreux champignons a montré que leurs génomes sont petits renfermant 12 à 88 pMb. Cet ADN est intermédiaire entre celui des procaryotes et ceux des plantes et animaux eucaryotiques. Cependant, comme l'ADN des autres eucaryotes, celui des champignons peut consister en des séquences de nucléotides de copie simple ou de copie multiple (répétitive). Les séquences de copie simple codent pour l'ARNm tandis que la plupart des séquences répétitives code pour l'ARNr, l'ARNt et les protéines chromosomiques. Les champignons ont un taux d'ADN répétitif beaucoup plus bas (environ 10 à 20 % représentant environ 100 copies par séquence répétée) que celui trouvé chez les autres eucaryotes (aussi élevé que 80% représentant de 100 à 1 000 000 copies par séquence répétée). Chez les champignons, comme chez les autres eucaryotes, l'ADN est associé à des protéines et forment ensemble la chromatine. Ces protéines renferment les histones qui sont des protéines basiques de même nature que celles rencontrées chez d'autres organismes eucaryotiques, et des protéines acides hétérogènes. Chez les plantes et les animaux, cinq histones majeures existent : quatre d'entre elles (H2A, H2B, H3 et H4) se trouvent dans les

nucléosomes semblables à des perles qui sont liées par un brin d'ADN au nucléosome suivant, tandis que la cinquième (H1) se lie au point au niveau duquel l'ADN entre en contact avec le nucléosome. Cette situation a lieu chez les champignons avec la différence que la région de la liaison est plus courte et que H1 n'existe parfois pas.

A cause de leur petite taille, les chromosomes peuvent ne pas être visibles même en microscopie électronique et leur nombre est extrêmement difficile à déterminer. Ils sont alors estimés par les techniques d'analyse électrophorétique. Les estimations des nombres de chromosomes chez les champignons se situent entre 2 et 18 en cellules haploïdes. Cependant, leur nombre et longueur peuvent varier chez une même espèce dans des conditions de vie différentes. L'altération ou le réarrangement des chromosomes fongiques peuvent souvent avoir lieu.

Le nucléole se trouve dans le noyau où il est associé à l'organisateur nucléolaire d'un chromosome particulier où l'ARNt est transcrit. L'évolution ultérieure des ARNr pour former des sous-unités ribosomiques prend place dans le nucléole.

Mitochondries

Les **mitochondries** existent dans le cytoplasme des cellules fongiques. Elles paraissent circulaires, ovales ou allongées, mais sont souvent ramifiées. Leur taille, forme et nombre peuvent varier durant le cycle de la cellule et en réponse aux conditions environnementales. Les cellules fongiques peuvent contenir peu de mitochondries très ramifiées ou plusieurs, plus que vingt, petites mitochondries non ramifiées.

Chaque mitochondrie a une membrane externe lisse et une membrane interne qui se prolonge en crêtes qui pénètrent dans la matrice. Le cycle de l'acide tricarboxylique se déroule dans la matrice alors que le transport des électrons et la production d'ATP s'effectuent au niveau des crêtes. Ces dernières sont d'habitude tubulaires chez les pseudo-champignons (*Chromista* et *Protozoa*), mais chez les champignons vrais, elles sont de type plat comme chez les animaux et les plantes.

Les mitochondries contiennent l'ADN qui peut former un nucléoïde au centre de la matrice. Un nucléoïde consiste en une ou plusieurs molécules d'ADN mitochondrial (ADNmt) qui sont généralement circulaires mais dans certains cas, elles sont linéaires. La taille de ces molécules d'ADN varie beaucoup d'un champignon à un autre, se situant souvent à environ 17 à 175 pkb. L'ADNmt forme d'habitude 1 à 20 % de l'ADN total de la cellule. Il contient des gènes qui codent pour la production des protéines essentielles à la fonction mitochondriale, telle que pour le cytochrome b, un composant de la chaîne respiratoire. Cependant, la plupart des protéines existant dans la mitochondrie sont codées par l'ADN nucléaire, synthétisées dans le cytoplasme et transportées à l'intérieur de la mitochondrie. Les ribosomes existent aussi dans la matrice de la mitochondrie. Ils sont plus petits, contiennent des molécules d'ARN plus petites et ont des compositions différentes en bases par comparaison aux ribosomes cytoplasmiques. Ils sont impliqués dans la synthèse de certaines protéines produites dans la matrice et au niveau des crêtes.

Réticulum endoplasmique

Le **réticulum endoplasmique**, qui consiste en une paire d'unités membranaires séparées par un espace appelé lumen, existe et est d'habitude peu abondant dans les cellules fongiques. C'est une continuation de l'enveloppe nucléaire mais ce n'est pas, ou rarement, une continuation de la membrane plasmique. Ses unités membranaires sont d'habitude plates, mais parfois elles peuvent être en forme de tubules. Les étranglements membraneux des segments du réticulum endoplasmique produisent fréquemment des vésicules isolées qui sont des organites en forme de bulles entourées par une unité membranaire. Ces vésicules semblent contenir des substances antérieurement présentes dans le lumen dont elles paraissent également effectuer le transport vers d'autres parties de la cellule. Certaines de ces vésicules peuvent être impliquées dans la croissance de la paroi. Généralement, le réticulum endoplasmique est du type lisse, non associé à des ribosomes. Cependant, dans les cellules métaboliquement actives, il est souvent du type granulaire car sa surface est couverte de ribosomes.

Appareil de Golgi

L'**appareil de Golgi** est formé de citernes en forme de sac qui existent dans le cytoplasme des cellules fongiques. Ces citernes ou saccules apparaissent bourgeonner des vésicules qui sont des corps ronds entourés par une seule unité membranaire. Dans les cellules fongiques, l'appareil de Golgi peut avoir deux types : empilé ou non empilé. Le type le plus commun chez les champignons est celui qui forme un empilement de deux à cinq citernes seulement. Ce nombre est plus petit que chez la plupart des autres eucaryotes. Le second type, qui est non empilé, consiste en une seule citerne dilatée qui peut être facilement confondue avec le réticulum endoplasmique quand ce dernier est du type lisse. Les citernes individuelles non empilées sont aussi appelées **équivalents de Golgi** et paraissent jouer le même rôle que l'appareil de Golgi empilé. Divers rôles sont attribués à l'appareil de Golgi chez les champignons. Celui-ci réalise le remodelage des protéines (clivage et assemblage), le repliement en une structure tertiaire et l'addition de chaînes de sucre (glycosylation). Les glycoprotéines produites, et d'autres substances secrétées, sont alors emballées et envoyées dans des vésicules bourgeonnantes qui peuvent fusionner entre elles pour former une nouvelle paroi ou fusionner avec la membrane plasmique, libérant ainsi leur contenu à l'extérieur de la cellule.

Ribosomes

Dans les cellules fongiques, les **ribosomes** existent à l'état libre dans le cytoplasme ou peuvent être liés à la surface du réticulum endoplasmique ou l'enveloppe nucléaire. Les ribosomes sont abondants dans les cellules métaboliquement actives puisqu'ils sont les sites où la synthèse des polypeptides se fait. Ils consistent en des parties environ égales d'ARN et de protéine.

Microbodies et vésicules

Les **microbodies** (ou microcorps) sont un groupe spécial de petites vésicules (plus ou moins 1 μm de diamètre) qui existent dans les cellules fongiques. Ils sont d'habitude de forme ronde ou ovale, ont un contenu dense et sont entourés par une seule unité membranaire. Plus de 30 enzymes ont été détectées dans ces microbodies qui ont des rôles distincts.

Des vésicules comme les **peroxysomes** renferment la catalase qui détruit le peroxyde d'hydrogène qui est toxique à la cellule et peut s'accumuler comme un produit du métabolisme. Les **hydrogenosomes** contiennent l'hydrogénase et associent les enzymes impliquées dans une voie anaérobie. Les **glyoxysomes** contiennent des enzymes qui sont impliquées dans l'oxydation des acides gras et dans le cycle du glyoxalate. Il existe aussi un autre groupe spécialisé de vésicules chez les champignons filamenteux septés appelées les **corps de Woronin** qui contiennent des protéines. Leur rôle est de boucher les pores septaux pour isoler les hyphes endommagées.

Lysosomes

Les **lysosomes**, qui sont souvent responsables de la dégradation contrôlée des composants cellulaires, sont des vésicules particulières qui existent aussi dans les cellules fongiques. Elles contiennent des enzymes hydrolytiques telles les phosphatases acides.

Plasmides

Bien qu'ils soient très communs chez les bactéries, les **plasmides** n'ont été détectés que chez certaines levures et quelques champignons filamenteux. Ce sont des fragments d'ADN capables de se répliquer indépendamment de l'ADN nucléaire et mitochondrial. Ces plasmides peuvent être linéaires ou circulaires et peuvent exister dans le cytoplasme ou à l'intérieur des mitochondries. Dans le cas de la levure *Saccharomyces cerevisiae*, 1 à 5 % environ de l'ADN cellulaire existe sous forme de plasmides qui sont des molécules circulaires d'ADN d'environ 2 μm de circonférence et qui peuvent se répliquer d'une façon autonome.

Vacuoles

Les **vacuoles** sont souvent abondantes dans les cellules fongiques et, comme les vésicules, elles sont entourées par une seule unité membranaire. Dans les hyphes en croissance active, les vacuoles sont généralement petites, de formes diverses avec des contenus finement à modérément granulaires. Cependant, les parties les plus vieilles des hyphes peuvent contenir de grandes vacuoles qui remplissent presque la totalité des cellules

hyphales. Les cellules sénescentes deviennent d'habitude fortement vacuolisées.

Les vacuoles sont généralement caractéristiques des régions sub-apicales. Un système vacuolaire tubulaire peut cependant être souvent observé à quelques micromètres de l'apex. C'est un système dynamique formé de tubules étroits qui peuvent se dilater et se contracter comme si des éléments gonflables y sont véhiculés de manière péristaltique.

Les vacuoles fongiques ont plusieurs fonctions comprenant le stockage de composés et le recyclage des métabolites cellulaires. Par exemple, elles accumulent les phosphates sous forme de polyphosphate. Les vacuoles paraissent également être les sites majeurs pour le stockage du calcium, qui peut être libéré dans le cytoplasme comme une partie du système de signal intracellulaire. Les vacuoles contiennent des protéases pour dégrader les protéines cellulaires et recycler les amino-acides. Elles ont aussi un rôle dans la régulation du pH cellulaire. Tous ces rôles physiologiquement importants s'ajoutent au rôle potentiel des vacuoles dans l'expansion cellulaire et le guidage du protoplasme vers l'avant.

Cytosquelette

Comme pour les autres eucaryotes, les cellules fongiques contiennent un **cytosquelette** qui consiste en des **microtubules** et des **microfilaments**. Les microtubules sont de minuscules tubes creux constitués par la polymérisation d'une protéine spéciale appelée **tubuline**. Les microfilaments sont formés par une protéine contractile désignée par **actine**.

Les microtubules sont dispersés à travers la plus grande partie du cytoplasme et sont orientés principalement dans le sens parallèle à l'axe de la longueur des hyphes. Ils peuvent être régulièrement dispersés dans le cytoplasme ou concentrés en paquets. Lorsque des microtubules adjacents sont liés et croisés, ils forment un réseau. Les microtubules positionnent les organites nucléaires et régulent leurs mouvements. Les microtubules sont impliqués dans le transport sur de longues distances des vésicules sécrétrices à partir de l'appareil de Golgi jusqu'à l'extrémité hyphale en croissance où leur contenu est excrété au fur et à mesure que la paroi est synthétisée.

Les microfilaments, qui semblent former un réseau diffus par liaison croisée, sont particulièrement abondants aux extrémités des hyphes en croissance. Certains microfilaments se forment à l'intérieur et à partir du Spitzenkörper (voir plus loin), tandis que d'autres se prolongent en avant vers l'extrémité hyphale où ils sont liés à la membrane plasmique. Certains autres microfilaments se prolongent en arrière à travers le cytoplasme vers le reste de la cellule. Les microfilaments sont apparemment d'importance vitale pour la croissance normale de l'extrémité hyphale.

Inclusions de stockage

Comme les autres organismes eucaryotiques, les champignons accumulent les **lipides** comme réserve de carbone. Les corps lipidiques, qui sont entourés par une seule membrane, sont rencontrés plus fréquemment dans les spores et les hyphes mûres ou sénescentes. Une autre source de carbone, très répandue chez les champignons, est le polysaccharide **glycogène** (Figure 1-2). Des agrégats de glycogène se forment principalement dans les parties les plus âgées des hyphes et dans les cellules reproductives.

Les substances de réserve existent aussi chez les champignons comme des carbohydrates solubles de faible poids moléculaire. Les **monosaccharides** sont présents seulement en très faibles concentrations et principalement en un état phosphorylé. Cependant, le disaccharide **tréhalose**, qui consiste en deux molécules de glucose, est une substance commune de réserve chez les champignons (Figure 1-2). D'autres réserves communes sont aussi des alcools sucre, appelés alcools polyhydriques ou **polyols**. Ils renferment des composés à trois carbones (glycérol), quatre carbones (érythritol), cinq carbones (arabitol ou ribitol) et six carbones (mannitol). Le mannitol et l'arabitol sont particulièrement répandus (Figure 1-2). L'excès de **phosphate** peut aussi être stocké dans les vacuoles après leur polymérisation en longues chaînes (Figure 1-2).

Membrane plasmique

Les champignons ont une **membrane plasmique** (ou **plasmalemme**) similaire à celle des autres eucaryotes, consistant en une bicouche de phospholipides et des protéines et stérols associés. Cependant, le principal

stérol membranaire chez les champignons vrais est l'**ergostérol** et non le cholestérol comme chez les animaux et les phytostérols du type cholestérol comme chez les plantes. Les pseudo-champignons *Oomycota* ont des stérols comme ceux des plantes dans leur membrane.

En plus de la régulation de l'absorption et la libération des substances, la membrane plasmique chez les champignons peut aussi servir d'ancrage à certaines enzymes, principalement les enzymes impliquées dans la synthèse de la paroi, la chitine synthase et la glucane synthase qui sont alors des protéines intégrales de la membrane. Ces enzymes sont ancrées dans la membrane de manière à produire des chaînes de polysaccharides à partir de la face externe de la membrane. Un troisième rôle joué par la membrane plasmique et de transmettre les signaux de l'environnement extérieur vers l'intérieur de la cellule (transmission de signal).

Lomasomes

Les **lomasomes** sont des structures membranaires (tubules, vésicules ou feuillets parallèles) qui ont été observées entre la membrane plasmique et la paroi cellulaire chez une variété de différents types de champignons. Les lomasomes semblent être associés à la synthèse de la paroi.

Paroi

Etant l'interface entre un champignon et son environnement, la **paroi** protège le corps fongique contre la lyse osmotique et agit comme un tamis moléculaire régulant le passage des grosses molécules à travers les pores. Quand la paroi est pigmentée, le plus souvent avec des mélanines, elle peut protéger les cellules contre la radiation ultraviolette ou les enzymes lytiques des autres organismes. La paroi peut également avoir plusieurs rôles physiologiques tels que formant des sites de liaison pour des enzymes (par exemple invertase et β-glycosidase) ou ayant des propriétés antigéniques qui servent d'intermédiaires dans les interactions entre les champignons et les autres organismes.

La paroi fongique est formée essentiellement de polysaccharides (80 à 90%), mais aussi de faibles teneurs de protéines et beaucoup moins de lipides. Elle est formée principalement d'une composante squelettique ou

microfibrillaire à la face interne de la paroi qui est d'habitude immergée dans une matrice amorphe qui se prolonge à la face externe de la paroi. La composante microfibrillaire consiste en des substances hydro-insolubles hautement cristallines alors que la matrice consiste en des polysaccharides dont la majorité sont hydrosolubles.

Les polysaccharides de la paroi sont différents suivant les grands groupes fongiques. La majorité des champignons vrais, à l'exception des *Zygomycota*, ont typiquement la chitine et les glucanes comme polysaccharides essentiels de leur paroi. La **chitine**, qui est aussi le constituant majeur de l'exosquelette des insectes et d'autres arthropodes, est un polymère linéaire de polysaccharide azoté, la *N*-acétylglucosamine ; les sous-unités étant liées par des ponds β-1,4-glycosidiques (Figure 1-3). Elle est fortement rigide et la rigidité est le résultat des ponts hydrogènes extensifs, tout au long des chaînes, leur donnant cette rigidité au fur et à mesure qu'elles se forment, et ensuite entre les chaînes. Les chaînes de chitine adjacentes s'agrègent d'une façon anti-parallèle conduisant à la formation des microfibrilles. Les **glucanes** sont des polymères ramifiés formés de monomères de glucose. Ils consistent essentiellement en une chaîne principale avec des ponts β-1,3 (ou rarement β-1,4) à laquelle sont liées des chaînes latérales avec des liaisons β-1,6 (Figure 1-3). Comme la chitine, les longues chaînes de glucanes forment des microfibrilles. En plus des glucanes hydrosolubles liées par des ponts β, des glucanes hydrosolubles avec des liaisons α peuvent se trouver dans la paroi.

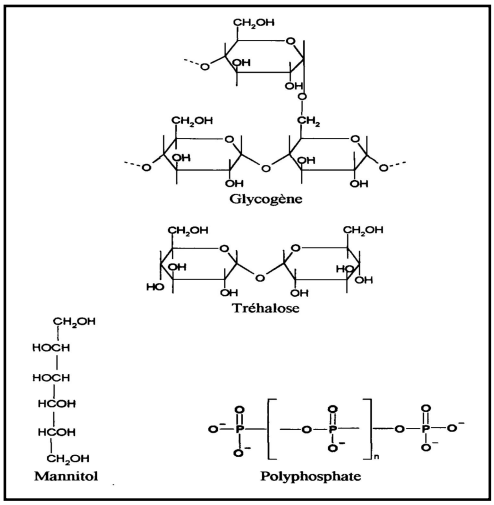

Figure 1-2 : Structure moléculaire des principales substances de réserve chez les champignons et pseudo-champignons.

La paroi des *Zygomycota* est typiquement un mélange de chitine, de chitosane et de polymères d'acides uroniques (par exemple l'acide glucuronique) au lieu du mélange de chitine et de glucanes. Le **chitosane** consiste en une forme de chitine faiblement ou non acétylée, formant un polymère essentiellement de β-1,4-glucosamine (Figure 1-3).

Typiquement, la paroi des pseudo-champignons *Oomycota* contient la cellulose au lieu de la chitine comme composante majeure de la paroi cellulaire, bien que chez certains *Oomycota*, de petites quantités de chitine peuvent exister en mélange avec la cellulose. La cellulose, qui est le constituant majeur de la paroi cellulaire des plantes, consiste en un polymère linéaire de β-1,4-glucose.

Les protéines de la paroi chez les champignons peuvent être des enzymes qui peuvent digérer les éléments nutritifs extracellulaires ou sont impliquées dans la modification structurale de la paroi. Les protéines de la paroi peuvent aussi être des glycoprotéines impliquées dans le processus de reconnaissance cellulaire. Parmi les protéines de la paroi les plus étudiées existent les mannoprotéines, les glycosylphosphatidylinositol protéines, les hydrophobines et d'autres. Divers autres composants peuvent être présents dans la paroi cellulaire fongique. Ils renferment des lipides, des polymères de *D*-galactosamine, des polyuronides et des mélanines. Ces dernières sont des pigments foncés consistant en des polymères ramifiés dérivés de métabolites phénoliques tels que la tyrosine, le catéchol et les dihydroxynaphtalènes. Ils sont impliqués dans la photoprotection et dans la résistance à la lyse enzymatique.

Architecture de la paroi

La paroi cellulaire fongique est un assemblage dynamique complexe de plusieurs composants. Typiquement, la paroi apparaît en microscopie électronique comme étant composée de couches. Celles-ci ne sont cependant pas distinctes, mais interconnectées comme un complexe multimoléculaire massif. Bien que la plupart des travaux ont été effectués sur *Saccharomyces cerevisiae*, une évidence considérable montre que le modèle proposé peut être extrapolé non seulement aux autres cellules de levures mais aussi aux hyphes des autres champignons, en tenant compte

des différences quantitatives et qualitatives appropriées dans la composition.

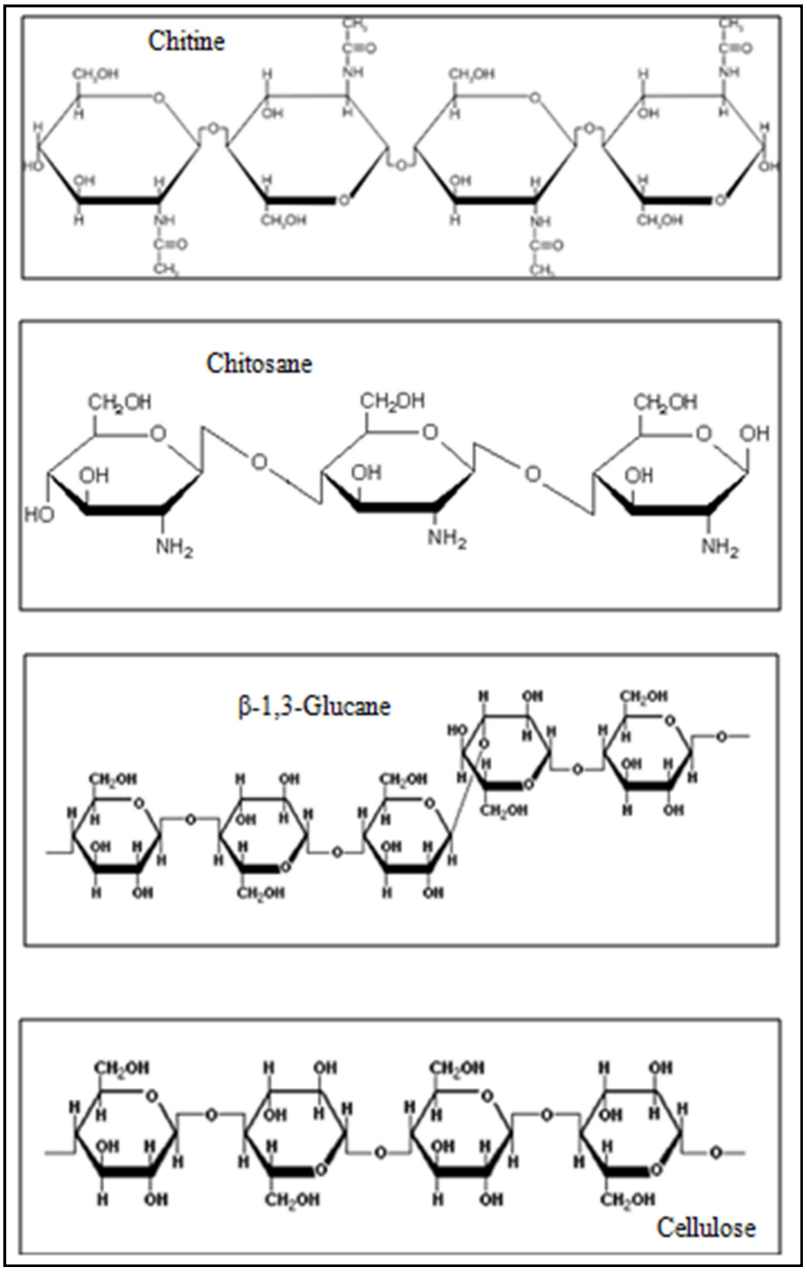

Figure 1-3 : Polysaccharides majeurs des parois cellulaires des champignons et pseudo-champignons.

Les microfibrilles de chitine sont dans la couche la plus interne et apparaissent agir comme un échafaud primaire. Les microfibrilles de β-1,3-glucanes, qui sont prédominantes dans la partie interne de la paroi, sont attachées aux microfibrilles de chitine par des liaisons glycosidiques. En allant vers la surface de la cellule, les β-1,6-glucanes sont liées par

covalence aux microfibrilles de β-1,3-glucanes. Les glycosylphosphatidylinositol-mannoprotéines sont soit ancrées dans la membrane, se prolongeant à travers la paroi, ou séparées de leur ancrage et liées aux β-1,6-glucanes dans la partie externe de la paroi. Des protéines caractérisées par des répétitions internes de séquences d'amino-acides, désignées par protéines pariétales cellulaires *Pir*, semblent être attachées aux β-1,3-glucanes. Certaines mannoprotéines semblent être liées aux microfibrilles de chitine, à partir desquelles elles se prolongent à travers la paroi. Ainsi, la paroi est en résumé faite de chitine fibreuse et de β-1,3-glucanes qui sont concentrées dans la partie la plus interne de la paroi et des ramifications β-1,6-glucanes, des protéines et des mannoprotéines qui prédominent dans la partie la plus externe, mais tous les composants sont en liaisons croisées et interconnectées.

Cloison

La plupart des champignons vrais (*Ascomycota* et *Basidiomycota*) ont des **cloisons** transversales fréquentes divisant les hyphes en compartiments. Les cloisons sont d'habitude perforées.

Les cloisons des *Ascomycota* ont généralement un seul pore central bien que pour certaines espèces, plusieurs perforations peuvent exister. Les pores permettent une continuité cytoplasmique entre les compartiments adjacents. Certains pores centraux uniques sont suffisamment grands pour permettre le passage des organites cytoplasmiques et des noyaux. Chez plusieurs espèces, une ou plusieurs vésicules, désignées par **corps de Woronin**, ont été observées dans le cytoplasme près du pore. Si un compartiment hyphal est endommagé et le cytoplasme fuit à l'extérieur, un corps de Woronin dans la cellule adjacente se déplace et bloque le pore, stoppant ainsi la fuite. Un nouveau bourgeon hyphal peut alors croître à travers la cloison. Les cloisons hyphales sont formées de chitine couverte de glucanes et de protéines.

Les cloisons les plus complexes sont celles des *Basidiomycota*, appelées alors **cloisons dolipores**. Elles contiennent un canal central étroit lié par deux bourrelets de substance pariétale amorphe prédominante en glucane. Des deux côtés de ces cloisons, il y a des structures membranaires

en forme de parenthèses appelées **parenthosomes**, qui ont des pores qui permettent la continuité cytoplasmique mais empêchent le mouvement des organites majeurs.

Matrice extracellulaire

Des substances mucilagineuses, contenant des polysaccharides ou des glycoprotéines, peuvent être secrétées par les champignons. Ces substances peuvent s'accumuler à l'extérieur de la paroi cellulaire comme une **matrice extracellulaire**. L'un des principaux rôles de cette matrice et d'améliorer l'adhésion du champignon à la surface environnementale.

D'autre part, des enzymes extracellulaires produites par les cellules fongiques peuvent être rencontrées dans le mucilage de la matrice. Ces enzymes renferment nombreuses formes hydrolytiques telles que les estérases, comprenant en particulier les cutinases. Chez de nombreux champignons provoquant des pourritures du bois, la matrice peut être un réservoir pour les enzymes digestives qui y sont secrétées. Elle peut alors être le site où le champignon fait le premier contact avec les éléments nutritifs qui vont être absorbés.

La matrice mucilagineuse peut aussi absorber l'eau qui protège le champignon de la dessiccation.

2 - CROISSANCE ET DEVELOPPEMENT

2.1 - GERMINATION

La croissance fongique commence d'habitude par la germination des spores. Généralement, les spores semblent être capables de germer à partir de n'importe quel point, bien que dans certains cas, tels que les urédospores des agents des rouilles (*Basidiomycota*), elles ont un point fixe de germination appelé **pore germinatif**, où la paroi est plus mince qu'ailleurs. Le processus de germination suit un modèle commun. Initialement, la spore gonfle par hydratation, puis elle gonfle encore par un processus métabolique actif et de nouvelles substances de paroi sont incorporées sur la majorité ou la totalité de la surface de la cellule. Finalement, une jeune hyphe, désignée par **tube germinatif**, émerge d'un point localisé sur la surface cellulaire où toute la croissance ultérieure de la paroi est localisée dans cette région. Certains champignons sont caractérisés par ce qui est appelé **sporulation microcyclique**. Ce phénomène a lieu chez certaines espèces fongiques, telles que celles des genres *Cladosporium, Alternaria, Septoria* et *Fusarium*, quand la germination des spores dans des conditions d'alimentation pauvre produit directement des spores. Mais en général, tous les champignons germent pour former des hyphes dans les conditions normale d'alimentation (**sporulation macrocyclique**).

D'habitude, le tube germinatif émerge quelques heures après l'initiation de la germination. Dans le cas de *Blastocladiella* et *Phytophthora*, quand les zoospores enkystées germent, la paroi du tube germinatif reste en continuité avec la paroi de la cellule. Chez certains autres champignons, tels que *Botrytis cinerea*, la paroi du tube germinatif est une extension de la couche interne de la paroi de la spore. Dans beaucoup d'autres spores, telles que les sporangiospores de *Rhizopus arrhizus* et les ascospores de *Daldinia childiae*, un stade précoce dans la germination est la synthèse d'une nouvelle paroi en dessous de la paroi existante de la spore, et la paroi du tube germinatif est une extension de cette nouvelle paroi. L'ancienne paroi de la spore est distendue et

finalement percée par l'émergence du tube germinatif. Dans les arthrospores de *Geotrichum candidum*, la nouvelle paroi est limitée à la région où l'émergence a lieu. Dans tous ces différents cas, la pression exercée par le tube germinatif en croissance et l'activité enzymatique semblent être impliquées ensemble.

Quand les spores commencent à germer, les diverses formes de l'activité métabolique commencent à être progressivement restaurées jusqu'au niveau caractéristique de la cellule végétative. Au fur et à mesure que la germination se déroule, le nombre de ribosomes libres diminue et celui des polysomes augmente, indiquant que l'ARNm commence à être traduit. D'autres changements ultrastructuraux ont lieu comprenant des augmentations dans la masse du réticulum endoplasmique et des changements dans le nombre et la forme des mitochondries.

Pendant leur germination, plusieurs types de spores présentent un **tropisme** qui est définit comme une réponse de croissance directionnelle d'un organisme à un stimulus externe. Par exemple, un **autotropisme négatif** est observé chez de nombreuses espèces fongiques quand les tubes germinatifs des spores en germination d'une espèce émergent aux points les plus distants de la surface de la spore et s'éloignant loin les uns des autres. Parfois, l'**autotropisme positif** peut aussi avoir lieu, aboutissant à une anastomose hyphale. Certains autres tropismes sont connus. Ils renferment le **chémotropisme** qui est une réponse à un stimulus de substances chimiques. Par exemple, un chémotropisme positif aux amino-acides a lieu avec les tubes germinatifs d'*Achlya* et de *Saprolegnia.* Un **phototropisme** basé sur le stimulus de la lumière existe aussi, comme avec le tube germinatif de *Botrytis cinerea* qui montre un phototropisme négatif, s'éloignant de la lumière. Le **tigmotropisme** (réponse au stimulus de contact) est aussi connu chez plusieurs champignons tels que *Puccinia hordei*. Son tube germinatif croît à 90° par rapport à l'arrangement longitudinal des cellules épidermiques de la feuille de son hôte. Ceci semble maximiser leur probabilité de rencontrer et pénétrer par les stomates qui sont arrangés en rangers longitudinales et ont des bords formant un relief légèrement plus élevé que le reste de la surface foliaire.

2.2 - CROISSANCE

Croissance hyphale

Les champignons filamenteux croissent au fur et à mesure que l'extension de l'extrémité hyphale a lieu, alors que les parties les plus âgées des hyphes sont incapables de s'allonger. L'extension de l'extrémité hyphale par la croissance de la paroi est accompagnée par la synthèse du cytoplasme. Les noyaux existent dans les parties les plus âgées des hyphes et leur division ne semble pas être étroitement corrélée avec l'extension hyphale. D'habitude, les hyphes en développement forment des ramifications en succession acropétale (procédant vers l'extrémité) derrière l'extrémité hyphale. Cette ramification en retour donne souvent émergence à des systèmes de ramifications secondaire et tertiaire.

Zone d'extension

La région apicale d'une extrémité hyphale a la forme approximative demi-ellipsoïde. A l'intérieur des hyphes fongiques en extension, il y a à leur extrémité une région approximativement sphérique connue sous le nom de **Spitzenkörper** ou **corps apicale** qui renferme une masse de vésicules entourant un centre sans vésicules. Chez *Allomyces macrogynus*, ce centre est riche en composants cytosquelettiques, actine et γ-tubuline (une forme de tubuline). Le Spitzenkörper a une position centrale quand les hyphes continuent à croître dans la même direction mais un changement dans la direction de croissance est précédé par un déplacement du Spitzenkörper vers le côté de l'extrémité hyphale, suivi par son rétablissement dans la position centrale. Une nouvelle ramification est précédée par la formation d'un nouveau Spitzenkörper dans le site tandis que la cessation de croissance est accompagnée par la disparition du Spitzenkörper. Il est alors conclu que le Spitzenkörper a un rôle important dans l'orientation de l'extension hyphale.

Les vésicules associées au Spitzenkörper sont liées par une seule unité membranaire et sont communément divisées en deux classes, les macrovésicules avec un diamètre supérieur à 0,1 μm et les microvésicules moins de 0,1 μm. Ces vésicules sont non seulement associées à la

croissance apicale des hyphes mais aussi à tous les processus qui impliquent l'extension de la paroi, tels que l'émergence des tubes germinatifs à partir des spores, la ramification des hyphes et le développement des anses d'anastomose. Chez *Neurospora crassa*, les vésicules occupent environ 80% du volume à 1 μm de l'extrémité hyphale tandis que le réticulum endoplasmique et les mitochondries sont absents dans l'extrémité et apparaissent seulement à environ 3 et 6 μm de l'extrémité, respectivement. Absents de la zone d'extension, les noyaux n'existent pas dans 40 μm de l'extrémité hyphale.

Extension de la paroi

L'extension axiale de la paroi est limitée à l'extrême bout tandis que la croissance de la paroi à travers le reste de la zone d'extension est confinée à l'extension circonférentielle. Cette croissance fongique semble être l'une des prodigieuses activités à l'extrémité hyphale où de très nombreuses vésicules délivrent des enzymes lytiques et biosynthétiques à la membrane plasmique à grande vitesse. Quand les vésicules fusionnent avec la membrane plasmique, elles contribuent aussi avec leurs propres composants membranaires à l'extension de la membrane plasmique.

La croissance hyphale implique l'extension de la paroi et ainsi la biosynthèse des composants de cette paroi. Beaucoup de travaux ont été faits sur la biosynthèse de la chitine. Des études sur une variété de champignons ont précisé les enzymes et les étapes biosynthétiques impliquées dans la conversion du glucose-6-phosphate en précurseur de chitine, l'uridine diphosphate *N*-acétylglucosamine. Une seule activité enzymatique est impliquée dans l'étape finale, celle de la **chitine synthase**. Chez beaucoup de champignons, cependant, il y a de multiples isozymes de la chitine synthase. Ces enzymes existent sous une forme active étroitement associée avec la membrane plasmique ou sous une forme zymogène inactive à l'intérieur d'une classe spécifique de microvésicules appelées **chitosomes**. Quand elle est insérée dans la membrane plasmique, la forme zymogène de la chitine synthase doit être activée par une protéase. Le substrat est alors délivré du cytoplasme à la partie de l'enzyme qui est sur la face interne de la membrane plasmique, de façon à ce que les chaînes de

chitine soient synthétisées et expulsées de la face externe de la membrane vers la paroi.

Une autre enzyme majeure impliquée dans la croissance de la paroi est la **glucane synthase** qui catalyse la synthèse des β-1,3-glucanes. Comme la chitine synthase, elle est supposée arrivée dans des vésicules et est alors insérée dans la membrane plasmique à l'apex. Le substrat fourni à partir du cytoplasme est l'uridine diphosphate glucose, un nucléotide de sucre. L'enzyme est composée de deux sous-unités, l'une est sur la face intérieure et contient le site catalytique et l'autre est une protéine liée à la guanosine triphosphate. Cette dernière semble activer l'enzyme à la surface interne de la membrane et les chaînes de glucanes sont synthétisées et expulsées de la surface externe de la membrane vers la paroi. Ainsi, ces chaînes de glucanes semblent subir des modifications ultérieures dans la paroi, où les liaisons β-1,6 sont ajoutées pour produire les glucanes typiques ramifiées des champignons.

Les mannoprotéines sont parmi les quelques composants de paroi qui se forment auparavant dans l'appareil de Golgi et sont ensuite délivrées dans les vésicules à l'apex. L'addition des chaînes de mannane aux protéines est une partie de la fonction normale de glycosylation de l'appareil de Golgi.

Différents types de liaisons croisées existent entre les polymères majeurs de la paroi après leur insertion dans celle-ci. Ces liaisons croisées semblent se former progressivement derrière l'extrémité hyphale. La chitine et les glucanes sont liés par des liaisons covalentes. Les chaînes individuelles de chitine s'associent l'une avec l'autre par des ponts hydrogène pour former des microfibrilles. Les glucanes s'associent aussi de cette façon. Ces ponts de liaisons additionnels derrière l'apex en croissance serviraient à convertir la paroi initialement plastique en une structure progressivement plus rigidifiée.

Pour que de nouveaux composants soient insérés, il semble que la paroi existante se ramollisse de façon à ce que la croissance de la paroi implique un équilibre entre la lyse pariétale et la synthèse pariétale. En

concordance avec ceci, les activités de la chitinase (pour les champignons vrais), de la cellulase (pour les pseudo-champignons *Oomycota*) et de la β-1,3-glucanase (pour l'ensemble) peuvent être rencontrées dans les fractions de la paroi hyphale, bien que ces enzymes puissent exister d'habitude sous forme latente. Les enzymes lytiques de la paroi semblent aussi être impliquées dans les ramifications hyphales, quand de nouveaux apex sont créés à partir d'une paroi hyphale existante mûre. Dans certains travaux, cependant, des recherches ont montré que les extrémités hyphales en croissance ont un cytosquelette se développant de la paroi, qui fournirait un support structural, de façon à ce que la paroi à l'apex soit réellement plastique et ne nécessite pas des activités d'enzymes lytiques.

Force motrice

Les travaux sur la force motrice de la croissance apicale suggèrent que le cytosquelette, par interaction avec les protéines motrices et le calcium, a un rôle central dans la croissance de l'apex. Cette extrémité pourrait être poussée en avant par la polymérisation de l'actine, le cytoplasme coulerait vers l'extrémité à l'aide des protéines motrices interagissant avec les composants cytosquelettiques et les vésicules pourraient aussi être transportées vers l'extrémité à l'aide des composants cytosquelettiques.

Tropisme hyphal

Bien que les champignons nécessitent des éléments nutritifs organiques pour leur croissance, leurs hyphes ne montrent généralement pas de tropisme vis à vis des éléments nutritifs. Seuls certains pseudo-champignons *Oomycota* montrent ce comportement. Chez certains champignons vrais (*Saprolegnia* et *Achlya*, par exemple), les hyphes, sur un milieu de culture pauvre en éléments nutritifs, montrent un tropisme vers l'hydrolysat de caséine ou autres mélanges d'amino-acides et se ramifient aussi à partir du côté le plus proche des mélanges d'amino-acides.

Chez beaucoup de champignons, les hyphes montrent des réponses tropiques à des facteurs non nutritifs. Certains champignons agents de pourriture du bois (*Chaetomium globosum*) s'orientent vers des composés volatils à partir des parties du bois fraîchement coupées. Les hyphes du pathogène des plantules (*Sclerotium rolfsii*) s'orientent vers le méthanol et

les alcools à courtes chaînes formés à partir de la matière organique en début de décomposition.

Ramification hyphale

Les ramifications hyphales émergent par le développement de nouveaux apex. Ces apex peuvent émerger de presque n'importe quel point tout le long d'une hyphe, bien qu'ils se développent rarement près de l'extrémité hyphale. Généralement, ils émergent immédiatement derrière la cloison. Leur développement à partir de la paroi hyphale mûre antérieure doit être précédé par le ramollissement de la paroi. Ceci pourrait impliquer une livraison localisée d'enzymes lytiques vers la paroi ou d'enzymes lytiques déjà présentes dans la paroi attendant une activation.

Généralement, la ramification hyphale dépend de l'environnement. Sur des milieux nutritifs pauvres, les colonies ont des ramifications clairsemées, tandis qu'elles sont fortement ramifiées sur des milieux nutritifs riches.

Division nucléaire

Le compartiment apical des champignons filamenteux est souvent multinucléé. Durant la plupart des stades de la mitose, la membrane nucléaire et le nucléole chez les champignons restent généralement intacts. Il n'y a pas de plaque de métaphase claire, remplacée par des chromosomes dispersés au hasard. A l'anaphase, les chromatides filles se séparent le long de deux directions, sur des fuseaux de fibres de différentes longueurs. Egalement, la plupart des champignons n'ont pas des centrioles typiques mais un corps aux pôles du fuseau qui fonctionne à la manière d'un centriole comme un centre d'assemblage de microtubules pendant la division nucléaire. Ce corps à une structure en forme de disque allongé juste à côté de l'enveloppe nucléaire chez les *Ascomycota*, tandis que chez les *Basidiomycota*, il est souvent composé de deux extrémités globulaires liées par un pont.

Formation des cloisons

Chez la plupart des champignons, les cloisons sont très riches en chitine arrangée en microfibrilles tangentielles. Le site et la croissance

interne des cloisons impliquent la localisation d'un anneau d'actine. Ainsi, comme pour la croissance apicale, les composants cytosquelettiques (microtubules et microfilaments) sont impliqués dans le positionnement de la synthèse de la paroi de la cloison.

Croissance cellulaire

Chez les levures, le processus de croissance cellulaire n'est pas fondamentalement différent de la croissance hyphale. Il est localisé au niveau du site du bourgeonnement, probablement par les mêmes mécanismes comme dans la croissance apicale. En concordance avec ceci, de petites vésicules et des composants cytosquelettiques sont observés à l'extrémité en croissance des sites de bourgeonnement ou quand les cloisons se forment pour séparer un bourgeon de la cellule parentale.

2.3 - DIFFERENCIATION

Comme tous les autres organismes vivants, la différenciation est un changement régulé d'un état à un autre, morphologiquement et/ou physiologiquement. Ces changements dans la morphologie aboutissent à une large gamme de structures différenciées qui servent à des fonctions particulières. Celles-ci renferment une variété de différents types de structures productrices de spores appelées stromes. Ainsi, un **strome** est une masse compacte de hyphes végétatives, produites par le plectenchyme et sur/dans lequel sont communément produites les hyphes fertiles qui génèrent des structures reproductives sexuées et asexuées. Le **plectenchyme** est une structure qui ressemble au tissu et qui est formée par des hyphes qui deviennent tordues et fixées ensemble. Deux types majeurs de plectenchyme sont connus : le **prosenchyme** dans lequel les éléments hyphaux peuvent être observés individuellement et le **pseudoparenchyme** dans lequel les éléments hyphaux ne peuvent pas être distingués. Le terme parenchyme n'est pas utilisé puisqu'il ne s'agit pas d'un tissu vrai comme chez les plantes.

En plus de la différenciation des stromes et des structures impliquées dans le processus de reproduction, d'autres structures sont différenciées durant le développement végétatif. Certaines d'entre elles se forment au niveau cellulaire (appressories, hyphopodes et haustories) tandis que d'autres se forment à un niveau mycélien (sclérotes, rhizomorphes et cordons mycéliens). Un autre type particulier de différenciation est le **dimorphisme** qui caractérise certains champignons capables de changer entre des phases mycélienne et unicellulaire (généralement levure) en réponse au changement des conditions environnementales.

Appressories et hyphopodes

L'**appressorie** est une cellule terminale gonflée qui se forme à l'apex du tube germinatif de la spore en germination (Figure 1-4). Ces gonflements sont appelés **hyphopodes** quand ils se développent sur de courtes branches latérales des hyphes. Telles structures différenciées

permettent à beaucoup de champignons phytopathogènes de se fixer sur la surface de leurs hôtes avant d'y pénétrer.

Haustories

L'**haustorie** est une structure spécialisée dans l'absorption nutritive développée dans la cellule hôte par certains champignons phytopathogènes durant le processus d'infection (Figure 1-4). L'invagination de l'haustorie à l'intérieur de la cellule hôte traverse la paroi cellulaire et non pas la membrane plasmique.

Sclérotes

La production des sclérotes est largement répartie chez les champignons à mycélium septé. Les **sclérotes** se développent initialement par ramification hyphale localisée et répétée, suivie par l'adhésion des hyphes et l'anastomose des branches (Figure 1-4). Durant la maturation des sclérotes, les hyphes externes peuvent être agglutinées et forment une croûte tandis que l'intérieur se différencie en un cortex de cellules à paroi épaisse mélanisée et un médulla central de hyphes avec des réserves substantielles en éléments nutritifs de stockage de glycogène, de lipides et de tréhalose.

Les sclérotes peuvent survivre pendant de longues périodes, souvent des années, dans le sol. Dans des conditions favorables, ils germent soit en produisant des hyphes (les sclérotes mycélogéniques de *Sclerotium rolfsii* et *Rhizoctonia solani*, par exemple) ou en produisant directement des structures sexuelles de sporulation (comme chez *Claviceps purpurea* et *Sclerotinia sclerotiorum*).

Rhizomorphes

Le **rhizomorphe** est une agrégation qui ressemble aux racines et qui est formée de hyphes caractérisées par un « méristème » apical bien défini (Figure 1-4). Les rhizomorphes, qui sont limités à certains *Basidiomycota*, sont fréquemment différenciés en une écorce de petites cellules de couleur noire entourant un cœur central de cellules allongées sans couleur. Les rhizomorphes s'étendent plus rapidement que les hyphes non différenciées

et peuvent croître sur de longues distances à travers le sol. Ils permettent ainsi au champignon de se développer et de coloniser rapidement de grandes superficies. L'exemple remarquable est le rhizomorphe d'*Armillaria mellea*.

Cordons mycéliens

Le **cordon mycélien** est une agrégation hyphale obtenue quand des branches émergent des hyphes et croissent en arrière et en avant tout le long des hyphes parentales. Ces branches produisent des branches ultérieures qui répètent le processus. Ainsi, le cordon devient progressivement plus épais avec beaucoup de hyphes parallèles. La consolidation à lieu par anastomose des hyphes et leur cimentation avec la sécrétion d'une matrice extracellulaire. Les cordons mycéliens permettent aux champignons (*Basidiomycota*) de se propager à travers des surfaces non nutritives jusqu'a atteindre des sites nutritifs plus loin. Le cas le plus intensivement étudié des cordons mycéliens et celui de *Serpula lacrymans*.

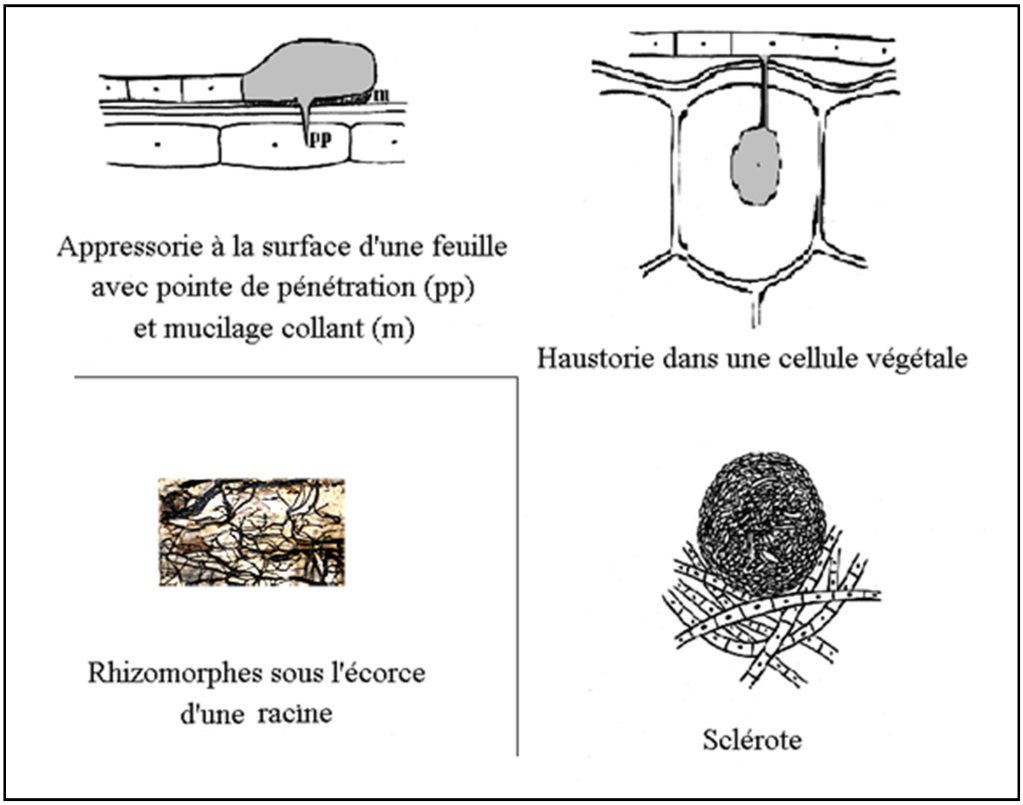

Figure 1-4 : Quelques structures différenciées des thalles des champignons et pseudo-champignons.

2.4 - NUTRITION

Pour leur croissance, les champignons nécessitent des substances nutritives avec lesquelles ils sont en contact direct dans l'environnement. Les éléments nutritifs qui sont de petites molécules, telles que les sucres simples et les amino-acides en solution dans le film d'eau entourant les hyphes, peuvent être directement absorbés par le champignon. Par contre, les substances nutritives formées de gros polymères insolubles, tels que la cellulose, l'amidon et les protéines, doivent d'abord être dégradées avant d'être utilisées. Cette digestion est réalisée par des enzymes extracellulaires qui contrôlent les réactions d'hydrolyse qui dissocient les grosses molécules en composants plus simples. La dégradation complète des gros polymères en molécules simples solubles est un processus où différentes enzymes extracellulaires sont impliquées. Une fois la molécule simple est absorbée dans la cellule, elle passe sous l'action des enzymes intracellulaires (Figure 1-5).

Les enzymes digestives (intracellulaires et extracellulaires) peuvent ne pas être présentes tout le temps dans le champignon. Ainsi, la synthèse de certaines de ces enzymes peut être induite par la disponibilité d'un élément nutritif particulier. Un milieu contenant la cellulose, par exemple, peut induire chez un champignon la production de cellulase qui dégrade cette substance. Par contre, l'absorption d'un élément nutritif particulier par les champignons peut être réprimée par la présence d'un autre élément nutritif plus facile à absorber. Par exemple, un champignon peut utiliser préférentiellement le glucose et n'absorbe pas le saccharose, le maltose ou le galactose jusqu'à ce que le glucose soit épuisé. D'autres cas de répression sont connus. Les phosphates peuvent réprimer l'absorption d'autres composants contenant le phosphore, les amino-acides contenant le soufre peuvent réprimer l'absorption des sulfates, et l'ammoniaque ou la glutamine peut réprimer l'absorption des nitrates.

Pour entrer dans la cellule fongique, les molécules et les ions doivent passer à travers la paroi qui est quelque peu poreuse et à travers la membrane plasmique qui est semi-perméable et qui peut réguler le mouvement des solutés dans la cellule. Les molécules et les ions peuvent

passer à travers la membrane plasmique par transport passif, se déplaçant d'une plus forte vers une plus faible concentration de solutés. Mais les molécules et les ions peuvent s'accumulent dans la direction opposée du gradient de concentration. Ce transport actif est un mécanisme qui implique la liaison du soluté à une molécule transporteuse qui existe dans la membrane plasmique. L'énergie métabolique nécessaire au système transporteur est fournie par l'ATP.

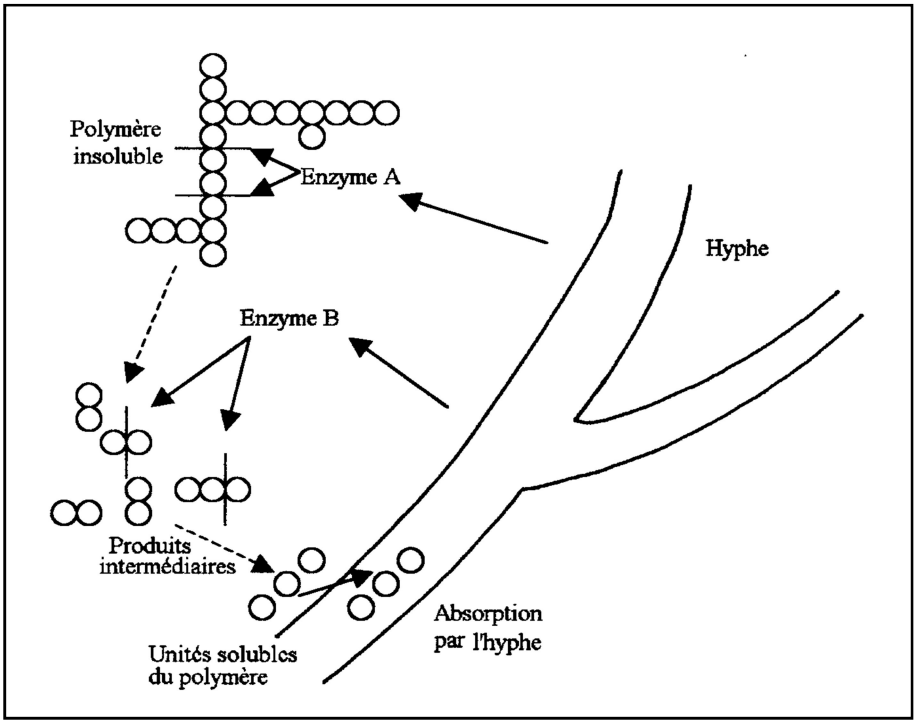

Figure 1-5 : Schéma général de la dégradation des polymères et des oligomères et de l'absorption des monomères chez les champignons et pseudo-champignons.

3 - REPRODUCTION ET SPORULATION

3.1 - REPRODUCTION

La **reproduction** est la formation de nouveaux individus ayant toutes les caractéristiques typiques de l'espèce parentale. Les champignons se reproduisent principalement par l'intermédiaire des **spores** qui sont des structures uni- ou multicellulaires avec diverses formes et tailles, capables de reproduire l'espèce parentale après germination. Les spores peuvent se former à travers une voie asexuée (ressemblant à des bourgeons qui se forment sur des branches de plantes) ou à travers une voie sexuée après fécondation. En outre, certains phénomènes parasexuels peuvent aussi être observés chez les champignons.

La **reproduction asexuée** n'implique pas de caryogamie (fusion des noyaux) et de méiose. Par contre, la **reproduction sexuée** est caractérisée par l'union de deux noyaux suivie par la méiose. Cette reproduction sexuée mène à une très grande incidence de recombinaison génétique et une formation de nouveaux génotypes qui permettent aux champignons de s'adapter facilement à une multitude de conditions environnementales.

Chez certains champignons, quand les organes de reproduction sexuée se forment, le thalle entier peut être converti en une ou plusieurs structures de reproduction, de façon à ce que les phases végétative et reproductive ne peuvent pas co-exister ensemble chez le même individu. Ces champignons sont désignés comme étant **holocarpiques**. Cependant, chez la plupart des champignons, les organes reproductifs se développent à partir seulement d'une partie du thalle, tandis que le reste continue ses activités végétatives normales. Dans cette catégorie, les champignons sont qualifiés d'**eucarpiques**.

Généralement, les champignons se reproduisent à la fois asexuellement et sexuellement, bien que non nécessairement en même temps. La reproduction asexuée est d'habitude plus importante pour la

colonisation du milieu par l'espèce parce qu'elle mène à la production d'un grand nombre d'individus, particulièrement quand le cycle asexuel est répété plusieurs fois durant une saison, tandis que le stade sexué de nombreux champignons peut être produit une fois par saison ou par an. L'existence de deux morphologies (ou parfois plus) chez beaucoup de champignons (stade asexué et stade sexué), a conduit les mycologues, depuis longtemps, à créer dans les deux plus importants groupes fongiques (principalement *Ascomycota* et secondairement *Basidiomycota*) deux sections dans lesquelles ils ont classé et dénommé séparément les formes asexuées et les formes sexuées. Cette situation particulière a aboutit dans le passé à une double appellation et une double classification de nombreuses espèces fongiques.

Le fait que beaucoup de ces espèces fongiques peuvent être rencontrées dans un stade et/ou dans un autre a énormément compliqué l'identification des champignons. Par exemple, deux espèces avec des stades asexués morphologiquement similaires peuvent avoir des stades sexués totalement différents et vice versa. Une situation rencontrée même très communément est celle des champignons ayant seulement un stade asexué mais pas de stade sexué connu. Et c'est cette situation qui était à l'origine de la double appellation et la double classification puisqu'on ne savait pas où classer ces champignons en stade asexué. Ce problème spécifique aux champignons vient finalement d'être résolu moyennant les techniques moléculaires. Ainsi, les études génotypiques comparées ont permis de classer les stades asexués des champignons à l'intérieur des groupes des stades sexués même si ces derniers ne sont pas rencontrés dans la nature.

Pour utiliser une terminologie standard, trois termes ont été proposés par Hennebert et maintenant totalement adoptés par les mycologues. Il s'agit du terme **anamorphe** utilisé pour le stade asexué des champignons, du terme **téléomorphe** utilisé pour le stade sexué et du terme **holomorphe** utilisé pour décrire le champignon entier avec toutes ses facettes, formes et potentialités, latentes ou exprimées.

Reproduction asexuée

La reproduction asexuée est la production non sexuée des spores (sans fécondation). Les méthodes de reproduction asexuée communément rencontrée chez les champignons peuvent être :
- fragmentation d'une partie du thalle en fragments,
- scission ou bourgeonnement du thalle en cellules-filles,
- bourgeonnement *de novo* de spores mitotiques "vraies" à partir du thalle.

Certains champignons utilisent la fragmentation des hyphes comme un moyen normal de propagation. La fragmentation peut avoir lieu accidentellement par l'arrachement de parties du mycélium sous l'action de forces externes. Les hyphes de certains autres champignons se fragmentent habituellement en ses composants cellulaires qui se comportent alors comme des spores. Ces spores sont connues sous le nom de **thallospores** ou **spores thalliques** (Figure 1-6).

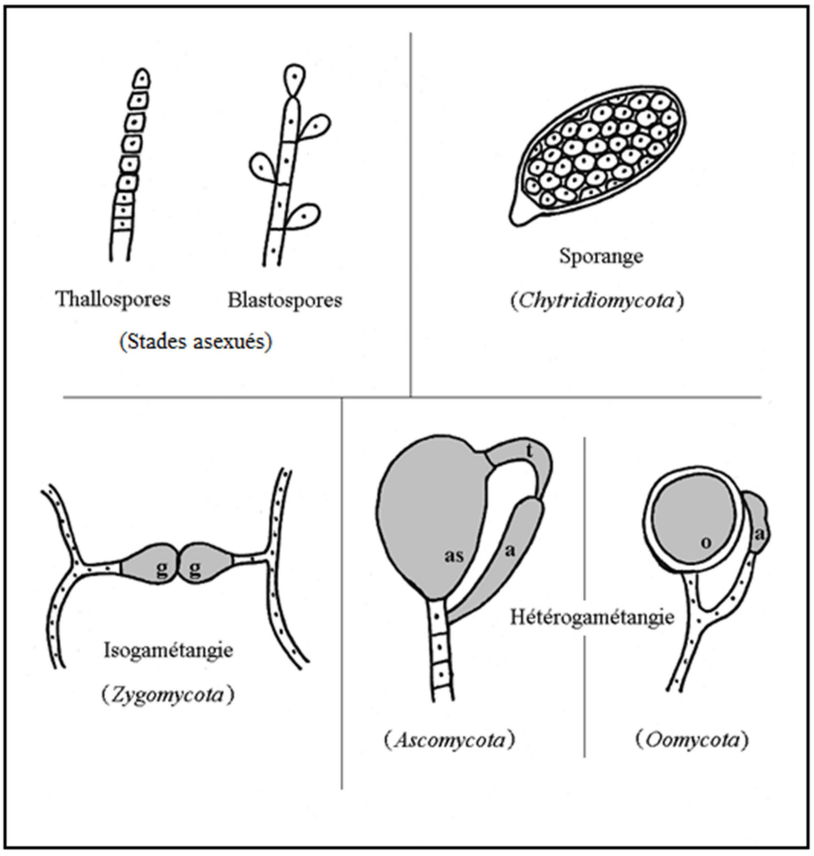

Figure 1-6 : Quelques structures typiques de reproduction (asexuée et sexuée) chez les champignons et pseudo-champignons (a : anthéridie, as : ascogone, g : gamétange, o : oogone, t : trichogyne).

Chez la plupart des champignons unicellulaires, tels que les levures, la reproduction asexuée a lieu par l'intermédiaire de la scission ou du bourgeonnement. La scission et le partage simple d'une cellule en deux cellules-filles par étranglement et la formation d'une paroi cellulaire (*Schizosaccharomyces*). D'autre part, le bourgeonnement implique la production d'une petite excroissance (bourgeon) à partir d'une cellule. Le bourgeon s'accroît en taille quand il est encore attaché à la cellule-mère puis se détache et forme un nouvel individu (*Saccharomyces*). Chez certaines espèces de levures, les bourgeons forment des chaînes ressemblant a un court mycélium, appelé **pseudomycélium**.

Chez la majorité des champignons, la méthode commune de reproduction asexuée est par l'intermédiaire de spores "vraies". Ces spores sont produites *de novo* moyennant un processus de bourgeonnement et sont appelées **blastospores** ou **spores blastiques** (Figure 1-6). Elles varient énormément en morphologie, couleur, taille, nombre de cellules, arrangement des cellules, etc…

Les spores qui peuvent se former ou non à partir de **cellules sporogènes**, se développent directement sur de simples hyphes ou sur diverses structures spécialisées appelées **sporophores**.

Chez les stades asexués (Champignons Anamorphiques), les spores sont appelées **conidies** et les termes de cellules sporogènes et sporophores sont remplacées par **cellules conidiogènes** et **conidiophores**, respectivement. Ces conidiophores peuvent être libres ou groupés en structures conidifères portées par un strome appelé **conidiome**.

Les spores produites asexuellement par les champignons autres que les anamorphes des *Ascomycota* et des *Basidiomycota* sont portées dans des sporanges et sont alors appelées sporangiospores ou sont produites à l'extrémité ou sur les côtés des hyphes de diverses façons et sont assimilées à des conidies et sont ainsi appelées. Un **sporange** est une structure du type sac dont le contenu entier est converti par clivage en nombreuses **sporangispore**s, rarement en une seule sporangiospore (Figure 1-6). Les sporangiospores des *Zygomycota* ne sont pas mobiles et sont appelées

aplanospores tandis que les sporangiospores des *Chytridiomycota* et des pseudo-champignons *Oomycota* sont mobiles et sont appelées **zoospores**. Ces zoospores sont équipées avec un ou deux flagelles leur permettant de se déplacer dans l'eau liquide. Les pseudo-champignons *Plasmodiophoromycota* produisent aussi des zoospores flagellées mobiles.

Reproduction sexuée

Comme chez les autres organismes vivants, la reproduction sexuée chez les champignons implique la copulation et la fécondation aboutissant à l'union de deux noyaux compatibles. Le processus de la reproduction sexuée consiste en trois phases distinctes. D'abord, la **plasmogamie** qui est l'union de deux protoplastes mettant les noyaux près l'un de l'autre à l'intérieur de la même cellule. Ensuite en deuxième phase, la **caryogamie** qui est l'union des deux noyaux rassemblés ensemble par la plasmogamie. Chez certaines espèces, la caryogamie suit la plasmogamie presque immédiatement tandis que chez d'autres, ces deux étapes sont séparées dans le temps et l'espace, avec la plasmogamie seule au départ qui donne une cellule binucléée contenant un noyau de chaque parent. Cette paire de noyaux est appelée **dicaryon**. Les deux noyaux peuvent ne pas fusionner jusqu'à considérablement plus tard dans le cycle biologique du champignon. Pendant la croissance (division cellulaire) et la sporulation du champignon, l'état dicaryotique peut être perpétué de cellule en cellule par la division simultanée des deux noyaux étroitement associés mais qui restent toujours séparés dans les cellules et les spores nouvellement formées. Tôt ou tard, la fusion nucléaire a lieu et est suivie par la **méiose**, qui de nouveau réduit le nombre de chromosomes à un stade haploïde et constitue la troisième phase de la reproduction sexuée. Cette reproduction sexuée aboutit à la production de spores spécialisées ayant des noms particuliers tels que zygospores, ascospores, basidiospores et oospores.

Certaines espèces de champignons produisent des structures sexuelles mâle et femelle distinctes sur un même thalle. Ces espèces sont **hermaphrodites** ou **monoéciques.** Chaque thalle d'une espèce **monoécique** peut s'auto-reproduire sexuellement s'il est auto-compatible. D'autres espèces, dites **diéciques**, consistent en des thalles mâles et femelles, avec certains individus produisant seulement des structures

sexuelles mâles et d'autres seulement des structures sexuelles femelles. Un seul thalle d'une espèce diécique ne peut pas s'auto-reproduire sexuellement normalement puis que l'individu est soit mâle ou femelle.

Généralement, les structures sexuelles des champignons sont appelées **gamétanges**. Elles peuvent porter des cellules sexuelles appelées **gamètes** ou peuvent contenir simplement des noyaux qui sont des gamètes fonctionnels. Les termes **isogamétanges** et **isogamètes** sont utilisés pour désigner, respectivement, les gamétanges et les gamètes qui sont morphologiquement semblables (Figure 1-6). Par contre, les termes **hétérogamétanges** et **hétérogamètes** sont utilisés pour désigner, respectivement, les gamétanges et les gamètes mâles et femelles qui sont morphologiquement distincts. Dans ce dernier cas, le gamétange femelle est appelé **ascogone** chez les *Ascomycota* ou **oogone** chez les pseudo-champignons *Oomycota* ; le gamétange mâle est toujours appelé **anthéridie** (Figure 1-6). Par ailleurs, nombreux champignons (principalement les *Basidiomycota*) n'ont pas de structures sexuelles différenciées ; les hyphes et les spermaties (spores de rôle strictement reproductif) d'un coté et les noyaux d'un autre coté fonctionnent, respectivement, comme des gamétanges et des gamètes.

Chez certaines espèces fongiques, un phénomène **parasexuel** peut avoir lieu et consiste en la fusion de deux hyphes compatibles.

3.2 - SPORULATION

La présence de nourriture abondante est exploitée chez la plupart des champignons par une croissance végétative vigoureuse. Quand la nourriture est épuisée et par conséquent la croissance végétative arrêtée, un champignon doit survivre en se disséminant ou en entrant dans un état latent. Pour la majorité des champignons, la dormance et la dissémination sont réalisées par l'intermédiaire de la production des spores. Ainsi, pour beaucoup de champignons, l'épuisement de la nourriture entraîne une sporulation, tandis que la nourriture abondante entraîne une croissance végétative vigoureuse. Les conditions optimales de nutrition pour la sporulation et pour la croissance végétative sont ainsi d'habitude différentes. La sporulation a lieu communément sous une gamme plus restreinte de conditions environnementales que la croissance végétative. Elle est sensible à différents facteurs environnementaux tels que la nutrition, la température, l'illumination, l'humidité, etc…

Effet de la nutrition

Généralement, la sporulation a lieu quand la croissance mycélienne vigoureuse épuise la nourriture disponible ou quand le mycélium est transféré dans un milieu plus dilué. Un milieu de culture favorisant la sporulation est souvent formulé de façon à fournir une faible concentration en substances nutritives qui ne peut pas soutenir une croissance mycélienne.

Rôle du carbone

Différentes sources de carbone sont utilisées par les champignons pour leur reproduction. Comme la croissance mycélienne, la reproduction asexuée est souvent favorisée par un monosaccharide, tandis que la reproduction sexuée est d'habitude favorisée par un disaccharide ou un polysaccharide. La cellulose, qui n'est généralement pas favorable à la croissance mycélienne, peut induire une sporulation abondante chez les champignons. Par contre, le glucose est souvent une source insatisfaisante de carbone pour la reproduction sexuée bien que d'autres hexoses peuvent être satisfaisants.

En plus de la source de carbone qui est très importante, sa concentration dans le milieu est aussi critique en déterminant si oui ou non la sporulation va avoir lieu. Généralement, de faibles concentrations de glucose favorisent la reproduction sexuée tandis que de fortes concentrations l'inhibent complètement et soutiennent une croissance végétative maximale. Par exemple, *Ophiobolus* [*Gaeumannomyces*] *graminis* produit des pseudothèces fertiles avec un minimum de 0,75% de glucose dans le milieu et un optimum de 1,5% de glucose. Mais, les périthèces ne sont pas produits sur un milieu avec 10% de glucose, alors que le maximum de croissance végétative et la pigmentation ont lieu à cette concentration.

Rôle de l'azote

Différentes sources d'azote sont utilisées par les champignons pour la sporulation et la source d'azote qui donne une bonne croissance mycélienne peut ne pas favoriser la sporulation. Par exemple, l'asparagine et les sels d'ammonium sont d'habitude de bonnes sources d'azote pour la croissance mycélienne mais généralement suppriment la reproduction. *Venturia inaequalis* ne forme pas de pseudothèces sur un milieu contenant des sels d'ammonium. Chez certaines espèces de *Phytophthora*, l'ammoniac sous forme de gaz est toxique et inhibe la formation de l'oogone tandis que les ions d'ammonium dans le milieu n'ont pas d'effet sur la reproduction.

L'urée, les nitrates et les amino-acides semblent être une source d'azote pour la sporulation. Les champignons peuvent être capables d'utiliser toutes ces sources d'azote ou seulement certaines d'entre elles. Ils utilisent souvent un amino-acide particulier ou seulement quelques uns. Les amino-acides particuliers qui sont favorables varient d'un champignon à un autre. Certaines espèces de *Sporormiella* utilisent les nitrates et quelques amino-acides mais pas l'urée pour la formation des pseudothèces. *Cordyceps militaris* a une formation de stromes de périthèces favorisée par un complexe de composés azotés (hémoglobine, caséine ou peptone) et non pas les amino-acides. Les pycnides de *Phyllosticta antirrhini* [*Phoma poolensis*] sont presque deux fois plus grandes quand la croissance est sur

un milieu contenant un sel d'ammonium et non sur un milieu contenant l'alanine.

La concentration en azote permettant la sporulation est généralement au-dessus de celle pour la croissance végétative clairsemée, mais à des concentrations élevées d'azote, la croissance devient vigoureuse et inhibe la sporulation. Chez *Pyronema domesticum*, l'hydrolysat de caséine contenant un mélange d'amino-acides favorise la maturation des apothécies aux concentrations jusqu'a 0,1%, mais des concentrations supérieures (environ 0,35%) répriment la maturation des ascogones et des hyphes ascogènes. La concentration optimale d'azote peut aussi varier avec la source d'azote. Par exemple, les nitrates et l'urée sont les plus efficaces pour la reproduction de *Venturia inaequalis* à une concentration de 30 ppm d'azote, tandis que la concentration la plus efficace en amino-acides varie. La production de pseudothèces est favorisée par 100 ppm d'azote d'acide glutamique et de valine mais elle est inhibée par la même concentration d'azote d'acide aspartique.

Rôle des minéraux

Typiquement, la formation des structures reproductives nécessite une plus grande concentration de minéraux que celles qui permettent une croissance végétative. Certains minéraux particuliers sont nécessaires pour la reproduction et non pour la croissance. Ceci est le cas de *Cyathus stercoreus* qui peut croître sur un milieu manquant d'ions calcium mais nécessite leur apport pour la formation des basidiomes.

Rôle des vitamines

Généralement, les concentrations en vitamines nécessaires à la reproduction sont plus élevées que celles pour la croissance végétative. *Sordaria fimicola* peut croître sur un milieu sans biotine mais ne peut pas former de périthèces sauf si la biotine est ajoutée. D'habitude, les vitamines qui favorisent la croissance mycélienne favorisent aussi la reproduction.

Rôle des facteurs de croissance

L'apport de facteurs de croissance au milieu stimule parfois la sporulation. *Pythium* et *Phytophthora*, par exemple, nécessitent des stérols

pour les reproductions asexuée et sexuée mais non pour la croissance végétative. Certains *Ascomycota* répondent positivement à l'apport des stérols et des acides gras tels que l'acide linoléique.

Effet de la température

La reproduction est fortement affectée par la température qui peut influencer plusieurs processus métaboliques et physiologiques impliqués dans la reproduction. Par exemple, chez *Schizophyllum commune*, le rythme de la migration nucléaire dans le dicaryon et la recombinaison peuvent être augmentés en élevant la température à environ 32°C. La culture de *Neurospora tetrasperma* à une haute température (37°C) inhibe la formation des périthèces.

La réponse de la production asexuée des spores à la température ne diffère pas de celle de la croissance mycélienne, mais la reproduction sexuée de la même espèce a généralement des besoins très précis en température.

La plupart des champignons sont mésophiles, croissant entre 10 et 35°C. La température optimale pour leur reproduction sexuée se situe fréquemment entre 20 et 25°C. Les températures minimale et maximale pour leur reproduction sont dans les 5-10°C des deux côtés de la gamme optimale. Cependant, certains *Ascomycota* ont une basse température optimale inhabituelle. Par exemple, le développement des apothécies de *Monilinia* est favorisé par des basses températures comme 10-15°C tandis que la production des apothécies de *Thelebolus* peut avoir lieu même à 0°C, bien que la gamme optimale est 15-20°C.

Certains *Ascomycota*, tels que *Pleospora herbarum*, nécessitent une longue période de froid pour induire la formation des pseudothèces. Chez *Bionectria solani*, l'activité tyrosinase semble réguler l'induction des périthèces. La tyrosinase oxyde la tyrosine pour former la mélanine, le pigment noir existant dans les parois des périthèces. L'exposition à une basse température augmente à la fois le développement du primordium et l'activité tyrosinase.

Effet de la lumière

La lumière affecte la sporulation des champignons par la stimulation ou l'inhibition de la formation des structures reproductives et des spores. Les effets de la lumière sur la reproduction des champignons sont très complexes. Des espèces étroitement liées peuvent différer dans leurs réponses. L'intensité, la durée et la qualité de la lumière jouent un rôle sur l'effet général de la lumière sur la reproduction.

Généralement, les longueurs d'ondes affectant la reproduction sont dans les régions de l'ultraviolet proche, le violet et le bleu (environ 320 à 490 ηm), bien que dans certains cas, des longueurs d'ondes plus longues dans les gammes du jaune, du rouge et du rouge lointain peuvent aussi affecter la reproduction. Parfois, un champignon peut avoir plus d'une photoréponse. Ainsi, l'ultraviolet proche stimule la formation des pycnides chez l'anamorphe de *Mycosphaerella chrysanthemi* tandis que le rouge lointain stimule la formation des pseudothèces chez le téléomorphe. Dans certains cas, une photoréponse à une longueur d'onde peut être inversée par une exposition consécutive à une autre longueur d'onde. Par exemple, la lumière bleue inhibe la formation des conidies de *Botrytis cinerea*, mais l'inhibition peut être levée par exposition à la lumière rouge lointain.

Chez les champignons, la lumière doit être absorbée par un pigment spécial, le photorécepteur, qui existe dans les cellules. Des preuves appuient l'idée que les flavines sont des photorécepteurs pour les photoréponses à l'ultraviolet proche et le bleu. Ces flavines sont des pigments jaunes qui absorbent fortement les lumières de l'ultraviolet proche et du bleu.

La dose de lumière exigée par beaucoup de champignons à une longueur d'onde donnée reste généralement constante puisque le temps d'exposition pour la photoréponse décroît quand l'intensité augmente. Ainsi, *Neurospora crassa* nécessite 12 s d'exposition à 1,05 W/m^2 d'énergie à partir de la lumière bleue pour produire des périthèces mais nécessite 20 fois plus de temps d'exposition à $5{,}25.10^{-2}$ W/m^2 d'énergie à partir de la même lumière. D'autres champignons peuvent demander plusieurs heures ou même jours d'exposition à la lumière. Par exemple, les

périthèces de *Magnaporthe* sont induites seulement après exposition à la lumière pendant au moins 6 heures quotidiennement durant 5 à 10 jours.

Bien que la lumière soit nécessaire pour la reproduction des champignons, seules certaines phases de développement peuvent être dépendantes de la lumière ou peuvent répondre différemment aux effets de la lumière. Ainsi, les gamétanges de *Pyronema domesticum* nécessitent environ 12 heures d'exposition à la lumière pour leur développement complet. Quelques hyphes ascogènes et asques peuvent se développer ultérieurement à l'obscurité, mais la lumière est nécessaire pour le développement optimal des hyphes ascogènes, asques et ascospores. L'exposition à la lumière constante inhibe la maturation des ascospores tandis que la lumière alternée stimule leur maturation.

Pour certains champignons qualifiés de sporulants diurnes, la lumière a des effets à la fois inhibiteur et stimulateur. Ils nécessitent l'alternance normale du jour et de la nuit pour la sporulation. Ceci est le cas de *Coprinellus congreatus* qui nécessite une période de lumière qui initie la morphogenèse. Ensuite, une période d'obscurité de plusieurs heures est nécessaire pour l'élongation du stipe et le développement de la baside, qui sont inhibés par la lumière. Après la période obscure, une seconde période de lumière est demandée pour la maturation normale des basidiospores et l'ouverture du piléus nécessaire à la décharge des basidiospores. *Stemphylium botryosum* est aussi un sporulateur diurne et produit des conidies abondantes seulement sous lumière et obscurité alternées. Il ne sporule pas ou produit seulement peu de conidies sous obscurité constante et sous lumière constante où il forme des conidiophores stériles. Ce champignon nécessite la lumière ultraviolette pour la production des conidiophores tandis que la seconde phase de développement, durant laquelle les conidies sont formées, demande l'obscurité.

Effet du complexe aérien

La plupart des champignons nécessite l'oxygène pour la sporulation même ceux, tels que *Saccharomyces cerevisiae*, qui sont capables de croître sous des conditions d'anaérobie.

Des concentrations élevées en dioxyde de carbone peuvent affecter la sporulation des champignons. Ainsi, une concentration de 5% de dioxyde de carbone inhibe l'initiation de la structure sporulante chez *Schizophyllum commune* et l'expansion du piléus chez *Flammulina velutipes*. Cependant, la formation des périthèces de *Chaetomium globosum* est stimulée par le dioxyde de carbone aux concentrations de plus de 10%.

L'humidité relative de l'atmosphère adjacent à un sporophore détermine le rythme avec lequel l'eau est perdue dans l'atmosphère. Chez *Polyporus brumalis*, une forte humidité relative, et donc un faible rythme de perte d'eau par transpiration, donne des structures sporulantes de forme anormale, avec des stipes allongés et des piléus rudimentaires.

Les substances volatiles existant dans l'environnement affectent la reproduction des champignons. La formation des apothécies par *Pyronema domesticum* est très sensible aux substances volatiles auxquelles il est exposé. Ces produits volatils émis par certaines bactéries et champignons peuvent inhiber, ou au moins réduire, le développement de ses apothécies.

Changements accompagnant la sporulation

Les facteurs nutritionnels et environnementaux sont importants dans la reproduction. Une déficience de l'un d'entre eux est suffisante pour maintenir le champignon dans un état végétatif. Le passage de la croissance végétative à la reproduction est affecté par toutes les conditions culturales et est génétiquement régulé.

Transcription et traduction

Plusieurs études sur différents champignons ont démontré que des changements dans la transcription et la traduction accompagnent la reproduction. Chez *Schizophyllum commune*, la transition de la phase monocaryotique à celle dicaryotique est marquée par la production d'une classe d'ARNm (transcription) associée avec la reproduction seulement et cette classe entraîne la production de polypeptides (traduction) qui se forment durant la morphogenèse. La formation du basidiome est accompagnée par un important accroissement dans la transcription de ces ARN dans le dicaryon, bien qu'elles représentent seulement 5% de l'ARN

total. Chez *Sordaria brevicollis*, des polypeptides spécifiques au développement des périthèces ont été détectés. Environ 15% de ces polypeptides isolés ont été trouvés dans les périthèces en cours de développement mais pas dans le mycélium.

AMP cyclique

Dans la reproduction de certains champignons, les niveaux de l'adénosine monophosphate (AMP) cyclique sont connus jouer un rôle régulateur. Ceci est le cas de la morphogenèse des cléistothèces du téléomorphe d'*Aspergillus nidulans* aussi bien que la formation des oospores et zoospores de *Lagenidium giganteum*. Chez *Coprinopsis cinerea*, la morphogenèse du basidiome est accompagnée par un accroissement dans le niveau de l'AMP cyclique et l'adényl cyclase qui est responsable de la synthèse de ce nucléotide. L'AMP cyclique peut aussi jouer un rôle dans la photoinduction. *Saccobolus platensis* nécessite la lumière pour l'induction de la formation des apothécies, mais les apothécies sont produites à l'obscurité si l'AMP cyclique est ajouté au milieu de culture.

Métabolisme

Un accroissement dans la concentration en glycogène dans les basidiomes en maturation a été démontré chez beaucoup de champignons tels que *Sphaerobolus stellatus*. Chez *Coprinopsis cinerea*, le glycogène s'accumule quand la caryogamie est initiée. Subséquemment, le glycogène est enzymatiquement dégradé, fournissant de l'énergie pour la maturation des basidiospores.

Le métabolisme est impliqué dans le contrôle métabolique de la morphogenèse chez *Coprinopsis cinerea*. Durant l'accroissement du piléus, l'activité de quatre enzymes impliquées dans le métabolisme de l'azote augmente fortement. Le cycle de l'urée augmente également en activité aboutissant à une accumulation de l'urée dans le piléus.

Libération des spores

Les spores dites de dissémination doivent être libérées le plus tôt possible de façon à ce que cette dissémination puisse avoir lieu et de

nouvelles colonies peuvent s'établir. Les spores dites de conservation sont libérées par la lyse des hyphes ou les structures sporulantes sur lesquelles elles sont portées. Cette lyse peut durer longtemps. La libération des spores peut être accomplie par l'intermédiaire de différents mécanismes de lancement. Certains sont passifs, utilisant l'énergie de l'environnement, tandis que d'autres sont actifs, utilisant l'énergie générée à l'intérieur du champignon. Les spores passivement lancées peuvent avoir une surface hydrophobe et sont difficiles à mouiller (spores sèches) ou peuvent être facilement mouillées (spores mouillables).

Dissémination des spores

Toutes les spores fongiques activement ou passivement déchargées dans l'air sont passivement disséminées. Plusieurs vecteurs peuvent disperser les spores : l'air, l'eau, les animaux, les semences, etc.…

Dormance et conservation des spores

Dormance des spores

La dormance des spores est l'état entre l'achèvement de la sporulation et le commencement de la germination. Durant la dormance, l'activité métabolique est beaucoup plus basse que dans les cellules végétatives des espèces fongiques et il n'y a pas de changements morphologiques. Deux types de dormance sont connus : **dormance exogène** qui est imposée par le manque d'un environnement favorable pour la germination et **dormance endogène** qui dépend des caractéristiques structurales ou métaboliques de la spore. La distinction entre les deux dormances exogène et endogène n'est pas toujours claire.

Conservation des spores

Chez *Sordaria macrospora*, les ascospores peuvent résister aux forts stress environnementaux. Jusqu'à 10% de ces spores survivent à une congélation rapide, un dégèle, une lyophilisation, une irradiation par un rayon d'électrons, des conditions de grand vide ou des fixateurs chimiques.

Dans la nature, les spores en dormance sont exposées à un environnement hostile : radiation solaire, dessiccation et attaque par d'autres organismes. Les spores qui survivent sont d'habitude sphériques

pour avoir une surface minimale en relation avec le volume et pour être facilement disséminées. Leur cytoplasme contient souvent de très hautes concentrations de tréhalose. Les mélanines contenues dans la paroi cellulaire de plusieurs types de spores de conservation semblent aussi jouer un rôle clé. Ces mélanines résistantes à la dégradation par les microorganismes confèrent une protection contre les attaques microbiennes aussi bien que la radiation solaire. Des exemples renferment des sporangiospores et des zygospores de *Mucor mucedo* [*Rhizopus stolonifer*], des conidies d'*Alternaria* et d'*Aspergillus nidulans* et des basidiospores d'*Agaricus bisporus*.

Métabolisme des spores en dormance

Diverses réserves nutritives existent dans les spores. Les réserves communes renferment le tréhalose comme dans les sporangiospores de *Phycomyces* et les ascospores de *Neurospora*, des polyols comme dans les conidies de *Penicillium* et des lipides comme dans toutes les spores. Les réserves de lipides sont souvent particulièrement utilisées durant la dormance des spores tandis que le métabolisme des autres réserves peut être inhibé jusqu'à ce que la germination des spores commence. Ainsi, dans les sporangiospores dormantes de *Phycomyces*, l'enzyme tréhalase est dans un état inactif tandis que dans les ascospores dormantes de *Neurospora*, elle est active mais elle est gardée à l'extérieur de la membrane plasmique dans la paroi cellulaire loin de son substrat le tréhalose qui est dans le cytoplasme. En outre, le tréhalose semble jouer un important rôle en maintenant l'intégrité structurale du cytoplasme fongique sous les conditions d'un stress environnemental. Il peut exercer un puissant effet stabilisateur sur les protéines et assurer une protection contre la dessiccation. Dans les spores en dormance, l'activité métabolique est très faible. Ainsi, dans les ascospores en dormance de *Neurospora*, les vitesses de consommation d'oxygène et de production de dioxyde de carbone sont 1-4% des vitesses normales dans les cellules végétatives.

Auto-inhibition de la germination des spores

Généralement, les spores en grand nombre ou en suspension dense ne germent pas. Plusieurs composés inhibiteurs qui auto-inhibent la germination des spores ont été isolés à partir d'espèces fongiques. Par

exemple, les spores d'*Uromyces appendiculatus* contiennent un dérivé d'acide cinnamique qui inhibe l'émergence du tube germinatif à de très faibles concentrations. Un composé très similaire existe dans les spores de *Puccinia graminis* dont le tube germinatif émerge à travers un pore dans la paroi cellulaire. Il semble que l'inhibiteur empêche la dissolution enzymatique du complexe protéine-mannane qui bouche le pore. Chez *Peronospora tabacina* [*hyoscyami*], la dormance est maintenue par un dérivé de β-ionone appelé quiésone qui semble inhiber la synthèse des protéines. Le stade de gonflement lors de la germination des spores de *Dictyostelium discoideum* est inhibé par un dérivé d'adénine appelé discadénine.

Levée de la dormance des spores

La fin de la dormance des spores et par conséquent le début de leur germination impliquent une initiation des activités biochimiques, un accroissement progressif des vitesses métaboliques et des changements morphologiques tels que l'émergence d'un tube germinatif.

L'activation des spores nécessite certains besoins communs. La plupart des espèces fongiques nécessite l'eau liquide ou une humidité relative élevée, l'oxygène, le dioxyde de carbone et des limites acceptables de température. Pour continuer la germination, les champignons nécessitent également des substances nutritives, particulièrement celles qui sont hydrosolubles et ont un faible poids moléculaire. Plusieurs autres stimulus physique et chimique peuvent induire la germination des spores. Par exemple, les ascospores de *Neurospora* germent après une courte exposition (10-20 min) à une forte température (50-60°C). La germination des téliospores de *Puccinia carthami* est stimulée par les polyacétylènes.

DEUXIEME PARTIE :

NOUVELLE SYSTEMATIQUE

1 - REGNE DES CHAMPIGNONS : *FUNGI* ……...… 055
1.1 - PHYLUM DES *MICROSPORIDIA* …….. 057
1.2 - PHYLUM DES *NEOCALLIMASTIGOMYCOTA*. 058
1.3 - PHYLUM DES *CHYTRIDIOMYCOTA* …… 059
1.4 - PHYLUM DES *BLASTOCLADIOMYCOTA* …… 062
1.5 - PHYLUM DES *ZYGOMYCOTA* ……...… 063
1.6 - PHYLUM DES *GLOMEROMYCOTA* ……..... 066
1.7 - PHYLUM DES *ASCOMYCOTA* ……...… 067
1.8 - PHYLUM DES *BASIDIOMYCOTA* ……..... 091
1.9 - LES CHAMPIGNONS ANAMORPHIQUES …. 106
2 - REGNE DES *CHROMISTA* ……. 124
PHYLUM DES *OOMYCOTA* ……..... 125
3 - REGNE DES *PROTOZOA* …… 132
PHYLUM DES *PLASMODIOPHOROMYCOTA* ……. 133

Les Champignons

1 - REGNE DES CHAMPIGNONS : *FUNGI*

Le règne des champignons (***Fungi***) se divise en 8 phylums et renferme les champignons vrais qui sont des organismes eucaryotes se nourrissant par absorption et caractérisés par des parois cellulaires riches en chitine et β-glucanes, des mitochondries avec des crêtes plates, des thalles unicellulaires ou filamenteux et des spores généralement non flagellées, et quand les flagelles existent, ils sont sans mastigonèmes. La reproduction est sexuée ou axesuée et la phase diploïde est souvent courte. Il existe près de 98 000 espèces fongiques décrites.

Les 8 phylums contenus dans ce règne sont :
1) ***Ascomycota***,
2) ***Basidiomycota***,
3) ***Blastocladiomycota,***
4) ***Chytridiomycota***,
5) ***Glomeromycota***,
6) ***Microsporodia***,
7) ***Néocallimastigomycota,***
8) ***Zygomycota***.

Les **champignons Anamorphiques** (antérieurement les Deutéromycètes) ne sont plus considérés comme une catégorie taxonomique formelle puisqu'ils ne forment pas une unité monophylétique. Ce sont des champignons qui auraient perdu la faculté de se reproduire sexuellement ou qui sont des anamorphes d'autres phylums, principalement les *Ascomycota* et rarement les *Basidiomycota*.

Dans la systématique qui suit, seules les parties relatives aux champignons pathogènes des plantes sont développées. Les phylums sont présentés, non pas dans un ordre alphabétique, mais dans un ordre biologiquement évolutif, en partant des formes peu évoluées, zoosporiques, monocellulaires ou filamenteuses cénocytiques, vers les fromes plus évoluées, non zoosporiques, généralement filamenteuses septées.

REGNE DES CHAMPIGNONS : *FUNGI*

1) Phylum des *Ascomycota*
2) Phylum des *Basidiomycota*
3) Phylum des *Blastocladiomycota*
4) Phylum des *Chytridiomycota*
5) Phylum des *Glomeromycota*
6) Phylum des *Microsporodia*
7) Phylum des *Néocallimastigomycota*
8) Phylum des *Zygomycota*

1.1 - PHYLUM DES *MICROSPORIDIA*

Le phylum des ***Microsporidia*** était auparavant classé dans le règne des *Protozoa*. Mais sur la base des techniques moléculaires, ce phylum est maitenant rattaché au règne des champignons (*Fungi*). Sa subdivision en classes, ordres et familles ne fait pas l'unanimité des spécialistes. La plupart des espèces de ce phylum sont des parasites d'animaux.

1.2 - PHYLUM DES *NEOCALLIMASTIGOMYCOTA*

Le phylum des ***Neocallimastigomycota*** est formé d'un seul ordre dont les espèces vivent généralement en anaérobie dans les tubes digestifs des ruminants. Ce sont des champignons vrais zoosporiques.

1.3 - PHYLUM DES *CHYTRIDIOMYCOTA*

Le phylum des ***Chytridiomycota*** (ou les chitrides) se caractérise par un thalle unicellulaire ou mycélien cénocytique et un stade zoospore généralement monoflagellée ou rarement multiflagellée dont les falgèlles sont sans mastigonèmes. Ce phylum se divise en 2 classes qui sont les **Chytridiomycètes** renfermant des pathogènes de plantes et les **Monoblépharidomycètes**.

CLASSE DES CHYTRIDIOMYCETES

Les **Chytridiomycètes** sont des champignons vrais qui produisent des cellules mobiles à un certain stade dans leurs cycles biologiques. L'une de leurs caractéristiques, partagée avec les *Zygomycota*, est d'avoir un **thalle** cénocytique quand il est filamenteux. Le thalle peut aussi être unicellulaire. Les parois cellulaires sont connues contenir la chitine et les glucanes, bien que la cellulose a été démontrée exister dans quelques cas particuliers.

Les Chytridiomycètes renferment plusieurs phytopathogènes dont certaines espèces sont des vecteurs de nombreux virus de plantes d'importance économique. Ils peuvent être des parasites **endobiotiques** vivant entièrement à l'intérieur des cellules de leurs hôtes ou des parasites **épibiotiques** produisant leurs structures reproductives à la surface de leurs hôtes.

Certains Chytridiomycètes produisent des **rhizoïdes** qui sont des filaments courts contenant un cytoplasme mais non des noyaux et sont éventuellement séparés du reste du thalle par des cloisons. Ils servent à ancrer le **thalle** à son substrat et le nourrit en absorbant la nourriture. Chez d'autres espèces, le thalle est caractérisé par un mycélium plus ramifié et est alors appelé **rhizomycélium** (Figure 2-1). Bien que les hyphes des Chytridiomycètes soient typiquement cénocytiques, chez certaines espèces, une cloison se forme régulièrement à la base de chaque structure reproductive et des cloisons dispersées peuvent se former dans les parties les

plus âgées des hyphes. Les mycéliums de la plupart des formes complexes peuvent produire des **pseudo-cloisons** qui sont chimiquement différentes des parois hyphales.

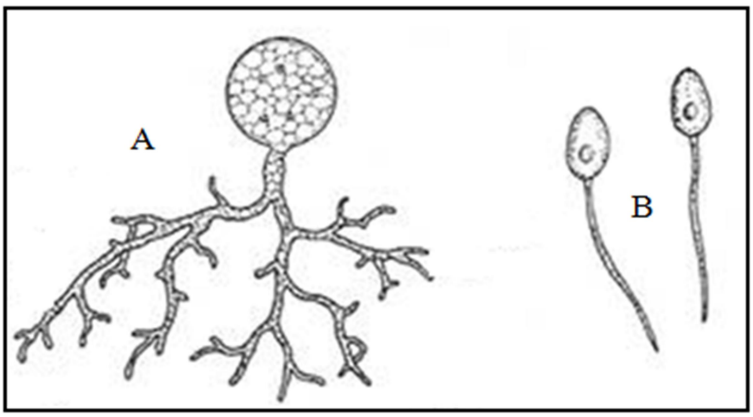

Figure 2-1 : Spore germant par rhizomycélium (A) et zoospores (B) de Chytridiomycètes

La **reproduction asexuée** des Chytridiomycètes a lieu par l'intermédiaire des **zoospores** qui se forment dans les sporanges. Ces zoospores postérieurement flagellées peuvent émerger à travers une ou plusieurs papilles quand le sporange se décharge (Figure 2-1).

La **reproduction sexuée** des Chytridiomycètes est accomplie par une variété de méthodes. Certaines espèces sont **holocarpiques**, tandis que d'autres sont **eucarpiques**. Dans cette reproduction, la copulation peut être **planogamétique** où la conjugaison a lieu entre des planogamètes isogames (gamètes morphologiquement similaires) ou des planogamètes anisogames (gamètes morphologiquement différents). La copulation peut aussi avoir lieu quand un gamète mâle mobile (anthérozoïde) libéré à partir d'un gamétange mâle, féconde un gamète femelle non mobile (œuf). Chez des formes plus évoluées, la copulation est **gamétangique** et est accomplie par le transfert d'un protoplaste entier d'un gamétange dans un autre. La reproduction des Chytridiomycètes peut aussi prendre place par somatogamie qui est la fusion de structures végétatives.

La classe des Chytridiomycètes renferme plusieurs ordres parmi lesquels 2 contiennent des phytopathogènes.

1) Ordre des Chytridiales

Dans cet ordre, les espèces phytopathogènes existent dans la famille des Synchytriacées.

Famille des Synchytriacées : La famille des Synchytriacées contient des phytopathogènes appartenant au genre *Synchytrium*.

Exemples :

- *Synchytrium endobiotium* : agent de la gale verruqueuse de la pomme de terre,
- *Synchytrium mascrosporum* : pathogène de centaines d'espèces végétales,
- *Synchytrium phaseoli* : pathogène des légumineuses.

2) Ordre des Spizellomycétales (ou **Olpidiales**)

Cet ordre contient entre-autres une famille qui renferme des phytopathogènes. C'est la famille des Olpidiacées.

Famille des Olpidiacées : Cette famille contient certains phytopathogènes qui appartiennent au genre *Olpidium*.

Exemples :

- *Olpidium brassicae* : pathogène des racines du chou,
- *Olpidium viciae* : agent de la gale verruqueuse de la fève.

CLASSE DES CHYTRIDIOMYCETES

1) Ordre des Chytridiales
Famille des Synchytriacées

2) Ordre des Spizellomycétales (ou **Olpidiales**)
Famille des Olpidiacées

1.4 - PHYLUM DES *BLASTOCLADIOMYCOTA*

Les ***Blastocladiomycota*** faisaient partie des *Chytridiomycota* en tant qu'ordre des Blastocladiales. Ils en sont séparés pour former un phylum contenant une seule classe, les **Blastocladiomycètes**.

CLASSE DES BLASTOCLADIOMYCETES

La classe des Blastocladiomycètes referme un seul ordre dont l'une des familles contient des phytopathogènes.

Ordre des Blastocladiales

Famille des Physodermatacées : Cette famille contient des phytopathogènes appartenant au genre *Physoderma*.

Exemples :

- *Physoderma alfalfae* : agent de la tumeur marbrée de la luzerne,
- *Physoderma leproides* : agent de la tumeur marbrée de la betterave,
- *Physoderma maydis* : agent des taches brunes du maïs.

CLASSE DES BLASTOCLADIOMYCETES

Ordre des Blastocladiales

Famille des Physodermatacées

1.5 - PHYLUM DES *ZYGOMYCOTA*

Les ***Zygomycota*** continue à être considérés comme un phylum bien qu'ils forment un groupe polyphylétique qui se divise en 4 sous-phylums : *Entomophthoromycotina*, *Kickxellomycotina*, *Mucoromycotina* et *Zoopagomycotina*. Seul le sous-phylum des ***Mucoromycotina*** renferment des agents phytopathogènes.

PHYLUM DES *ZYGOMYCOTA*

1) Sous-phylum des *Entomophthoromycotina*
2) Sous-phylum des *Kickxellomycotina*
3) Sous-phylum des *Mucoromycotina*
4) Sous-phylum des *Zoopagomycotina*

SOUS-PHYLUM DES *MUCOROMYCOTINA*

Etant *Zygomycota*, le sous-phylum des ***Mucoromycotina*** se caractérise par l'absence de cellules mobiles et un **thalle** filamenteux cénocytique. Les parois hyphales sont composées de chitine, de chitosane et d'acide polyglucuronique. Chez certaines espèces, le mycélium peut posséder des cloisons plus ou moins régulièrement espacées. Quelques autres espèces croissent par des hyphes aériennes appelées **stolons** qui développent des **rhizoïdes** au contact avec le substrat (Figure 2-2).

La **reproduction asexuée** des *Mucoromycotina* se réalise par l'intermédiaire des **sporangiospores** produites en grand nombre (des dizaines jusqu'à des milliers) dans des **sporanges** ou en petit nombre (une à quelques unes) dans des **sporangioles**. Dans le cas d'une seule sporangiospore par sporangiole, il est nécessaire de la différencier d'une conidie qui ne se forme dans aucune structure en forme de sac. Les sporanges sont portés par des **sporangiophores** (Figure 2-2).

La **reproduction sexuée** des *Mucoromycotina* s'effectue par la fusion de deux gamétanges, souvnet de morphologie similaire. Les gamétanges fusionnés évoluent en **zygosporange** qui produit à la fin une spore de conservation à paroi épaisse appelée **zygospore**. Beaucoup d'espèces sont hétérothalliques tandis que certaines autres sont homothalliques.

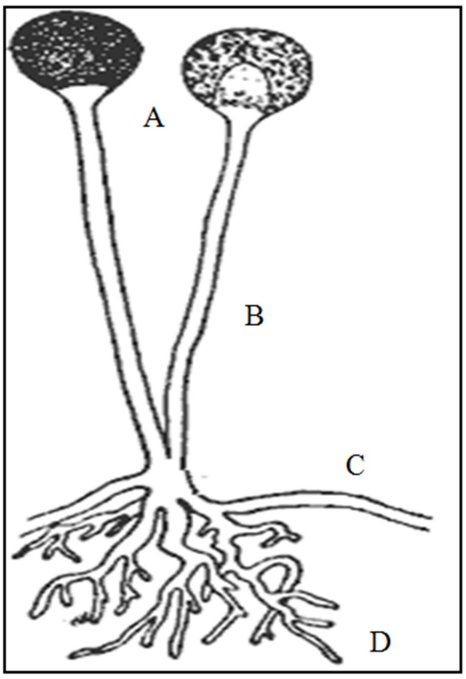

Figure 2-2 : Sopranges (A), Sporangiophore (B), Stolon (C) et Rhizoïdes de *Mucoromycotina*

Le sous-phylum des *Mucoromycotina* renferem 3 ordres dont seul l'ordre des Mucorales contient des espèces pathogènes de plantes.

Ordre des Mucorales

L'ordre des Mucorales renferme plusieurs familles dont les plus importantes sont celles des Choanéphoracées et des Mucoracées. Ces dernières referement des pathogènes qui attaquent les produits végétaux en cours de stockage.

Famille des Choanéphoracées : Les Choanéphoracées contiennent des phytopathogènes qui appartiennent aux genres *Choanephora* et *Gilbertella*.

Exemples :

- *Choanephora cucurbitarum* : agent de la pourriture des fruits des cucurbitacées,
- *Gilbertella persicaria* : agent de la pourriture des pêches.

Famille des Mucoracées : La famille des Mucoracées renferme des espèces qui sont phytopathogènes. Elles appartiennent aux genres *Mucor* ou *Rhizopus*.

Exemples :

- *Mucor racemosus* : agent de la moisissure des fruits stockés,
- *Rhizopus stolonifer* : agent de la moisissure des fraises et des pommes de terre stockées.

SOUS-PHYLUM DES *MUCOROMYCOTINA*

Ordre des Mucorales

Famille des Choanéphoracées

Famille des Mucoracées

1.6 - PHYLUM DES *GLOMEROMYCOTA*

En utilisant les techniques moléculaires, le phylum des ***Glomeromycota*** a été séparé du phylum des *Zygomycota* puisqu'il s'est avéré que les 2 phylums ne sont pas dans la même unité monophylétique et n'ont donc pas le même ancètre. Le phylum des *Glomeromycota* renferme une seule classe, celle des **Gloméromycètes** dont les espèces forment des mycorhizes arbusculaires avec les racines de beaucoup de plantes.

1.7 - PHYLUM DES *ASCOMYCOTA*

Le phylum des ***Ascomycota*** est le plus grand groupe des champignons avec plus de 60000 espèces dont un nombre élevé est formé de pathogènes de plantes. Les caractéristiques les plus communes de ce phylum sont la production d'ascospores et la présence de parois hyphales lamellaires avec une couche externe mince dense aux électrons et une couche interne relativement épaisse, transparente aux électrons. Ces caractéristiques ont permis aux mycologistes, avant le développement des techniques moléculaires, de reconnaître la plupart des Champignons Anamorphiques comme des *Ascomycota* même en absence des téléomorphes.

Le **thalle** des *Ascomycota* peut être unicellulaire ou le plus souvent mycélien. Les parois cellulaires contiennent principalement la chitine, bien que la présence de cellulose ait été rapportée chez certaines espèces. Les hyphes des *Ascomycota* sont divisées en compartiments par des cloisons contenant d'habitude, au niveau de leur centre, un petit pore circulaire qui permet une continuité cytoplasmique entre les cellules des hyphes. Les pores peuvent être bouchés avec les corps de Woronin pour différentes raisons, telles que la séparation des hyphes âgées ou endommagées du reste du mycélium. Les *Ascomycota* peuvent produire des structures mycéliennes spécialisées telles que les **appressories**, les **haustories** et les **hyphopodes**. Chez certaines espèces, les hyphes mycéliennes peuvent se développer en **sclérotes**.

La **reproduction asexuée** a lieu par l'intermédiaire de diverses conidies produites directement sur le thalle ou à partir de cellules conidiogènes portées par des conidiophores qui sont libres sur le thalle ou groupés dans/sur des structures conidifères particulières. Cette reproduction asexuée des espèces d'*Ascomycota* va être développée plus loin dans le chapitre réservé aux Champignons Anamorphiques.

La **reproduction sexuée** des *Ascomycota* s'effectue de différentes façons :

- **Isogamétangie** : deux gamétanges morphologiquement similaires fusionnent et la cellule de fusion se développe en asque. Dans la plupart des

cas, la caryogamie prend place rapidement après la plasmogamie de façon à ce que la phase dicaryotique soit courte,

- **Hétérogamétangie** : deux gamétanges uninucléés ou multinucléés morphologiquement différents sont produits. Le gamétange mâle, l'**anthéridie**, vide son contenu dans le gamétange femelle, l'**ascogone**, par l'intermédiaire d'une hyphe spécialisée portée par l'ascogone, le **trichogyne**. Les asques se développent à partir d'excroissances de l'ascogone. La phase dicaryotique peut persister un moment avant que la caryogamie ne se réalise (Figure 2-3),
- **Spermatisation** : Une seule cellule mâle détachée s'attache à une structure femelle réceptive (trichogyne ou hyphe somatique) et vide son noyau dans la cellule réceptive. Ensuite, le noyau mâle migre jusqu'à l'ascogone à travers les pores des cloisons. Le gamète mâle fonctionnel peut être une **spermatie**, une **microconidie** ou une **conidie**. Les spermaties sont de minuscules cellules sphériques ou allongées, unicléées et de sexe mâle, incapables de germer par un tube germinatif. Elles peuvent se former sur le mycélium ou dans des structures spécialisées appelées **spermogonies**. Les microconidies (conidies minuscules) et les conidies se comportent comme des spermaties, mais peuvent aussi germer par un tube germinatif,
- **Somatogamie** : Deux hyphes somatiques non spécialisées de deux mycéliums compatibles fusionnent et leurs noyaux migrent jusqu'à l'ascogone à travers les pores des cloisons.

Chez la plupart des *Ascomycota*, à l'exception des levures, les deux noyaux (mâle et femelle) restent en association étroite et subissent des divisions successives donnant de nombreuses cellules dicaryotiques. La caryogamie se réalise essentiellement dans le jeune asque. Presque immédiatement, la méiose a lieu aboutissant à la production de quatre noyaux haploïdes. Ces quatre noyaux haploïdes se divisent par la suite mitotiquement pour former huit noyaux qui vont s'incorporer dans huit ascospores durant l'ascosporgenèse. Ainsi, des portions de cytoplasme, chacune contenant typiquement un seul noyau, deviennent délimitées par une enveloppe consistant en deux unités membranaires fortement appliquées l'une à l'autre pour former une **ascospore**. Ensuite, les parois des ascospores se déposent entre ces membranes pour les séparer chacune de l'autre au fur

et à mesure que les ascospores mûrissent (Figure 2-4). La totalité du cytoplasme dans l'asque n'est pas incorporée dans les ascospores en formation. La partie qui reste à l'extérieur des ascospores est appelée **épiplasme** et sert probablement à nourrir les ascospores en développement et dépose leurs ornementations externes. Le nombre le plus commun des ascospores produites par asque chez la plupart des espèces est huit. Cependant, certaines espèces produisent des asques contenant des nombres plus réduits (un, deux, trois ou quatre) ou plus élevés (jusqu'à un nombre aussi élevé que mille) d'ascospores. En fonction des espèces, les ascospores ont une variété de tailles, de formes et contiennent une, deux ou plusieurs cellules.

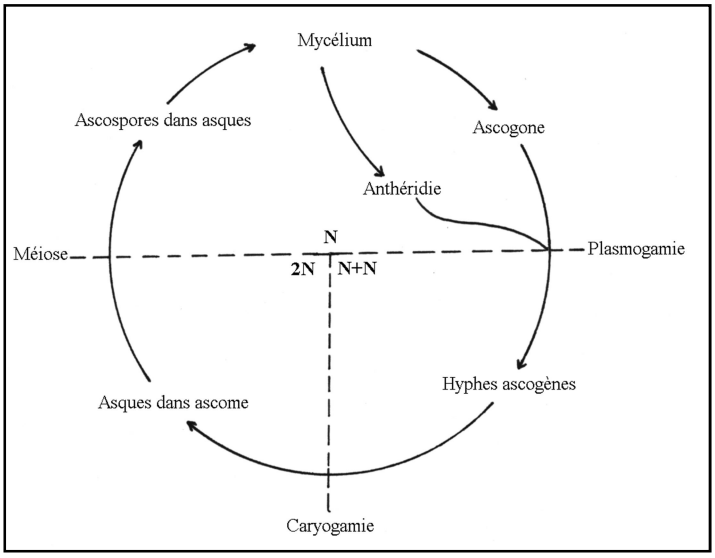

Figure 2-3 : Cycle biologique général des *Ascomycota* qui ont une reproduction sexuée hétérogamétangique.

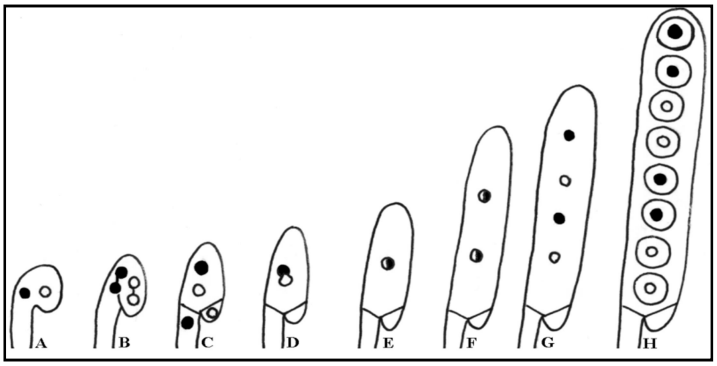

Figure 2-4 : Etapes typiques du développement de l'asque et des ascospores chez les *Ascomycota*.

Les **asques** varient en forme et en taille. Ils peuvent être libres sur le thalle ou contenus dans des ascocarpes. Qu'ils soient nus ou enveloppés dans un ascocarpe, les asques se forment sur une couche définie appelée hyménium. Les asques peuvent être **prototuniqués** (avec une paroi mince délicate et libérant les ascospores par déliquescence), **unituniqués** ou **bituniqués** (les deux avec deux couches : **endotunique** et **exotunique**) (Figure 2-5). Dans l'asque unituniqué, ces couches adhèrent l'une à l'autre étroitement tout le long de la vie de l'asque et les ascospores sont libérées à travers un pore, fente ou opercule terminal. Chez l'asque bituniqué, l'endotunique s'étire d'habitude vers le haut deux à trois fois sa longueur originale, se séparant de l'exotunique rompu au moment de la libération des ascospores. Ces dernières sont libérées à travers un pore dans l'endotunique. Les asques sont alors appelés **fissituniqués** quand, à la déhiscence, l'endotunique se sépare complètement de l'exotunique.

En dehors de quelques petits groupes, la plupart des *Ascomycota* produisent les asques dans des structures sporifères appelées **ascocarpes** ou **ascomes**. En fonction de la l'absence ou de la présence et la morphologie des ascomes, les *Ascomycota* peuvent être séparés en cinq groupes (Figure 2-5) :

- **Asques libres** (ou **nus**) **:** asques produits sans aucun ascome,
- **Cléistothèce :** asques produits dans un ascome complètement fermé,
- **Périthèce :** asques produits dans un ascome plus ou moins fermé, qui à maturité forme un pore (ostiole) à travers lequel les ascospores sont libérés,
- **Apothécie :** asques produits dans un ascome ouvert à maturité comme une coupe,
- **Pseudothèce :** asques produits dans une locule à l'intérieur d'un ascostrome qui forme la paroi de l'ascome.

En plus de ces quatre formes typiques d'ascome, plusieurs autres formes intermédiaires existent et sont difficiles à classer. La plupart des ascomes forment, en plus des asques, des filaments stériles appelés **paraphyses** dans le cas des périthèces et des apothécies, et **pseudoparaphyses** dans le cas des pseudothèces.

La **parasexualité** peut aussi être observée chez les *Ascomycota,* en plus de la reproduction sexuée. Elle consiste en une fusion hyphale aboutissant à l'**hétérocaryose** suivie par la caryogamie et ensuite l'**haploïdisation** conduisant à de nouvelles combinaisons génétiques.

Pendant plus d'un siècle, les *Ascomycota* étaient groupés sur la base de la morphologie des ascomes et l'arrangement des asques. Mais la révolution moléculaire pendant la dernière décennie, a éclaircit la systématique des *Ascomycota* en permettant de classer les taxons selon leurs phylogénies. Les techniques moléculaires ont ainsi permis de résoudre le problème chronique de la classification des Champignons Anamorphes en les rattachants d'une façon claire et évidente à leurs téléomorphes même si ces derniers ne sont pas observés dans la nature.

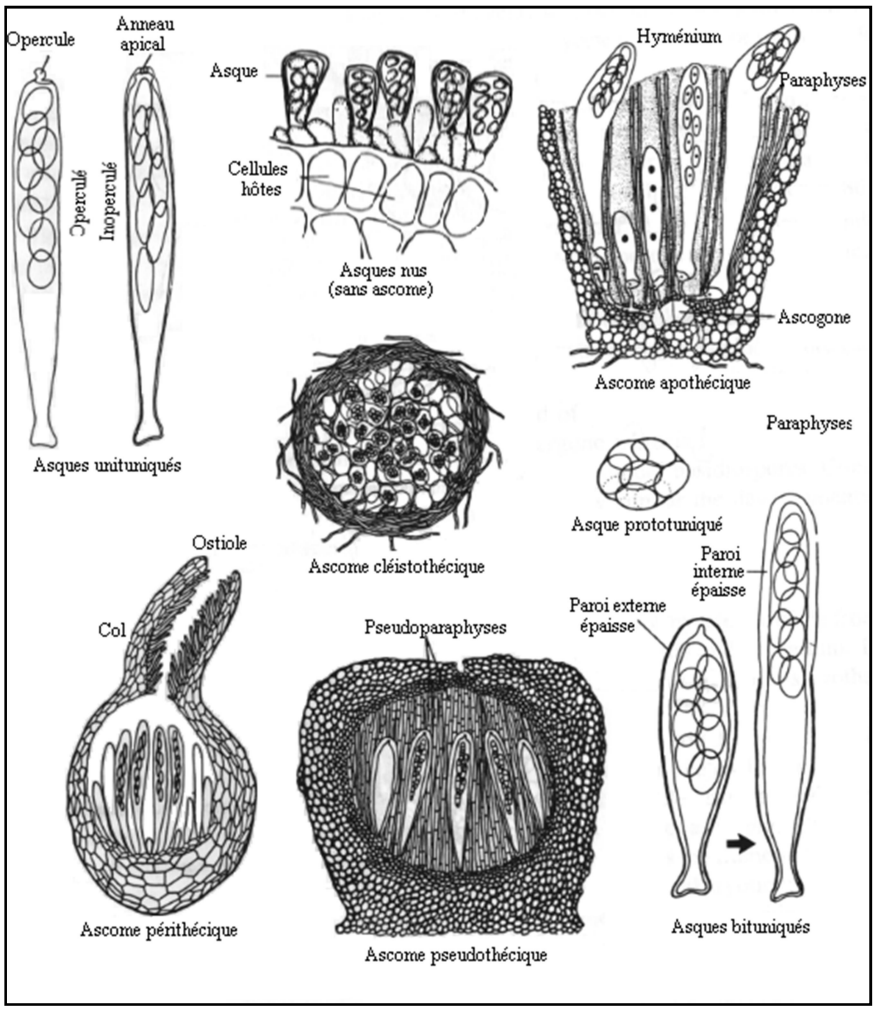

Figure 2-5 : Quelques asques et ascomes typiques des *Ascomycota* (Kendrick, 2000 ; modifié et traduit).

Les données moléculaires ont permis de diviser le phylum des *Ascomycota* en 3 sous-phylums monophylétiques : les ***Saccharomycotina***, les ***Taphrinomycotina*** et les ***Pezizomycotina***. Ces 3 sous-phylums se divisent eux-mêmes en 15 classes.

Les *Saccharomycotina* renferment une seule classe, qui est la classe sans ascome des Saccharomycètes formée par les levures bourgeonnantes.

Le sous-phylum des *Taphrinomycotina* comporte 4 classes caractérisées par l'absence d'ascome et qui sont les Néolectomycètes, les Pneumocystidomycètes, les Schizosaccharomycètes (levures se divisant par scissiparité) et les Taphrinomycètes. Seule la classe des **Taphrinomycètes** qui renferme des pathogènes de plantes sera détaillée.

Le sous-phylum des *Pezizomycotina* renferme 10 classes caractérisées par la présence d'ascomes. Il s'agit des classes des Arthoniomycètes (lichens), des Dothidéomycètes, des Eurotiomycètes, des Laboulbéniomycètes (entomopathogénie), des Lécanoromycètes (lichens), des Léotiomycètes, des Lichinomycètes (lichens), des Orbiliomycètes (prédation des nématodes), des Pézizomycètes (saprotrophie) et des Sordariomycètes. La plupart des pathogènes des plantes sont classés dans 4 classes qui sont les **Dothidéomycètes**, les **Eurotiomycètes**, les **Léotiomycètes** et les **Sordariomycètes** et qui seront développées dans ce qui suit.

PHYLUM DES *ASCOMYCOTA*

1) Sous-phylum des *Saccharomycotina*

2) Sous-phylum des *Taphrinomycotina*
Classe des Taphrinomycètes

3) Sous-phylum des *Pezizomycotina*
Classe des Dothidéomycètes
Classe des Eurotiomycètes
Classe des Léotiomycètes
Classe des Sordariomycètes

* SOUS-PHYLUM DES *TAPHRINOMYCOTINA*

A - CLASSE DES TAPHRINOMYCETES

La classe des **Taphrinomycètes** se caractérise par l'absence d'ascome. Elle contient un seul ordre, celui des Taphrinales, qui renferme de redoutables pathogènes de plantes.

Ordre des Taphrinales

L'ordre des Taphrinales renferme des espèces qui ont un mycélium subcuticulaire ou subépidermique, composé de cellules dicaryotiques ascogènes. L'ascome est absent et les asques se forment à partir de cellules ascogènes avec ou sans une cellule basale de séparation. Les anamorphes sont des types de levures et sont monocaryotiques. Ils se forment par bourgeonnement des ascospores. Les Taphrinales sont d'habitude des pathogènes biotrophes des plantes. Elles sont divisées en deux familles : Protomycétacées et Taphrinacées.

Famille des Protomycétacées : Cette famille contient des pathogènes biotrophes des plantes et causent généralement des galles. Le genre le plus connu est *Protomyces*.

Exemple :

- *Protomyces macrosporus* : parasite des Composées et des Ambellifères.

Famille des Taphrinacées : La famille des Taphrinacées renferme des pathogènes biotrophes des plantes qui induisent d'habitude des galles, des balais de sorcière et des lésions. Le principal genre est celui de *Taphrina*.

Exemples :

- *Taphrina bullata* : agent de la cloque du poirier,
- *Taphrina cerasi* : agent du balai de sorcière du cerisier,
- *Taphrina deformans* : agent de la cloque du pêcher,
- *Taphrina pruni* : agent des pochettes du prunier.

CLASSE DES TAPHRINOMYCETES

Ordre des Taphrinales
Famille des Protomycétacées
Famille des Taphrinacées

* SOUS-PHYLUM DES *PEZIZOMYCOTINA*

B - CLASSE DES DOTHIDEOMYCETES

Les **Dothidéomycètes** forment la classe la plus grande et la plus diversifiée des *Ascomycota*. L'ascome peut être cléistothécique, périthécique, apothécique ou surtout pseudothécique. En particulier, cette classe renferme la plupart des espèces pseudothéciques constituant l'ancienne classe des Loculoascomycètes. Beaucoup de phytopathogènes existent principalement dans les ordres des Botryosphaeriales, des Capnodiales, des Myriangiales et des Pléosporales.

1) Ordre des Botryosphaeriales (ou **Dothidéales**)

L'ordre des Botryosphaeriales renferme de nombreuses espèces pseudothéciques. Les phytopathogènes existent majoritairement dans la famille des Botryosphaeriacées.

Famille des Botryosphaeriacées : Cette famille contient des pathogènes de plantes dans les genres *Botryosphaera* et *Guignardia*.

Exemples :

- *Botryosphaeria* (anamorphe : *Fusicoccum amygdalinum*) : agent du chancre du pêcher,
- *Botryosphaeria obtusa* (anamorphe : *Sphaeropsis malorum*) : agent du chancre des arbres fruitiers à pépins,
- *Botryosphaeria stevensii* (anamorphe : *Diplodia mutila*) : pathogène de la vigne,
- *Guignardia* (anamorphe : *Phyllosticta solitaria*) : agent des taches du pommier,

- *Guignardia bidwellii* (anamorphe : *Phyllosticta ampelicida*) : agent de la pourriture noire de la vigne,
- *Guignardia citricarpa* (anamorphe : *Phyllosticta citricarpa*) : agent des taches noires des agrumes.

2) Ordre des Capnodiales

L'ordre des Capnodiales renferme beaucoup d'espèces à ascome pseudothécique ou périthécique. Plusieurs familles existent dans cet ordre dont celles des Davidiellacées et des Mycosphaerellacées contenant de nombreux phytopathogènes.

Famille des Davidiellacées : la famille des Davidiellacées renferme des espèces pathogènes de plantes du genre *Davidiella*.

- *Davidiella* (anamorphe : *Cladosporium cucumerinum*) : agent de la cladosporiose des cucurbitacées.

Famille des Mycosphaerellacées : Cette famille contient des espèces pathogènes de plantes principalement dans le genre *Mycosphaerella*.

Exemples :

- *Mycosphaerella* (anamorphe : *Cercospora apii*) : agent de la brûlure précoce du céleri,
- *Mycosphaerella* (anamorphe : *Cercospora beticola*) : agent de la cercosporiose de la betterave,
- *Mycosphaerella* (anamorphe : *Cercospora capsici*) : agent de la cercosporiose du piment,
- *Mycosphaerella* (anamorphe : *Cercospora carotae*) : agent de la cercosporiose de la carotte,
- *Mycosphaerella* (anamorphe : *Cercospora zonata*) : agent de la cercosporiose de la fève,
- *Mycosphaerella* (anamorphe : *Passalora fulva*) : agent de la cladosporiose de la tomate,
- *Mycosphaerella* (anamorphe : *Ramularia beticola*) : agent de la ramulariose de la betterave,
- *Mycosphaerella* (anamorphe : *Septoria apiicola*) : agent de la septoriose du céleri,

- *Mycosphaerella* (anamorphe : *Septoria lycopersici*) : agent de septoriose de la tomate,
- *Mycosphaerella* (anamorphe : *Stigmina carpophila*) : agent de la criblure de l'amandier,
- *Mycosphaerella angulata* (anamorphe : *Pseudocercospora brachypus*) : agent des taches angulaires de la vigne,
- *Mycosphaerella fragariae* (anamorphe : *Ramularia fragariae*) : agent des taches foliaires du fraisier,
- *Mycosphaerella graminicola* (anamorphe : *Zymoseptoria tritici*) : agent de la septoriose foliaire du blé,
- *Mycosphaerella pinodes* (anamorphes : *Ascochyta pinodes*) : agent de l'anthracnose du pois,
- *Mycosphaerella pyri* (anamorphes : *Septoria pyricola*) : agent de la septoriose du poirier,
- *Mycosphaerella rabiei* (anamorphe : *Ascochyta rabiei*) : agent de l'anthracnose du pois chiche,
- *Mycosphaerella zeae-maydis* (anamorphes : *Phoma zeae-maydis*) : agent de la phomose du maïs.

3) Ordre des Myriangiales

L'ordre des Myriangiales contient plusieurs espèces à ascome du type pseudothèce. Les pathogènes de plantes sont connus dans la famille des Elsinoacées.

Famille des Elsinoacées : La famille des Elsinoacées renferme des phytopathogènes qui appartiennent au genre *Elsinoë*.

Exemples :

- *Elsinoë ampelina* (anamorphe : *Sphaceloma ampelinum*) : agent de l'anthracnose de la vigne,
- *Elsinoë fawcettii* (anamorphe : *Sphaceloma fawcettii*) : agent de la gale des agrumes,
- *Elsinoë rosarum* (anamorphe : *Sphaceloma rosarum*) : agent de la gale du rosier.

4) Ordre des Pléosporales

L'ordre des Pléosporales contient un très grand nombre d'espèces à ascome pseudothécique, rarement cleistothécique. Cet ordre renferme un nombre élevé de familles dont les plus importantes qui contiennent des phytopathogènes sont les Leptosphaeriacées, les Mélanommatacées, les Phaeosphaeriacées, les Pléosporacées et les Venturiacées.

Famille des Didymellacées : Cette famille renferme des phytopathogènes dans le genre *Didymella*.

Exemples :

- *Didymella* (anamorphe : *Ascochyta avenae*) : agent de l'anthracnose de l'avoine,
- *Didymella* (anamorphe : *Ascochyta hordei*) : agent de l'anthracnose de l'orge,
- *Didymella* (anamorphe : *Ascochyta pisi*) : agent de l'anthracnose du pois,
- *Didymella* (anamorphe : *Ascochyta tritici*) : agent de l'anthracnose du blé,
- *Didymella* (anamorphe : *Phoma medicaginis*) : agent de la jambe noire de la luzerne,
- *Didymella* (anamorphe : *Phoma pinodella*) : agent de la jambe noire du pois,
- *Didymella fabae* (anamorphe : *Ascochyta fabae*) : agent de l'anthracnose de la fève,
- *Didymella lentis* (anamorphe : *Ascochyta lentis*) : agent de l'anthracnose de la lentille,
- *Didymella lycopersici* (anamorphe : *Phoma lycopersici*) : agent de la phomose de la tomate.

Famille des Leptosphaeriacées : La famille des Leptophaeriacées renferme des phytopathogènes appartenant majoritairement au genre *Leptosphaeria*.

Exemples :

- *Leptosphaeria avenaria* (anamorphe : *Septoria avenae*) : agent de la septoriose de l'avoine,
- *Leptosphaeria coniothyrium* (anamorphe : *Sphaeria coniothyrium*) : agent du chancre du rosier,

- *Leptosphaeria maculans* (anamorphe : *Phoma lingam*) : parasite des crucifères.

Famille des Mélanommatacées : La famille des Mélanommatacées contient des phytopathogènes du genre *Herpotrichia*.

Exemple :

- *Herpotrichia* (anamorphe : *Pyrenochaeta lycopersici*) : agent des taches brunes de la tomate.

Famille des Phaeosphaeriacées : Cette famille renferme des phytopathogènes appartenant majoritairement au genre *Phaeosphaeria*.

Exemple :

- *Phaeosphaeria nodorum* (anamorphe : *Parastagonospora nodorum*) : pathogène (anciennement agent de la "septoriose" des épis) du blé.

Famille des Pléosporacées : La famille des Pléosporacées renferme des phytopathogènes dans les genres *Cochliobolus*, *Lewia*, *Pleospora* et *Pyrenophora*.

Exemples :

- *Cochliobolus carbonum* (anamorphe : *Bipolaris zeicola*) : agent des taches foliaires du maïs,
- *Cochliobolus heterostrophus* (anamorphe : *Bipolaris maydis*) : agent des taches foliaires du maïs,
- *Cochliobolus sativus* (anamorphe : *Bipolaris sorokiniana*) : agent du piétin-helminthosporiose des céréales,
- *Cochliobolus victoriae* (anamorphe : *Bipolaris victoriae*) : agent du piétin-helminthosporiose de l'avoine,
- *Lewia* (anamorphe : *Alternaria alternata*) : agent de l'alternariose de nombreuses espèces végétales,
- *Lewia* (anamorphe : *Alternaria brassicae*) : agent des taches grises des crucifères,
- *Lewia* (anamorphe : *Alternaria citri*) : agent de la pourriture noire des fruits des agrumes,
- *Lewia* (anamorphe : *Alternaria cucumerina*) : agent des taches foliaires des cucurbitacées,

- *Lewia* (anamorphe : *Alternaria dauci*) : agent des taches foliaires de la carotte,
- *Lewia* (anamorphe : *Alternaria linicola*) : agent des taches foliaires du citronnier,
- *Lewia* (anamorphe : *Alternaria solani*) : agent de l'alternariose des solanacées,
- *Pleospora* (anamorphe : *Stemphylium lycopersici*) : agent des taches foliaires de la tomate,
- *Pleospora* (anamorphe : *Stemphylium solani*) : agent des taches grises de la tomate,
- *Pleospora alfalfae* (anamorphe : *Stemphylium alfalfae*) : pathogène de la luzerne,
- *Pleospora bjoerlingii* (anamorphe : *Phoma betae*) : agent de la phomose de la betterave,
- *Pleospora herbarum* (anamorphe : *Stemphylium herbarum*) : pathogène de diverses espèces végétales,
- *Pyrenophora chaetomioides* (anamorphes : *Drechslera avenacea*) : agent des taches foliaires (ou helminthosporiose) de l'avoine,
- *Pyrenophora graminea* (anamorphe : *Drechslera graminea*) : agent de la striure foliaire (ou helminthosporiose) de l'orge,
- *Pyrenophora teres* (anamorphe : *Drechslera teres*) : agent de la rayure réticulée (ou helminthosporiose) de l'orge,
- *Pyrenophora tritici-repentis* (anamorphe : *Drechslera tritici-repentis*) : agent des taches jaunes ou bronzées (ou helminthosporiose) du blé.

Famille des Venturiacées : Cette famille renferme des espèces phytopathogènes qui appartiennent aux genres *Acantharia* et *Venturia*.

Exemples :

- *Acantharia* (anamorphe : *Fusicladium oleagineum*) : agent de l'œil du paon de l'olivier,
- *Venturia carpophila* (anamorphe : *Cladosporium carpophilum*) : agent de la tavelure des arbres fruitiers à noyau,
- *Venturia cerasi* (anamorphe : *Fusicladium cerasi*) : agent de la tavelure du cerisier,
- *Venturia inaequalis* (anamorphe : *Spilocaea pomi*) : agent de la tavelure du pommier,

- *Venturia pirina* (anamorphe : *Fusicladium pyrorum*) : agent de la tavelure du poirier.

C - CLASSE DES EUROTIOMYCETES

La classe des **Eurotiomycètes** se caractérisent par des ascomes du type cléistothèce ou périthèce. Seul l'ordre des Eurotiales referme des phytopathogènes.

Ordre des Eurotiales

Cet ordre se caratérise par un ascome cléistothècique et referme 3 familles dont celle des Trichocomacées.

Famille des Trichocomacées : Cette famille comprend des pathogènes qui se développent sur les produits végétaux en cours de stockage.

Exemples :

- *Emericella* (anamorphe : *Aspergillus brasiliensis*) : pathogène de nombreuses espèces végétales,
- *Emericella* (anamorphe : *Aspergillus flavus*) : pathogène des semences stockées,
- *Eupenicillium* (anamorphe : *Penicillium digitatum*) : agent de la moisissure verte des fruits des agrumes,
- *Eupenicillium* (anamorphe : *Penicillium expansum*) : agent de la moisissure bleue des fruits du pommier,
- *Eupenicillium* (anamorphe : *Penicillium italicum*) : agent de la moisissure bleue des fruits des agrumes.

CLASSE DES EUROTIOMYCETES

Ordre des Eurotiales

Famille des Trichocomacées

CLASSE DES DOTHIDEOMYCETES

1) Ordre des Botryosphaeriales (ou **Dothidéales**)
Famille des Botryosphaeriacées

2) Ordre des Capnodiales
Famille des Davidiellacées
Famille des Mycosphaerellacées

3) Ordre des Myriangiales
Famille des Elsinoacées

4) Ordre des Pléosporales
Famille des Didymellacées
Famille des Leptosphaeriacées
Famille des Mélanommatacées
Famille des Phaeosphaeriacées
Famille des Pléosporacées
Famille des Venturiacées

D - CLASSE DES LEOTIOMYCETES

La classe des **Léotiomycètes** se caratérise par des ascomes cléistothéciques ou apothéciques. Cette classe se divise en 5 ordres, dont 3 renferment d'importants pathogènes des plantes : les Erysiphales, les Hélotiales et les Rhytismatales.

1) Ordre des Erysiphales

L'ordre des Erysiphales renferme une seule famille, les Erysiphacées. Le mycélium des phytopathogènes est superficiel, hyalin, avec des haustories. Les ascomes sont cléistothéciques.

Famille des Erysiphacées : Cette famille contient des ectoparasites biotrophes de nombreuses plantes, provoquant la maladie de l'oïdium. Ils appartiennent à nombreux genres tels que *Blumeria*, *Erysiphe*, *Leveillula*, *Microsphaera*, *Phyllactinia* et *Podosphaera*.

Exemples :

- *Blumeria graminis* (anamorphe : *Oidium monilioides*) : agent de l'oïdium des céréales,
- *Erysiphe betae* : agent de l'oïdium de la betterave,
- *Erysiphe necator* (anamorphe : *Oidium tuckeri*) : agent de l'oïdium de la vigne,
- *Erysiphe pisi* : agent de l'oïdium du pois,
- *Erysiphe polygoni* : agent de l'oïdium de plus de 500 espèces végétales,
- *Leveillula taurica* (anamorphe : *Oidiopsis taurica*) : agent de l'oïdium de près de 700 espèces végétales, en particulier le piment,
- *Microsphaera grossulariae* : agent de l'oïdium européen du groseiller,
- *Phyllactinia guttata* (anamorphe : *Ovulariopsis*) : agent de l'oïdium de nombreuses espèces végétales,
- *Podosphaera fuliginea* (anamorphe : *Oidium erysiphoides*) : agent de l'oïdium des cucurbitacées,
- *Podosphaera leucotricha* (anamorphe : *Oidium farinosum*) : agent de l'oïdium des arbres fruitiers à pépins,
- *Podosphaera pannosa* (anamorphe : *Oidium leucoconium*) : agent de l'oïdium du rosier,
- *Podosphaera tridactyla* (anamorphe : *Oidium passerinii*) : agent de l'oïdium des arbres fruitiers à noyau.

2) Ordre des Hélotiales

L'ordre des **Hélotiales** se caractérise par des ascomes apothéciques. Les phytopathogènes existent principalement dans les familles des Dermatéacées et des Sclérotiniacées.

Famille des Dermatéacées : Cette famille contient des phytopathogènes qui appartiennent essentiellement aux genres *Diplocarpon*, *Oculimacula* et *Pyrenopeziza*.

Exemples :

- *Diplocarpon earlianum* (anamorphe : *Marssonina fragariae*) : agent des brûlures foliaires du fraisier,

- *Diplocorpon mali* (anamorphe : *Marssonina mali*) : agent des taches foliaires du pommier,
- *Diplocarpon rosae* (anamorphe : *Marssonina rosae*) : agent des taches noires du rosier,
- *Oculimacula yallundae* (anamorphe : *Helgardia herpotrichoides*) : agent du piétin-verse des céréales,
- *Oculimacula acuformis* (anamorphe : *Helgardia acuformis*) : agent du piétin-verse des céréales,
- *Pyrenopeziza brassicae* (anamorphe : *Cylindrosporium concentricum*) : agent des taches foliaires des crucifères.

Famille des Sclérotiniacées : La famille des Sclerotiniacées renferme beaucoup de phytopathogènes dans les genres *Botryotinia*, *Monilinia* et *Sclerotinia*.

Exemples :

- *Botryotinia* (anamorphe : *Botrytis tulipae*) : agent de la brûlure de la tulipe,
- *Botryotinia convoluta* (anamorphe : *Botrytis convoluta*) : agent de la moisissure des rhizomes de l'iris,
- *Botryotinia draytonii* (anamorphe : *Botrytis gladiolorum*) : agent de la moisissure du cœur du glaïeul,
- *Botryotinia fabae* (anamorphe : *Botrytis fabae*) : agent des taches brunes (ou chocolat) de la fève,
- *Botryotinia fuckeliana* (anamorphe : *Botrytis cinerea*) : agent de la moisissure grise des tissus charnus ou sénescents de nombreuses espèces végétales,
- *Botryotinia globosa* (anamorphe : *Botrytis globosa*) : agent des taches foliaires de l'ail,
- *Botryotinia narcissicola* (anamorphe : *Botrytis narcissicola*) : agent de la moisissure du narcisse,
- *Monilinia fructicola* (anamorphe : *Monilia fructicola*) : agent de la moniliose des arbres fruitiers à noyau,
- *Monilinia fructigena* (anamorphe : *Monilia fructigena*) : agent de la moniliose des arbres fruitiers à noyau,
- *Monilinia laxa* (anamorphe : *Monilia laxa*) : agent de la moniliose des arbres fruitiers à noyau,

- *Sclerotinia minor* : agent de la sclérotiniose de nombreuses espèces végétales,
- *Sclerotinia sclerotiorum* : agent de la sclérotiniose de plusieurs espèces végétales,
- *Sclerotinia trifoliorum* : agent de la pourriture du trèfle.

3) Ordre des Rhytismatales

L'ordre des Rhytismatales forme des ascomes apothéciques et contient 3 familles dont une, celle des Rhytismatacées, renferme des phytopathogènes.

Famille des Rhytismatacées : La famille des Rhytismatacées renferme des espèces phytopathogènes dans des genres tels que *Blumeriella* et *Rhytisma*.

Exemples :
- *Blumeriella jaapii* : pathogène du cerisier,
- *Rhytisma acerinum* : pathogène de l'érable.

CLASSE DES LEOTIOMYCETES

1) Ordre des Erysiphales
Famille des Erysiphacées

2) Ordre des Hélotiales
Famille des Dermatéacées
Famille des Sclérotiniacées

3) Ordre des Rhytismatales
Famille des Rhytismatacées

E - CLASSE DES SORDARIOMYCETES

La classe des **Sordariomycètes** se caratérise par des ascomes le plus souvent du type périthèce, rarement du type cleistothèce. Cette classe correspond d'une façon quasi-globale à l'ancienne classe des Pyrénomycètes. Elle renferme plusieurs phytopathogènes qui appartiennent essentiellement aux ordres des Diaporthales, Hypocréales, Magnaporthales, Méliolales, Microascales, Ophistomatales, Phyllachorales et Xylariales.

1) Ordre des Diaporthales

L'ordre des Diaporthales contient beaucoup d'espèces qui sont périthéciques. Deux importantes familles contiennent des phytopathogènes : Diaporthacées et Valsacées.

Famille des Diaporthacées : Cette famille contient des pathogènes de plantes qui appartiennent principalement au genre *Diaporthe*.

Exemples :

- *Diaporthe* (anamorphe : *Phomopsis citri*) : agent de la mélanose des agrumes,
- *Diaporthe* (anamorphe : *Phomopsis phaseoli*) : agent de la pourriture du soja.
- *Diaporthe* (téléomorphe : *Phomopsis viticola*) : agent des taches foliaires de la vigne.

Famille des Valsacées : Les Valsacées contiennet des phytopathogènes appartenant notamment au genre *Valsaria*.

Exemples :

- *Valsaria insitiva* (anamorphe : *Cytospora cincta*) : agent du chancre des arbres fruitiers à noyau.

2) Ordre des Hypocréales

L'ordre des Hypocréales contient beaucoup d'espèces périthéciques, rarement cléistothéciques. Les phytopathogènes existent principalement dans 3 familles : Clavicipitacées, Glomérellacées et Nectriacées.

Famille des Clavicipitacées : Cette famille contient des phytopathogènes qui appartiennent principalement aux genres *Claviceps* et *Epichloë*.

Exemples :

- *Claviceps purpurea* (anamorphe : *Sphacelia segetum*) : agent de l'ergot du seigle,
- *Claviceps sorghi* (anamorphe : *Sphacelia sorghi*) : agent de l'ergot du sorgho,
- *Epichloë typhina* (anamorphe : *Acremonium typhinum*) : agent de la quenouille des graminées.

Famille des Glomérellacées : Cette famille renferme des phytopathogènes dans le genre *Glomerella*.

Exemples :

- *Glomerella* (anamorphe : *Colletotrichum coccodes*) : agent de l'anthracnose des solanacées,
- *Glomerella* (anamorphe : *Colletotrichum fragariae*) : agent de l'anthracnose du fraisier,
- *Glomerella cingulata* (anamorphe : *Colletotrichum gloeosporioides*) : agent de l'anthracnose de nombreuses espèces végétales,
- *Glomerella graminicola* (anamorphe : *Colletotrichum graminicola*) : agent de l'anthracnose du sorgho,
- *Glomerella lagenaria* (anamorphe : *Gloeosporium orbiculare*) : agent de l'anthracnose des cucurbitacées,
- *Glomerella lindemuthiana* (anamorphe : *Colletotrichum lindemuthianum*) : agent de l'anthracnose du haricot.

Famille des Nectriacées : Cette famille renferme des genres tels que *Gibberella*, *Haematonectria*, *Ilyonectria*, *Nectria* et *Neonectria* contenant des espèces phytopathogènes.

Exemples :

- *Gibberella* (anamorphe : *Fusarium culmorum*) : agent de la fusariose de nombreuses espèces végétales,
- *Gibberella* (anamorphe : *Fusarium oxysporum*) : agent du flétrissement vasculaire d'un grand nombre d'espèces végétales,

- *Gibberella avenacea* (anamorphe : *Fusarium avenaceum*) : agent du flétrissement de nombreuses espèces végétales,
- *Gibberella coronicola* (anamorphe : *Fusarium pseudograminearum*) : agent de la fusariose des céréales,
- *Gibberella fujikuroi* (anamorphe : *Fusarium moniliforme*) : agent de la fusariose des céréales,
- *Gibberella intricans* (anamorphe : *Fusarium equiseti*) : agent de la fusariose de la pomme de terre,
- *Gibberella zeae* (anamorphe : *Fusarium graminearum*) : agent de la fusariose des céréales,
- *Haematonectria haematococca* (anamorphe : *Fusarium solani*) : agent de la pourriture racinaire de nombreuses espèces végétales,
- *Ilyonectria radicicola* (anamorphe : *Cylindrocarpon radicicola*) : agent de la pourriture racinaire de différentes espèces végétales.
- *Nectria cinnabarina* (anamorphe : *Tubercularia vulgaris*) : pathogène des arbres fruitiers,
- *Neonectria galligena* (anamorphe : *Cylindrocarpon mali*) : agent du chancre du pommier.

3) Ordre des Magnaporthales

L'ordre des Magnaporthales contient beaucoup d'espèces périthéciques. Les pathogènes existent principalement dans une famille, les Magnaporthacées.

Famille des Magnaporthacées : la famille des Magnaporthacées renferme différents phytopathogènes qui sont necrotrophes sur les racines. Les genres les plus connus sont *Gaeumannomyces* et *Magnaporthe*.

Exemples :

- *Gaeumannomyces graminis* : agent du piétin-échaudage des céréales,
- *Magnaporthe* (anamorphe : *Pyricularia oryzae*) : pathogène du riz,
- *Magnaporthe grisea* (anamorphe : *Pyricularia grisea*) : pathogène du riz.

4) Ordre de Méliolales

L'ordre des Méliolales renferme des espèces périthéciques ou cléistothéciques groupées dans l'importante famille des Méliolacées.

Famille des Méliolacées : La famille des Méliolacées contient certains pathogènes biotrophes des plantes. Le genre le plus connu est *Meliola*.

Exemple :

- *Meliola citricola* : agent de la fumagine des agrumes.

5) Ordre des Microascales

L'ordre des Microascales renferme des espèces décrites ayant des ascomes qui sont majoritairement périthéciques, mais parfois cléistothéciques. La principale famille contenant des phytopathogènes est celle des Cératocystidacées.

Famille des Cératocystidacées : Cette famille renferme des phytopathogènes appartenant principalement au genre *Ceratocystis*.

Exemple :

- *Ceratocystis* (anamorphe : *Thielaviopsis basicola*) : agent de la pourriture racinaire du tabac,
- *Ceratocystis paradoxa* (anamorphe : *Chalara paradoxa*) : agent de la pourriture du cœur du palmier dattier.

6) Ordre des Ophiostomatales

L'ordre des Ophiostomatales forment des ascomes périthéciques, rarement cléistothéciques. Cet ordre contient des phytopathogènes dans la famille des Ophiostomatacées.

Famille des Ophiostomatacées : La famille des Ophiostomatacées renferme des pathogènes de plantes principalement dans le genre *Ophiostoma*.

Exemple :

- *Ophiostoma ulmi* (anamorphe : *Graphium ulmi*) : agent de la maladie hollandaise ou tylose de l'orme.

7) Ordre des Phyllachorales

L'ordre des Phyllachorales contient des espèces à ascomes périthéciques. La famille qui renferme des pathogènes de plantes est celle des Phyllachoracées.

Famille des Phyllachoracées : Cette famille renferme des phytopathogènes dans le genre *Phyllachora*.

Exemple :

- *Phyllachora graminis* : agent des taches foliaires des graminées.

8) Ordre des Sordariales

L'ordre des Sordariales contient des espèces phytopathogènes à ascomes périthéciques.

Exemple :

- *Monosporascus cannonballus* : agent du dépérissement de Cucurbitacées,
- *Monosporascus eutypoides* : agent du dépérissement de Cucurbitacées.

9) Ordre des Xylariales

L'ordre des Xylariales contient des espèces à ascomes perithéciques, rarement cléistothéciques. Les principaux phytopathogènes sont dans les familles des Diatrypacées et des Xylariacées.

Famille des Diatrypacées : Cette famille renferme des espèces phytopathogènes dans le genre *Eutypa*.

Exemple :

- *Eutypa lata* (anamorphe : *Libertella blepharis*) : agent du chancre des arbres fruitiers.

Famille des Xylariacées : la famille des Xylariacées renferme des phytopathogènes appartenant aux genres *Rosellinia* et *Xylaria*.

Exemples :

- *Rosellinia necatrix* (anamorphe : *Dematophora necatrix*) : agent de la pourriture blanche des arbres fruitiers,
- *Xylaria hypoxylon* : agent de la xylaire du pommier.

CLASSE DES SORDARIOMYCETES

1) Ordre des Diaporthales
- **Famille des Diaporthacées**
- **Famille des Valsacées**

2) Ordre des Hypocréales
- **Famille des Clavicipitacées**
- **Famille des Glomérellacées**
- **Famille des Nectriacées**

3) Ordre des Magnaporthales
- **Famille des Magnaporthacées**

4) Ordre de Méliolales
- **Famille des Méliolacées**

5) Ordre des Microascales
- **Famille des Cératocystidacées**

6) Ordre des Ophiostomatales
- **Famille des Ophiostomatacées**

7) Ordre des Phyllachorales
- **Famille des Phyllachoracées**

8) Ordre des Xylariales
- **Famille des Diatrypacées**
- **Famille des Xylariacées**

1.8 - PHYLUM DES *BASIDIOMYCOTA*

Le phylum des ***Basidiomycota*** est un grand groupe diversifié de champignons vrais contenant plus de 30000 espèces décrites. Ils sont caractérisés par la production de basides portant des basidiospores après plasmogamie, caryogamie et méiose. Beaucoup d'espèces macroscopiques sont communément observées dans les prairies et les forêts.

Le **thalle** des *Basidiomycota* consiste généralement en des hyphes cloisonnées bien développées et moins fréquemment en levures unicellulaires. Chez certaines espèces, les hyphes mycéliennes peuvent se développer en **sclérotes**, en **rhizomorphes** ou en **cordons mycéliens**. Les *Basidiomycota* peuvent produire des structures mycéliennes spécialisées telles que les **appressories** et les **haustories**.

Le mycélium de la plupart des espèces hétérothalliques passe par trois stades de développement distincts, primaire, secondaire et tertiaire. Le **mycélium primaire** est homocaryotique et d'habitude se développe après la germination des basidiospores. Ce mycélium cloisonné est souvent composé de cellules unicléées. Ensuite, le mycélium primaire donne naissance au **mycélium secondaire** après la plasmogamie entre des spermaties et/ou des hyphes. En conséquence, ce mycélium secondaire et les spores qu'il produit, sont dicaryotiques avec des cellules binucléées. Durant ce stade, l'une des caractéristiques spécifiques aux *Basidiomycota* est la production d'**anses d'anastomose** qui se forment durant la division conjuguée des noyaux à l'extrémité d'une hyphe en croissance (Figures 2-6 et 2-7). Une autre caractéristique spécifique est la formation chez beaucoup d'espèces de *Basidiomycota* de **cloison dolipore** qui peut être couverte de **parenthosomes** (Figure 2-7). Le **mycélium tertiaire** se développe à partir du mycélium secondaire et consiste en un mycélium organisé et spécialisé qui renferme les basidiocarpes et/ou les basides qui libèrent les basidiospores. Le mycélium tertiaire est aussi dicaryotique.

La **reproduction asexuée** des *Basidiomycota* entraîne, pour la plupart des espèces, la production de divers types de spores qui prennent en général des noms spécifiques (écidiospores, urédospores, sporédies,…). Les

anamorphes de la plupart des *Basidiomycota* sont écartés du groupe des Champignons Anamorphiques, sauf un petit nombre d'espèces, dont ceux qui se développent par multiplication végétative du mycélium.

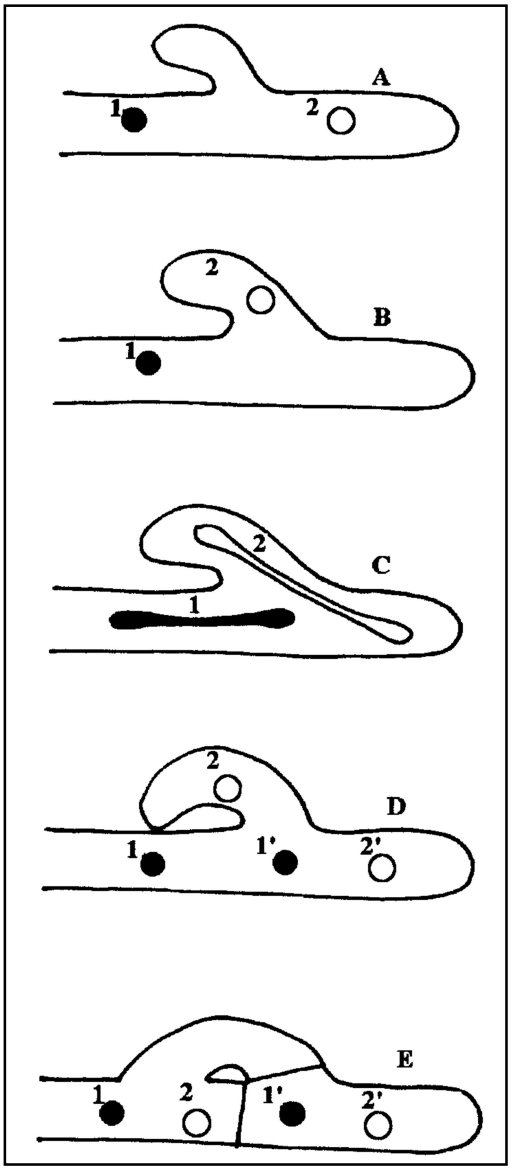

Figure 2-6 : Etapes typiques du développement de l'anse d'anastomose chez les *Basidiomycota*.

La **reproduction sexuée** chez les *Basidiomycota* culmine par la production des basides portant des basidiospores. Elle commence par la fusion et plasmogamie entre des spermaties et des hyphes réceptives ou

entre des hyphes de mycéliums primaires compatibles. Les stades suivants sont les mycéliums secondaire et tertiaire qui sont dicaryotiques. A partir du mycélium tertiaire, les basidiocarpes et/ou les basides se différencient. Ensuite, la caryogamie et la méiose ont lieu dans les basides qui produisent les basidiospores extérieurement.

Les **basidiospores** sont typiquement haploïdes, uninucléées et au nombre de quatre (Figures 2-7 et 2-8). Leur germination permet le développement du mycélium primaire. Ce type de germination est fréquent et est appelé **germination directe**. Dans quelques groupes, cependant, les basidiospores peuvent germer pour former ce qui est appelé des spores secondaires ou bourgeonner pour former des conidies ou des microconidies. Ensuite, ces spores secondaires, conidies ou microconidies germent pour développer le mycélium primaire. Ce type de germination est désigné par **germination indirecte**.

Les **basides** sont des structures qui portent à leur surface un nombre défini de basidiospores qui se forment après caryogamie et méiose (Figures 2-7 et 2-8). La baside peut être de structure simple en forme de massue dont l'origine est une cellule terminale d'une hyphe binucléée. Après caryogamie et méiose, cette baside donne naissance à quatre noyaux haploïdes tandis que quatre petites excroissances appelées **stérigmates** poussent vers l'extérieur au sommet de la baside et élargissent leurs extrémités pour former les débuts des basidiospores. Pendant ce temps, une vacuole se forme à la base de la baside, s'accroît en taille et pousse le contenu de la baside dans les basidiospores en formation, de façon à ce que chaque basidiospore reçoit finalement une portion de cytoplasme et un seul noyau. Dans d'autres types de basides, il y a deux parties en plus des stérigmates, la **probaside** et la **métabaside**. La probaside est la portion de baside où la caryogamie a lieu tandis que la métabaside est la portion où la méiose prend place. Dans certaines basides, la probaside et la métabaside sont morphologiquement distinctes tandis que dans d'autres, ces deux termes désignent simplement des stades de développement différents à l'intérieur de la même structure. D'habitude, deux types de basides sont connus, **holobasides** et **phragmobasides**. Les holobasides sont formées d'une seule cellule tandis que les phragmobasides sont typiquement divisées en quatre

cellules par des cloisons transversales. Chez les agents des rouilles et des charbons, le développement des basides commence quand la spore de conservation à paroi épaisse appelée **téliospore** germe pour former une sorte de filament cloisonné (la baside) sur lequel les basidiospores sont produites (Figure 2-7).

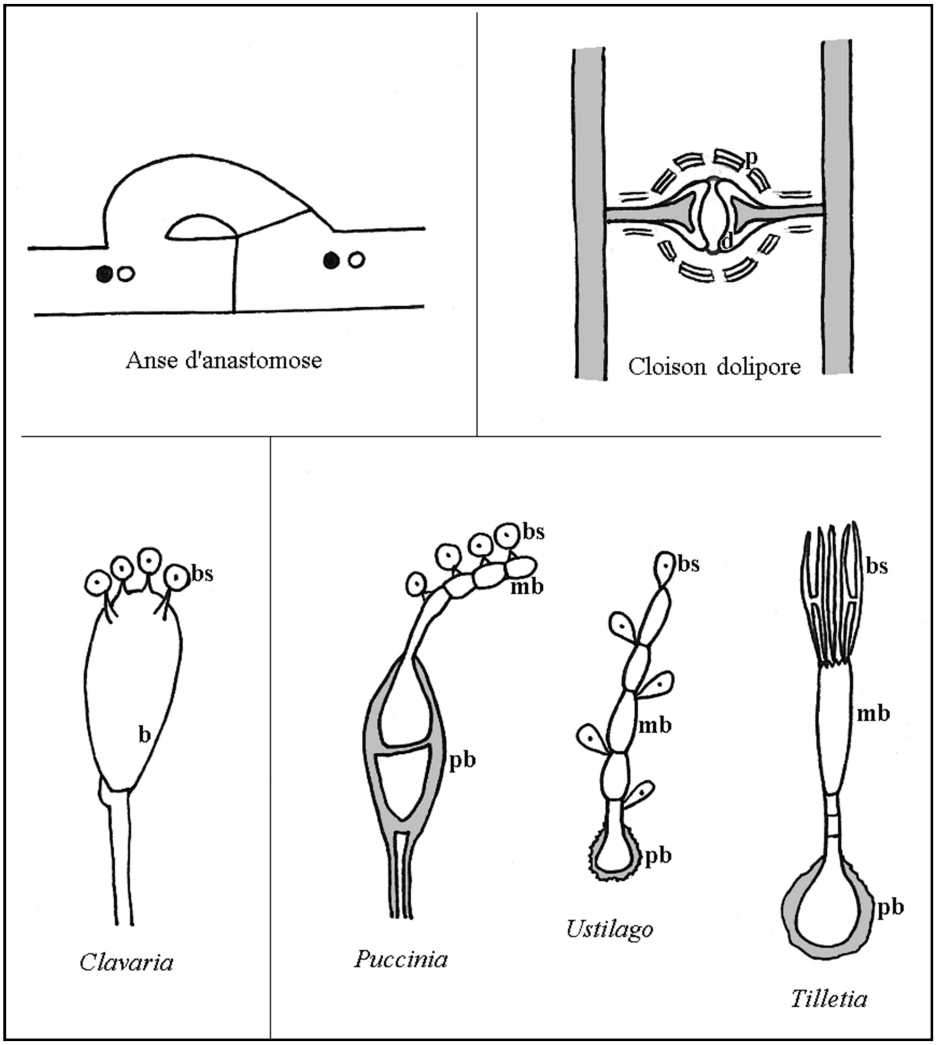

Figure 2-7 : Quelques structures typiques des *Basidiomycota* (b : baside, bs : basidiospore, d : dolipore, mb : métabaside, p : prenthosomes, pb : probaside).

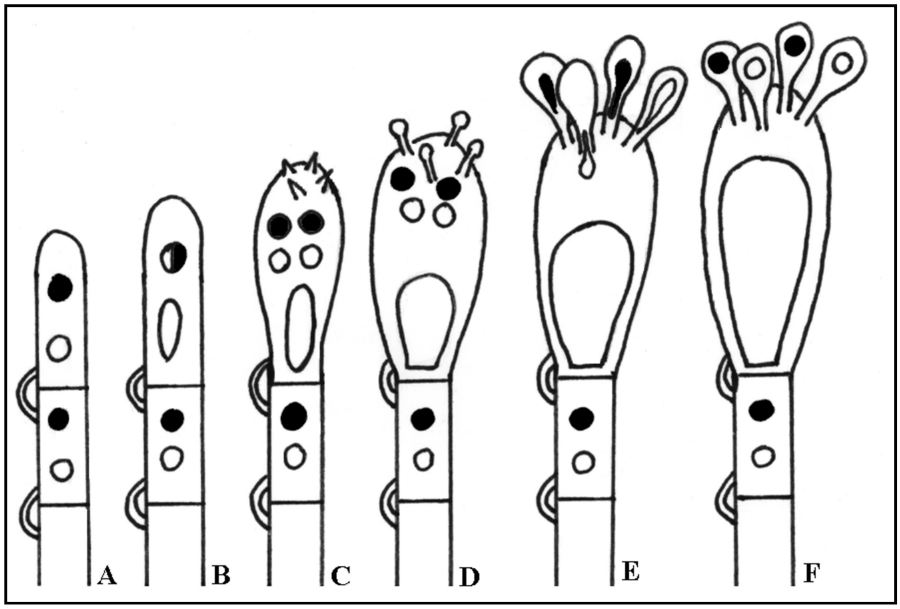

Figure 2-8 : Etapes typiques du développement de la baside et des basidiospores chez les *Basidiomycota*.

Les **basidiocarpes** ou **basidiomes** sont des structures sporulantes où la plupart des *Basidiomycota* produisent leurs basides. Les basidiomes sont comparables aux ascomes des *Ascomycota*. Mais ces basidiomes ne sont pas produits par les agents des rouilles et des charbons. Les basidiomes varient en taille de microscopique à macroscopique et sont de différentes morphologies. Ils peuvent s'ouvrir à un stade précoce, à un stade tardif ou même rester complètement fermés ; leurs spores sont alors libérées après la désintégration des basidiomes ou après fractures sous l'effet de forces externes. Chez la plupart des espèces, les basides sont typiquement formées dans des couches définies appelées **hyméniums** qui sont comparables aux couches portant les asques chez les *Ascomycota*. Dans les basidiomes, l'hyménium est une couche composée à la fois de basides et de tous les autres éléments stériles qui peuvent être présents. Il peut couvrir toute la surface ou seulement une portion des basidiomes ou peut être confiné à des portions spécialisées du basidiome.

Les données moléculaires ont permis de diviser le phylum des *Basidiomycota* en 3 sous-phylums monophylétiques : les ***Agaricomycotina***, les ***Pucciniomycotina*** et les ***Ustilaginomycotina***. Ces 3 sous-phylums se divisent eux-mêmes en 12 classes.

Le sous-phylum des *Agaricomycotina* renferme 3 classes : les Agaricomycètes, les Dacrymycètes et les Trémellomycètes. La plupart des pathogènes des plantes de ce sous-phylum sont rencontrées dans la classe des **Agaricomyètes**.

Le sous-phylum des *Pucciniomycotina* contient 8 classes : les Agaricostilbomycètes, les Atractiellomycètes, les Classiculomycètes, les Cryptomycocolacomycètes, les Cystobasidiomycètes, les Microbotryomycètes, les Mixiomycètes et les Pucciniomycètes. Cette dernière classe des **Pucciniomycètes** renferme les agents des rouilles d'un grand nombre de plantes.

Le sous-phylum des *Ustilaginomycotina* contient 2 classes : les **Exobasidiomycètes** et les **Ustilaginomycètes**. Ces classes renferment les agents des maladies charbonneuses des plantes.

PHYLUM DES *BASIDIOMYCOTA*

1) Sous-phylum des *Agaricomycotina*
Classe des Agaricomyètes

2) Sous-phylum des *Pucciniomycotina*
Classe des Pucciniomycètes

3) Sous-phylum des *Ustilaginomycotina*
Classe des Exobasidiomycètes
Classe des Ustilaginomycètes

* SOUS-PHYLUM DES *AGARICOMYCOTINA*

A - CLASSE DES AGARICOMYETES

La classe des **Agaricomyètes** renferme plus de 2/3 des espèces du phylum des *Basidiomycota* dont plusieurs sont pathogènes d'arbres forestiers. Certaines autres espèces sont pathogènes de plantes cultivées et appartiennent majoritairement aux trois ordres des Agaricales, des Athéliales et des Cantharellales.

1) Ordre des Agaricales

L'ordre des Agaricales contient près de la moitié des espèces du phylum des *Basidiomycota*. Mais dans cet ordre, les pathogènes des plantes cultivées sont rares et appartiennent principalement aux familles des Cyphellacées, des Physalacriacées, des Schizophyllacées et des Typhulacées.

Famille des Cyphellacées : La famille des Cyphellacées renferme certains phytopathogènes appartenant au genre *Chondrostereum*.

Exemple :

- *Chondrostereum purpureum* : agent du plomb parasitaire des arbres fruitiers.

Famille des Physalacriacées : La famille des Physalacriacées renferme certains phytopathogènes appartenant au genre *Armillaria*.

Exemple :

- *Armillaria mellea* : agent du pourridié des arbres.

Famille des Schizophyllacées : Cette famille contient quelques pathogènes de plantes dans le genre *Schizophyllum*.

Exemple :

- *Schizophyllum commune* : Agent de la pourriture blanche du bois des arbres.

Famille des Typhulacées : La famille des Typhulacées renferme quelques pathogènes de plantes dans le genre *Typhula*.

Exemple :

- *Typhula incarnata* : (anamorphe : *Sclerotium fulvum*) pathogène des céréales.

2) Ordre des Athéliales

L'ordre des Athéliales contient beaucoup d'espèces dont certaines sont phytopathogènes et appartiennent à la famille des Athéliacées.

Famille des Athéliacées : La famille des Athéliacées renferme des espèces phytopathogènes dans le genre *Athelia*.

Exemple :

- *Athelia rolfsii* (anamorphe : *Sclerotium rolfsii*) : pathogènes de nombreuses espèces végétales.

3) Ordre des Cantharellales

L'ordre des Cantharellales contient des phytopathogènes dans la famille des Cératobasidiacées.

Famille des Cératobasidiacées : Cette famille renferme certaines espèces phytopathogènes qui appartiennent aux genres *Ceratobasidium* et *Thanatephorus*.

Exemples :

- *Ceratobasidium cereale* (anamorphe : *Rhizoctonia cerealis*) : pathogène des céréales,
- *Ceratobasidium oryzae-sativae* (anamorphe : *Rhizoctonia oryzae-sativae*) : pathogène du riz,
- *Thanatephorus cucumeris* (anamorphe : *Rhizoctonia solani*) : agent du rhizoctone de nombreuse espèces végétales.

CLASSE DES AGARICOMYETES

1) Ordre des Agaricales
Famille des Cyphellacées
Famille des Physalacriacées
Famille des Schizophyllacées
Famille des Typhulacées

2) Ordre des Athéliales
Famille des Athéliacées

3) Ordre des Cantharellales
Famille des Cératobasidiacées

* SOUS-PHYLUM DES *PUCCINIOMYCOTINA*

B - CLASSE DES PUCCINIOMYCETES

La classe des **Pucciniomyètes** renferme près de 1/4 des espèces du phylum des *Basidiomycota* dont principalement les pathogènes responsables des maladies des rouilles qui sont classés dans l'ordre des Pucciniales.

Ordre des Pucciniales

L'ordre des Pucciniales contient la quasi-totalité des espèces de la classe des Pucciniomyètes. Leurs mycéliums manquent d'anses d'anastomose et sont en général intercellulaires, fréquemment avec des haustories. Un grand nombre d'espèces se développent comme des pathogènes obligatoires de plantes provoquant les redoutables maladies des rouilles. Les agents des rouilles peuvent avoir jusqu'à cinq stades fréquemment numérotés de 0 à IV (Figure 2-9). **0 : Spermaties** qui sont des gamètes monocaryotiques produites dans des **spermogonies**. **I :**

Ecidiospores qui sont des spores dicaryotiques unicellulaires, typiquement en chaînes, à paroi mince ou verruqueuse. Elles sont produites dans les **écidies**. **II : Urédospores** qui sont produites dans les **urédies**. Les urédospores typiques sont des spores dicaryotiques unicellulaires ayant une paroi pigmentée rugueuse montrant deux ou plusieurs pores germinatifs. **III : Téliospores** (ou téleutospores) qui sont produites par les **télies**. Elles peuvent être considérées comme le stade téléomorphique, tandis que les écidiospores et les urédospores peuvent être considérées comme les anamorphes. Typiquement, les téliospores sont des spores de conservation uni- ou multicellulaires ayant une paroi épaisse est diversement ornementée. **IV : Basidiospores** qui sont des spores généralement haploïdes, unicellulaires, à paroi mince, de courte vie, produites sur les **basides** et libérées à partir des **stérigmates**.

Un champignon agent de la rouille est **autoécique** si son cycle biologique a lieu sur une seule plante hôte (ou groupe de plantes hôtes étroitement liées). Il peut être **hétéroécique** si ses stades 0 et I prennent place sur une sorte de plante hôte (hôte secondaire ou alternante) et les stades II et III sur une autre sorte de plante hôte (hôte principal). La rouille est **macrocyclique** si tous les cinq stades de spores du champignon ont lieu durant son cycle biologique. Elle est **microcyclique** si seulement quelques stades de spores parmi les cinq ont lieu.

Les familles renferamant des agents de rouilles les plus importantes sont les Mélampsoracées, les Phakopsoracées, les Phragmidiacées, les Pucciniacées et les Uropyxidacées.

Famille des Mélampsoracées : Cette famille contient des phytopathogènes qui appartiennent majoritairement au genre *Melampsora*.

Exemple :

- *Melampsora lini* : agent de la rouille du lin.

Famille des Phakopsoracées : La famille des Phakopsoracées renferme des pathogènes de plantes des genres *Cerotelium* et *Phakopsora*.

Exemples :

- *Cerotelium fici* : agent de la rouille du figuier,
- *Phakopsora euvitis* : agent de la rouille de la vigne,
- *Phakopsora pachyrhizi* : agent de la rouille du soja.

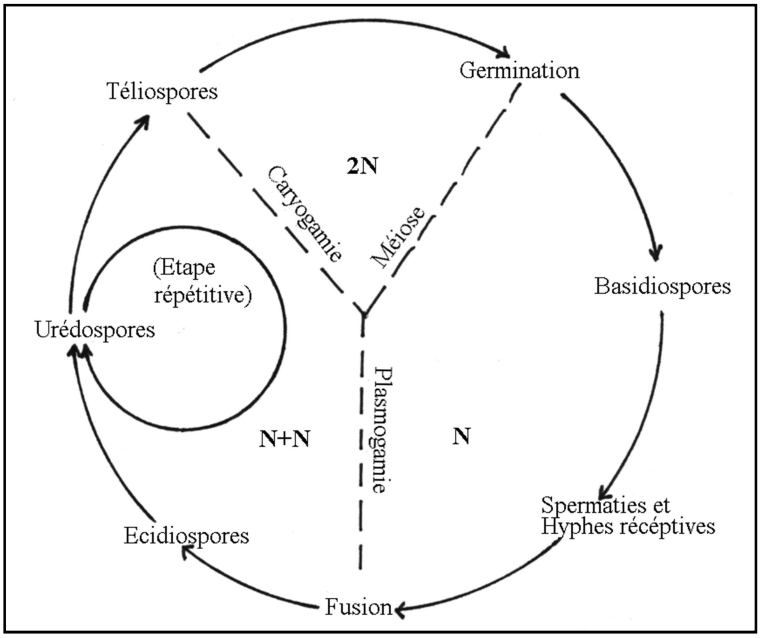

Figure 2-9 : Cycle biologique général des Pucciniales.

Famille des Phragmidiacées : Cette famille comprend des phytopathogènes des genres *Gymnoconia* et *Phragmidium*.

Exemples :

- *Gymnoconia nitens* : agent de la rouille orangée du mûrier,
- *Phragmidium mucronatum* : agent de la rouille du rosier,
- *Phragmidium rubi-idea* : agent de la rouille du framboisier.

Famille des Pucciniacées : La famille des Pucciniacées est une grande famille renfermant de nombreux phytopathogènes apprtenant surtout aux genres *Gymnosporangium*, *Puccinia* et *Uromyces*.

Exemples :

- *Gymnosporangium clavipes* : agent de la rouille du cognassier (stade IV sur *Juniperus*),
- *Gymnosporangium sabinae* : agent de la rouille du poirier (stade IV sur *Juniperus*),
- *Gymnosporangium juniperi-virginianae* : agent de la rouille américaine du pommier (stade IV sur *Juniperus*).
- *Gymnosporangium tremelloides* : agent de la rouille européenne du pommier (stade IV sur *Juniperus*),

- *Puccinia arachidis* : agent de la rouille de l'arachide,
- *Puccinia coronata* : agent de la rouille couronnée de l'avoine (stades 0 et I sur *Rhamnus*),
- *Puccinia graminis* : agent de la rouille noire (ou des tiges) du blé (stades 0 et I sur *Berberis*),
- *Puccinia helianthi* : agent de la rouille du tournesol,
- *Puccinia hordei* : agent de la rouille brune (ou naine ou des feuilles) de l'orge (stades 0 et I sur *Ornithogalum*),
- *Puccinia malvacearum* : agent de la rouille des malvacées,
- *Puccinia pittieriana* : agent de la rouille des solanacées,
- *Puccinia polysora* : agent de la rouille du maïs,
- *Puccinia recondita* : agent de la rouille brune (ou des feuilles) du blé (stades 0 et I sur *Thalictrum*),
- *Puccinia striiformis* : agent de la rouille jaune (ou striée) du blé,
- *Uromyces appendiculatus* : agent de la rouille du haricot,
- *Uromyces beticola* : agent de la rouille de la betterave,
- *Uromyces ciceris-arietini* : agent de la rouille du pois chiche,
- *Uromyces musae* : agent de la rouille du bananier,
- *Uromyces pisi-sativi* : agent de la rouille du pois (stades 0 et I sur *Euphorbia*),
- *Uromyces trifolii-repentis* : agent de la rouille du trèfle,
- *Uromyces viciae-fabae* : agent de la rouille de la fève.

Famille des Uropyxidacées : Cette famille contient des phytopathogènes qui appartiennent principalement au genre *Tranzschelia*.

Exemple :

- *Tranzschelia pruni-spinosae* : agent de la rouille des arbres fruitiers à noyau (stades 0 et I sur *Anemone*).

CLASSE DES PUCCINIOMYCETES

Ordre des Pucciniales

- **Famille des Mélampsoracées**
- **Famille des Phakopsoracées**
- **Famille des Phragmidiacées**
- **Famille des Pucciniacées**
- **Famille des Uropyxidacées**

* SOUS-PHYLUM DES *USTILAGINOMYCOTINA*

C - CLASSE DES EXOBASIDIOMYCETES

La classe des **Exobasidiomycètes** renferme nombreuses espèces agents de maladies charbonneuses (en particulier la carie) appartenant aux ordres des Entylomatales, des Exobasidiales et des Tillétiales. Généralement, les téléospores développent des basides appelées promycéliums qui produisent des basidiospores applées sporidies.

1) Ordre Entylomatales

L'ordre des Entylomatales contient des espèces phytopathogènes agents de charbon qui appartiennent à la famille des Entylomatacées.

Famille des Entylomatacées : Cette famille renferme des phytopathogènes qui appartiennent majoritairement au genre *Eballistra*.

Exemple :

- *Eballistra oryzae* : agent du charbon foliaire du riz.

2) Ordre des Exobasidiales

Cet ordre renferme des espèces phytopathogènes provoquant parfois des galles. Elles appartiennent essentiellement à la famille des Exobasidiacées.

Famille des Exobasidiacées : La famille des Exobasidiacées contient des phytopathogènes appartenant principalement au genre *Exobasidium*.

Exemple :

- *Exobasidium vexans* : agent de la cloque du théier.

3) Ordre des Tillétiales

L'ordre des Tillétiales contient des espèces causant essentiellement la maladie de la carie. Elles appartiennent à la famille des Tillétiacées.

Famille des Tillétiacées : Cette famille contient des phytopathogènes appartenant principalement au genre *Tilletia*.

Exemples :

- *Tilletia barclayana* : agent de la carie du riz,
- *Tilletia caries* : agent de la carie commune du blé,
- *Tilletia controversa* : agent de la carie naine des céréales,
- *Tilletia indica* : agent de la carie de Karnal sur le blé,
- *Tilletia laevis* : agent de la carie commune du blé.

CLASSE DES EXOBASIDIOMYCETES

1) Ordre Entylomatales
Famille des Entylomatacées

2) Ordre des Exobasidiales
Famille des Exobasidiacées

3) Ordre des Tillétiales
Famille des Tillétiacées

D - CLASSE DES USTILAGINOMYCETES

La classe des **Ustilaginomycètes** contient un grand nombre de phytopathogènes agents des maladies du charbon et appartenant aux ordres des Urocystidiales et des Ustilaginales. Généralement, les téléospores développent des basides appelées promycéliums qui produisent des basidiospores applées sporidies.

1) Ordre des Urocystidales

L'ordre des Urocystidales renferme des espèces agents du charbon qui appartiennent principalement aux familles des Glomosporiacées et des Urocystidacées.

Famille des Glomosporiacées : La famille des Glomosporiacées contient certains pathogènes des plantes appartenant au genre *Thecaphora*.

Exemples :

- *Thecaphora frezzii* : agent du charbon de l'arachide,
- *Thecaphora solani* : agent du charbon de la pomme de terre.

Famille des Urocystidacées : Cette famille contient des phytopathogènes appartenant essentiellement au genre *Urocystis*.

Exemples :
- *Urocystis agropyri* : agent du charbon foliaire des céréales,
- *Urocystis cepulae* : agent du charbon de l'oignon,
- *Urocystis occulta* : agent du charbon du seigle.

2) Ordre des Ustilaginales

Cet ordre renferme des espèces qui provoquent les maladies du charbon. Elles appartiennent principalement à la famille des Ustilaginacées.

Famille des Ustilaginacées : La famille des Ustilaginacées contient beaucoup d'espèces phytopathogènes appartenant surtout aux genres *Moesziomyces*, *Sporisorium*, *Tranzscheliella* et *Ustilago*.

Exemples :
- *Moesziomyces bullatus* : agent du charbon du millet,
- *Sporisorium sorghi* : agent du charbon couvert du sorgho,
- *Tranzscheliella hypodytes* : agent du charbon des graminées,
- *Ustilago avenae* : agent du charbon nu de l'avoine,
- *Ustilago hordei* : agent du charbon couvert de l'orge,
- *Ustilago kolleri* : agent du charbon couvert de l'avoine,
- *Ustilago maydis* : agent du charbon du maïs,
- *Ustilago nuda* : agent du charbon nu de l'orge,
- *Ustilago striiformis* : agent du charbon strié des graminées,
- *Ustilago tritici* : agent du charbon nu du blé.

CLASSE DES USTILAGINOMYCETES

1) Ordre des Urocystidales
Famille des Glomosporiacées
Famille des Urocystidacées

2) Ordre des Ustilaginales
Famille des Ustilaginacées

1.9 - LES CHAMPIGNONS ANAMORPHIQUES

On appelle **Champignons Anamorphiques** les espèces fongiques qui sont capables de se reproduire asexuellement par l'intermédiaire de la production de spores mitotiques sans avoir besoin de méiose (**anamorphes**). Parmi ces espèces, nombreuses sont biologiquement liées avec des stades fongiques qui se reproduisent sexuellement par l'intermédiaire de la production de spores méiotiques (**téléomorphes**). Ces téléomorphes sont généralement des espèces d'*Ascomycota* et rarement des espèces de *Basidiomycota*. Cependant, pour un certain nombre d'anamorphes, les téléomorphes restent inconnues. Et pour expliquer cette situation particulière des champignons, les mycologues avancent des hypothèses telles que les anamorphes sont des champignons qui auraient perdu leur sexualité ou qu'ils pourraient avoir suivi des voies évolutionnaires indépendantes de leurs holomorphes.

Mais les Champignons Anamorphiques forment un groupe polyphylétique très hétérogène. Il a été créé artificiellement depuis plus d'un siècle par les mycologues pour des raisons pratiques puisque pour un certain nombre de ces champignons, il n'y a pas de téléomorphes connues. Maintenant, avec les techniques moléculaires basées sur la caractérisation de l'ADN, il est devenu possible de classer les anamorphes parmis leurs homologues téléomorphes, même si ces téléomorphes ne sont observés dans la nature. Pour cette raison, il n'est plus nécessaire de classer les Champignons Anamorphiques comme le reste des groupes taxonomiques.

Le **Thalle** des Champignons Anamorphiques est typiquement bien développé, cloisonné, avec des hyphes ramifiées qui ressemblent à ceux de leurs homologues sexués (*Ascomycota* ou *Basidiomycota*). En plus du thalle mycélien, certaines espèces fongiques anamorphiques sont unicellulaires (levures).

La **reproduction asexuée** des Champignons Anamorphiques est un phénomène fréquent qui permet aux anamorphes de se reproduire activement et de se disséminer rapidement aussi longtemps que les conditions de l'environnement restent favorables. La reproduction asexuée conduit à la

production de spores qui sont en majorité désignées par le terme de conidies. Ainsi, ces conidies sont produites directement à partir du thalle préexistant ou par l'intermédiaire de cellules conidiogènes portées ou non par des hyphes spécialisées appelées conidiophores. Cependant, il y a un petit groupe de Champignons Anamorphiques dont le mycélium est stérile et qui colonisent leur environnement par simple multiplication végétative.

1) Cellules conidiogènes

Les **cellules conidiogènes** sont les cellules hyphales dans/à partir desquelles les conidies se forment directement. Ces cellules conidiogènes peuvent être morphologiquement similaires aux cellules des hyphes somatiques ou peuvent être assez différentes en apparence.

2) Conidiophores

Les **conidiophores** sont des hyphes spécialisées, simples ou ramifiées qui portent une ou plusieurs cellules conidiogènes. Ces dernières peuvent être intégrées dans les conidiophores ou différenciées à partir d'eux.

3) Conidies

Les **conidies** sont des spores produites asexuellement. Elles ont diverses tailles, formes, couleurs et nombres de cellules. Elles peuvent être produites directement sur le thalle ou dans/sur des conidiomes. La plupart des conidies germent par un tube germinatif pour produire un mycélium et ainsi, éventuellement, des conidies de nouveau. Ce processus est désigné par **conidiation macrocyclique** contrairement à la **conidiation microcyclique** où les conidies germent et produisent directement des conidies.

Les conidies peuvent prendre origine directement à partir du thalle préexistant (ontogénie thallique). La conidie est délimitée par une cloison avant que son gonflement n'ait lieu. Ce type de conidies est appelée **thalloconidies** ou **conidies thalliques** (Figure 2-10). Plus fréquemment, les conidies produites *de novo* prennent origine à partir de cellules conidiogènes (ontogénie blastique). La conidie s'allonge et gonfle avant d'être séparée par une cloison. Elle prend d'habitude origine au niveau

d'un point étroit sur la cellule conidiogène. Ces conidies sont appelées **blastoconidies** ou **conidies blastiques**.

Les conidies et les cellules conidiogènes des anamorphes d'*Ascomycota* ont généralement deux couches dans leurs parois cellulaires qui peuvent être continues ou non. Quand les couches de la paroi à la fois dans la cellule conidiogène et la conidie sont continues, cette conidie est dite **hologène**. Si la couche externe de la paroi de la conidie est continue avec seulement la couche interne de la paroi de la cellule conidiogène, la conidie est désignée par **entérogène**. La conidie est appelée **endogène** quand les couches de la paroi ne sont continues avec aucune partie des couches de la paroi de la cellule conidiogène.

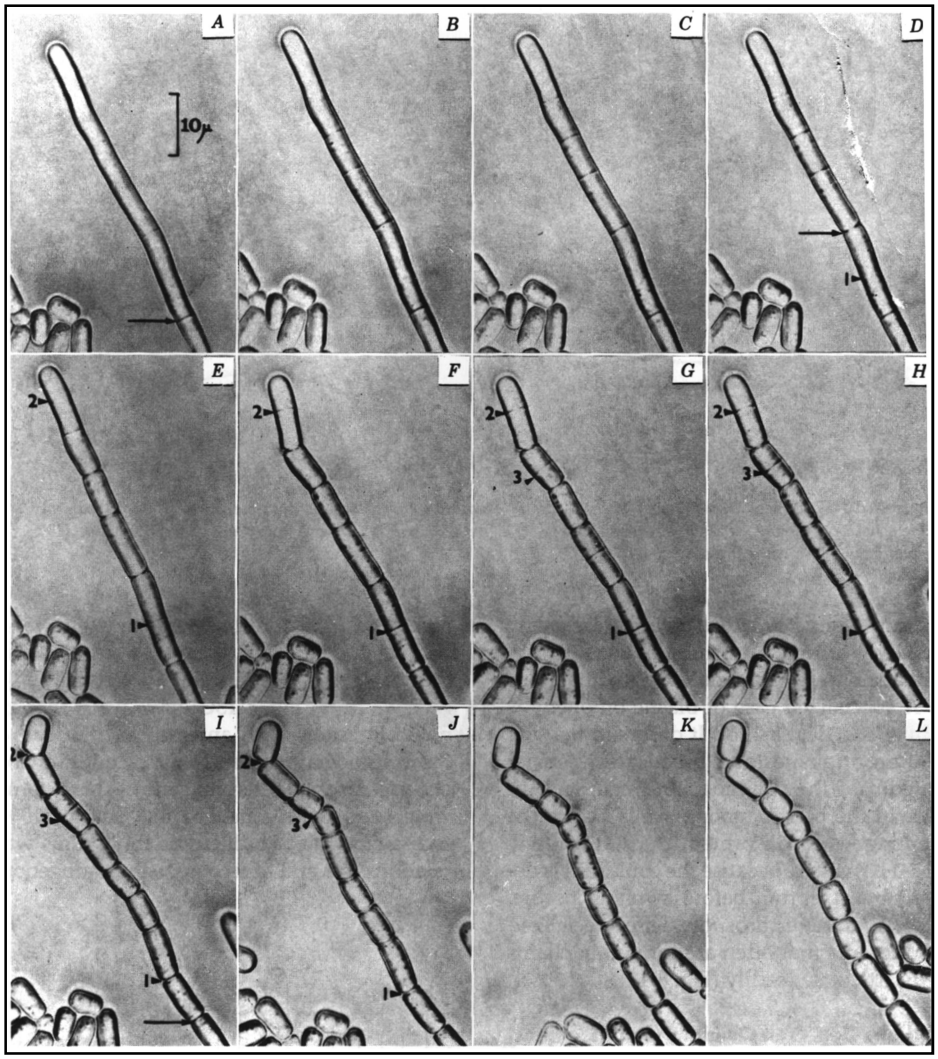

Figure 2-10 : Séquence en lapse de temps illustrant le mode thallique de la conidiogenèse chez *Geotrichum candidum* (Alexopoulos *et al*., 1996).

L'identification des types de conidies est basée sur l'étude du mode de conidiation qui nécessite généralement la microscopie électronique pour des observations séquentielles ou pour des observations simultanées de plusieurs stades de développement. Ceci a conduit à la caractérisation de nombreuses différentes thalloconidies et blastoconidies (Figure 2-11).

a) Thalloconides

Arthrospores : Elles se forment après cloisonnement et fragmentation d'une hyphe préexistante. Le cloisonnement a d'habitude lieu après que les hyphes arrêtent de croître. Les cloisons apparaissent dans l'ordre acropète, basipète ou aléatoire.

Arthrospores méristématiques : Elles résultent de la transformation basipède d'une hyphe en conidies. Un renflement apical a lieu avant le cloisonnement. Ceci peut être considéré comme un type de conidies intermédiaire entre thalloconidies et blastoconidies.

Chlamydospores : Ce sont des spores de conservation qui se forment chez nombreux groupes fongiques en plus des Champignons Anamorphiques. Typiquement, elles sont des cellules hyphales (ou parfois des cellules de conidies) où le cytoplasme se condense et la paroi devient bombée et épaisse.

b) Blastoconidies

Acroblastospores : Elles se forment quand une nouvelle conidie (parfois deux ou plusieurs conidies) est produite par la conidie antérieure, de façon à ce qu'une chaîne acropète se développe avec la plus jeune conidie à l'extrémité supérieure.

Aleuriospores et **monoblastospores :** Elles se forment par renflement de l'extremité supérieure de la cellule-mère, suivi d'un cloisonnement basal et d'habitude un épaissement de la paroi. Elles sont désignées par aleuriospores chez les Champignons Anamorphiques à conidiophores libres et monoblastospores chez les Champignons Anamorphiques à pycnides.

Annellospores : Elles sont caractérisées par des repousses répétitives de la cellule conidiogène, aboutissant à un allongement de cette cellule et une formation de cicatrices sur son extrémité supérieure. Deux subdivions d'annellospores sont distinguées. Elles sont des **annellospores holoblastiques** avec les repousses des conidiophores généralement peu nombreuses et espacées (**annellophores**) ou **annellospores entéroblastiques** avec des cols de conidiophores phialidiques s'allongeant légèrement par dépôt de substance pariétale durant la scission de chaque conidie (**annellides**).

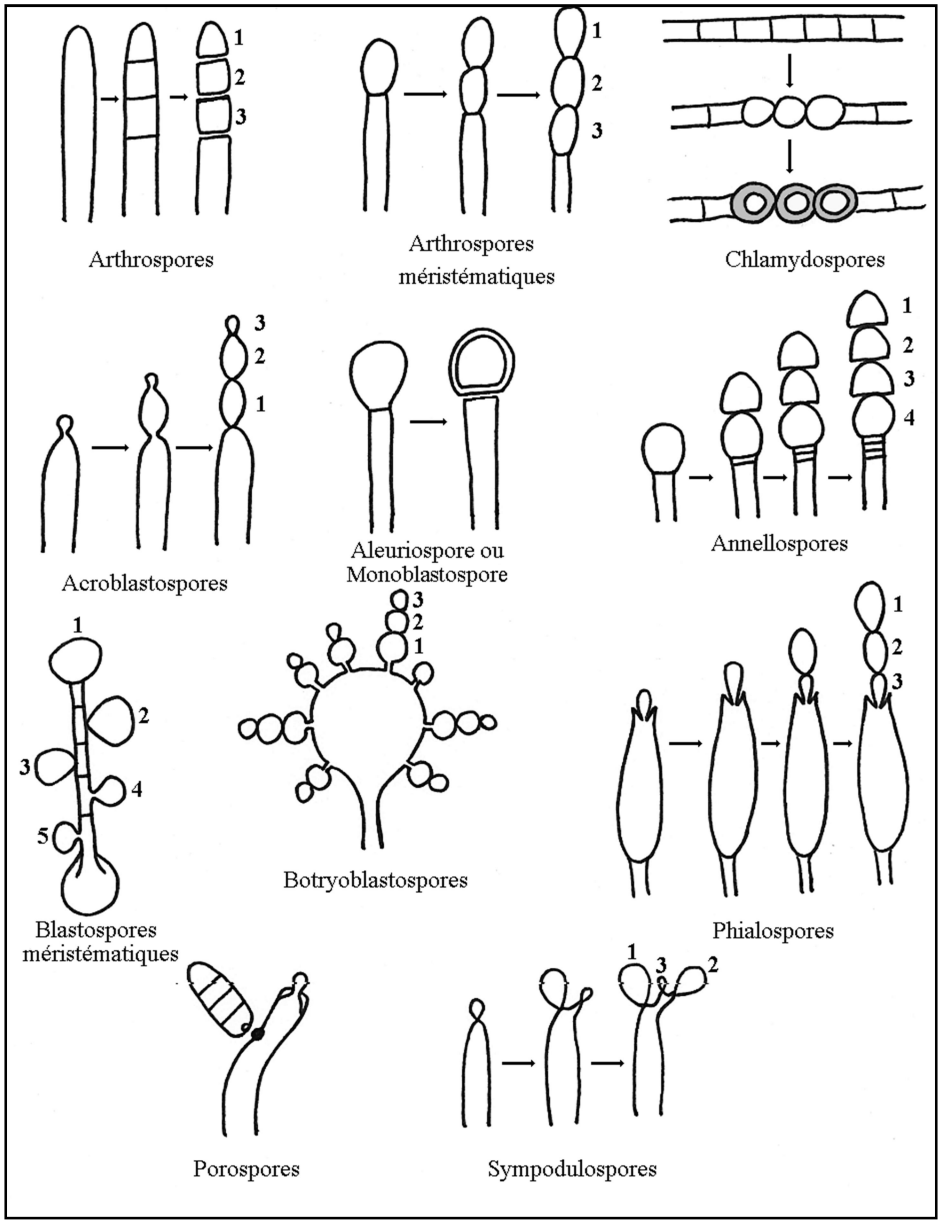

Figure 2-11 : Principaux types des conidies des Champignons Anamorphiques.

Blastospores méristématiques : Elles sont produites par un filament conidiogène (conidiophore) qui est formé d'une manière entéroblastique par une cellule conidiogène basale et globuleuse.

Botryoblastospores : Elles sont produites simultanément sur une tête fertile qui est renflée ou longue. Elles restent solitaires ou se développent en chaînes acropètes.

Phialospores : Elles sont produites répétitivement à l'extrémité supérieure d'une cellule conidiogène appelée **phialide**. Le point méristématique à l'extrémité supérieure de la phialide, ou rarement à l'intérieur de son col (**endophialide**), est normalement fixe. Les conidies qui ont une production basipède sont de plus en plus jeunes en partant du haut vers le bas.

Porospores : Elles se développent à partir de pores sur des conidiophores de longueur déterminée ou indéterminée. Elles sont solitaires ou en bouquets et peuvent être produites en chaînes acropètes.

Sympodulospores : Il y a une repousse subapicale de la cellule conidiogène et production d'un nouveau point méristématique ; le processus se répète aboutissant à la production d'un bouquet de conidies solitaires sur une cellule conidigène avec une extrémité supérieure plus ou moins renflée ou longue.

En plus de cette classification moderne des types de conidies basée sur les évènements conidiogènes, il y a une classification plus ancienne de Saccardo qui reste utilisée par les phytopathologistes car elle est plus facile, plus pratique et ne nécessite généralement pas de microscopie électronique. Cette classification est basée sur les caractéristiques morphologiques des conides (forme, couleur, nombre de cloisons,…).

4) Conidiomes

Les **conidiomes** sont formés par des hyphes agrégées appelées **plectenchyme**. Ce dernier a diverses textures et peut être divisé en deux groupes : **prosenchyme** avec les hyphes facilement discernables et

pseudoparenchyme avec les hyphes non discernables. Les conidiophores peuvent être groupés sur la surface d'un conidiome formant un réceptacle : **corémie**, **spordochie** ou **acervule** ou peuvent être groupés à l'intérieur d'un conidiome : **pycnid**e (Figure 2-12).

Acervule : C'est un conidiome pseudoparenchymateux peu développé et couvert par le tissu de la plante hôte. Seule la partie supérieure du conidiome renferme des cellules conidiogènes. L'acervule peut être subcuticulaire, intraépidermique, sous-épidermique ou sous-péridermique. Il libère les conidies après déchirement du tissu de la plante hôte.

Corémie : Elle est d'habitude formée d'un groupe de conidiophores compacts réunis en un faisceau érigé. Elle porte des conidies souvent à l'apex et parfois latéralement.

Pycnide : C'est un conidiome globuleux à lagéniforme, uniloculaire et avec une paroi d'habitude mince. Il peut être fermé ou avoir un ostiole circulaire à l'apex.

Sporodochie (ou sporodochium) **:** C'est un groupe compact de conidiophores courts qui forment un coussinet pustuliforme convexe.

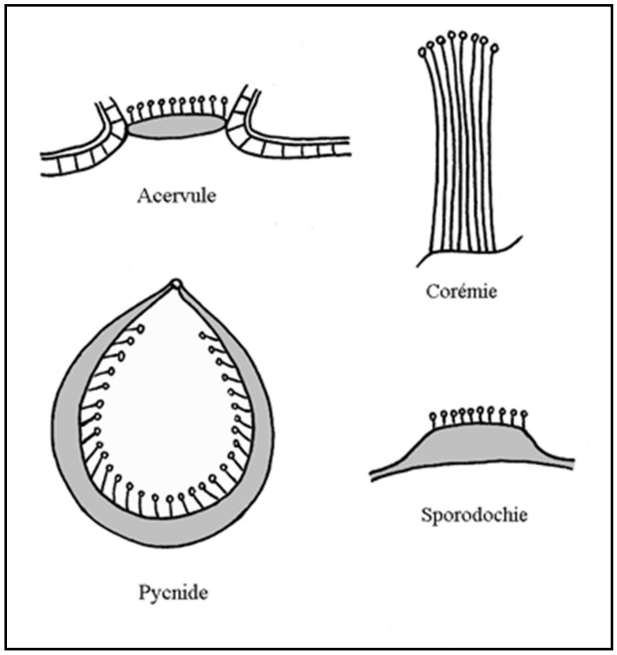

Figure 2-12 : Principaux types des conidiomes des Champignons Anamorphiques.

Dans ce qui suit, nous ne développerons pas une véritable classification des Champignons Anamorphiques, mais seulement quelques indications pratiques qui aident les phytopathologistes à reconnaitre et classer les champignons phytopathogènes. Les Champignons Anamorphiques peuvent être groupés en 6 groupes qui sont les suivants :

- Groupe à mycélium stérile (sans conidies),
- Groupe à conidiphores libres,
- Groupe à corémies,
- Groupe à sporodochies,
- Groupe à acervules,
- Groupe à pycnides.

A - CHAMPIGNONS ANAMORPHIQUES A MYCELIUM STERILE (SANS CONIDIES)

- *Rhizoctonia cerealis* (téléomorphe : *Ceratobasidium cereale*) : Agaricomycètes, Cantharellales, Cératobasidiacées,
- *Rhizoctonia oryzae-sativae* (téléomorphe : *Ceratobasidium oryzae-sativae*) : Agaricomycètes, Cantharellales, Cératobasidiacées,
- *Rhizoctonia solani* (téléomorphe : *Thanatephorus cucumeris*) : Agaricomycètes, Cantharellales, Cératobasidiacées,
- *Sclerotium fulvum* (téléomorphe : *Typhula incarnata*) : Agaricomycètes, Agaricales, Typhulacées,
- *Sclerotium rolfsii* (téléomorphe : *Athelia rolfsii*) : Agaricomycètes, Athéliales, Athéliacées.

B - CHAMPIGNONS ANAMORPHIQUES A CONIDIOPHORES LIBRES

1) Espèces acroblastosporées

- *Cladosporium carpophilum* (téléomorphe : *Venturia carpophila*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Venturiacées,

- *Cladosporium cucumerinum* (téléomorphe : *Davidiella*) : Dothidéomycètes, Capnodiales, Davidiellacées,
- *Monilia fructicola* (téléomorphe : *Monilinia fructicola*) : Léotiomycètes, Hélotiales, Sclérotiniacées,
- *Monilia fructigena* (téléomorphe : *Monilinia fructigena*) : Léotiomycètes, Hélotiales, Sclérotiniacées,
- *Monilia laxa* (téléomorphe : *Monilinia laxa*) : Léotiomycètes, Hélotiales, Sclérotiniacées,
- *Passalora fulva* (téléomorphe : *Mycosphaerella*) : Dothidéomycètes, Capnodiales, Mycosphaerellacées,
- *Ramularia beticola* (téléomorphe : *Mycosphaerella*) : Dothidéomycètes, Capnodiales, Mycosphaerellacées,
- *Ramularia fragariae* (téléomorphe : *Mycosphaerella fragariae*) : Dothidéomycètes, Capnodiales, Mycosphaerellacées.

2) Espèces aleuriosporées

- *Thielaviopsis basicola* (téléomorphe : *Ceratocystis*) : Sordariomycètes, Microascales, Cératocystidacées.

3) Espèces annellosporées

- *Fusicladium oleagineum* (téléomorphe : *Acantharia*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Venturiacées,
- *Spilocaea pomi* (téléomorphe : *Venturia inaequalis*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Venturiacées.

4) Espèces arthrosporées méristématiques

- *Oidiopsis taurica* (téléomorphe : *Leveillula taurica*) : Léotiomycètes, Erysiphales, Erysiphacées,
- *Oidium erysiphoides* (téléomorphe : *Podosphaera fuliginea*) : Léotiomycètes, Erysiphales, Erysiphacées,
- *Oidium farinosum* (téléomorphe : *Podosphaera leucotricha*) : Léotiomycètes, Erysiphales, Erysiphacées,
- *Oidium leucoconium* (téléomorphe : *Podosphaera pannosa*) : Léotiomycètes, Erysiphales, Erysiphacées,
- *Oidium monilioides* (téléomorphe : *Blumeria graminis*) : Léotiomycètes, Erysiphales, Erysiphacées,

- *Oidium passerinii* (téléomorphe : *Podosphaera tridactyla*) : Léotiomycètes, Erysiphales, Erysiphacées,
- *Oidium tuckeri* (téléomorphe : *Erysiphe necator*) : Léotiomycètes, Erysiphales, Erysiphacées.

5) Espèces botryoblastosporées

- *Botrytis cinerea* (télémorphe : *Botryotinia fuckeliana*) : Léotiomycètes, Hélotiales, Sclérotiniacées,
- *Botrytis convoluta* (téléomorphe : *Botryotinia convoluta*) : Léotiomycètes, Hélotiales, Sclérotiniacées,
- *Botrytis fabae* (téléomorphe : *Botryotinia fabae*) : Léotiomycètes, Hélotiales, Sclérotiniacées,
- *Botrytis gladiolorum* (téléomorphe : *Botryotinia draytonii*) : Léotiomycètes, Hélotiales, Sclérotiniacées,
- *Botrytis globosa* (téléomorphe : *Botryotinia globosa*) : Léotiomycètes, Hélotiales, Sclérotiniacées,
- *Botrytis narcissicola* (téléomorphe : *Botryotinia narcissicola*) : Léotiomycètes, Hélotiales, Sclérotiniacées,
- *Botrytis tulipae* (téléomorphe : *Botryotinia*) : Léotiomycètes, Hélotiales, Sclérotiniacées.

6) Espèces phialosporées

- *Acremonium typhinum* (téléomorphe : *Epichloë typhina*) : Sordariomycètes, Hypocréales, Clavicipitacées,
- *Aspergillus brasiliensis* (téléomorphe : *Emericella*) : Eurotiomycètes, Eurotiales, Trichocomacées,
- *Aspergillus flavus* (téléomorphe : *Emericella*) : Eurotiomycètes, Eurotiales, Trichocomacées,
- *Chalara paradoxa* (téléomorphe : *Ceratocystis paradoxa*) : Sordariomycètes, Microascales, Cératocystidacées,
- *Penicillium digitatum* (téléomorphe : *Eupenicillium*) : Eurotiomycètes, Eurotiales, Trichocomacées,
- *Penicillium expansum* (téléomorphe : *Eupenicillium*) : Eurotiomycètes, Eurotiales, Trichocomacées,
- *Penicillium italicum* (téléomorphe : *Eupenicillium*) : Eurotiomycètes, Eurotiales, Trichocomacées,

- *Verticillium albo-atrum* (téléomorphe : ?) : Sordariomycètes, ordre?, Plectospharellacées (*agent du flétrissement de nombreuses espèces végétales*),
- *Verticillium dahliae* (téléomorphe : ?) : Sordariomycètes, ordre?, Plectospharellacées (*agent du flétrissement de plusieurs espèces végétales*).

7) Espèces porosporées

- *Alternaria alternata* (téléomorphe : *Lewia*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Pléosporacées,
- *Alternaria brassicae* (téléomorphe : *Lewia*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Pléosporacées,
- *Alternaria citri* : (téléomorphe : *Lewia*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Pléosporacées,
- *Alternaria cucumerina* : (téléomorphe : *Lewia*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Pléosporacées,
- *Alternaria dauci* : (téléomorphe : *Lewia*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Pléosporacées,
- *Alternaria linicola* : (téléomorphe : *Lewia*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Pléosporacées,
- *Alternaria solani* : (téléomorphe : *Lewia*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Pléosporacées,
- *Bipolaris maydis* (téléomorphe : *Cochliobolus heterostrophus*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Pléosporacées,
- *Bipolaris sorokiniana* (téléomorphe : *Cochliobolus sativus*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Pléosporacées,
- *Bipolaris victoriae* (téléomorphe : *Cochliobolus victoriae*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Pléosporacées,
- *Bipolaris zeicola* (téléomorphe : *Cochliobolus carbonum*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Pléosporacées,
- *Drechslera avenacea* (téléomorphe : *Pyrenophora chaetomioides*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Pléosporacées,
- *Drechslera graminea* (téléomorphe : *Pyrenophora graminea*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Pléosporacées,
- *Drechslera teres* (téléomorphe : *Pyrenophora teres*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Pléosporacées,

- *Drechslera tritici-repentis* (téléomorphe : *Pyrenophora tritici-repentis*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Pléosporacées,
- *Fusicladium cerasi* (téléomorphe : *Venturia cerasi*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Venturiacées,
- *Fusicladium pyrorum* (téléomorphe : *Venturia pirina*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Venturiacées,
- *Stemphylium alfalfae* (téléomorphe : *Pleospora alfalfae*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Pléosporacées,
- *Stemphylium herbarum* (téléomorphe : *Pleospora herbarum*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Pléosporacées,
- *Stemphylium lycopersici* (téléomorphe : *Pleospora*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Pléosporacées,
- *Stemphylium solani* : (téléomorphe : *Pleospora*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Pléosporacées.

8) Espèces sympodulosporées

- *Cercospora apii* (téléomorphe : *Mycosphaerella*) : Dothidéomycètes, Capnodiales, Mycosphaerellacées,
- *Cercospora beticola* (téléomorphe : *Mycosphaerella*) : Dothidéomycètes, Capnodiales, Mycosphaerellacées,
- *Cercospora capsici* (téléomorphe : *Mycosphaerella*) : Dothidéomycètes, Capnodiales, Mycosphaerellacées,
- *Cercospora carotae* (téléomorphe : *Mycosphaerella*) : Dothidéomycètes, Capnodiales, Mycosphaerellacées,
- *Cercospora zonata* (téléomorphe : *Mycosphaerella*) : Dothidéomycètes, Capnodiales, Mycosphaerellacées,
- *Helgardia herpotrichoides* (téléomorphe : *Oculimacula yallundae*) : Léotiomycètes, Hélotiales, Dermatéacées,
- *Helgardia acuformis* (téléomorphe : *Oculimacula acuformis*) : Léotiomycètes, Hélotiales, Dermatéacées,
- *Pseudocercospora brachypus* (téléomorphe : *Mycosphaerella angulata*) : Dothidéomycètes, Capnodiales, Mycosphaerellacées,
- *Pyricularia grisea* (téléomorphe : *Magnaporthe grisea*) : Sordariomycètes, Magnaporthales, Magnaporthacées,
- *Pyricularia oryzae* (téléomorphe : *Magnaporthe*) : Sordariomycètes, Magnaporthales, Magnaporthacées,

- *Rhynchosporium secalis* (téléomorphe : ?) : Léotiomycètes, Hélotiales, famille ?, (*agent de la rhynchosporiose de l'orge*).

C - CHAMPIGNONS ANAMORPHIQUES A COREMIES

Espèces sympodulosporées

- *Dematophora necatrix* (téléomorphe : *Rosellinia necatrix*) : Sordariomycètes, Xylariales, Xylariacées,
- *Graphium ulmi* (téléomorphe : *Ophiostoma ulmi*) : Sordariomycètes, Ophiostomatales, Ophiostomatacées.

D - CHAMPIGNONS ANAMORPHIQUES A SPORODOCHIES

Espèces phialosporées

- *Cylindrocarpon radicicola* (téléomorphe : *Ilyonectria radicicola*) : Sordariomycètes, Hypocréales, Néctriacées,
- *Cylindrocarpon mali* (téléomorphe : *Neonectria galligena*) : Sordariomycètes, Hypocréales, Néctriacées,
- *Fusarium avenaceum* (téléomorphe : *Gibberella avenacea*) : Sordariomycètes, Hypocréales, Néctriacées,
- *Fusarium culmorum* (téléomorphe : *Gibberella*) : Sordariomycètes, Hypocréales, Néctriacées,
- *Fusarium equiseti* (téléomorphe : *Gibberella intricans*) : Sordariomycètes, Hypocréales, Néctriacées,
- *Fusarium graminearum* (téléomorphe : *Gibberella zeae*) : Sordariomycètes, Hypocréales, Néctriacées,
- *Fusarium moniliforme* (téléomorphe : *Gibberella fujikuroi*) : Sordariomycètes, Hypocréales, Néctriacées,
- *Fusarium oxysporum* (téléomorphe : *Gibberella*) : Sordariomycètes, Hypocréales, Néctriacées,
- *Fusarium pseudograminearum* (téléomorphe : *Gibberella coronicola*) : Sordariomycètes, Hypocréales, Néctriacées,

- *Fusarium solani* (téléomorphe : *Haematonectria haematococca*) : Sordariomycètes, Hypocréales, Néctriacées,
- *Sphacelia segetum* (téléomorphe : *Claviceps purpurea*) : Sordariomycètes, Hypocréales, Clavicipitacées,
- *Sphacelia sorghi* (téléomorphe : *Claviceps sorghi*) : Sordariomycètes, Hypocréales, Clavicipitacées,
- *Tubercularia vulgaris* (téléomorphe : *Nectria cinnabarina*) : Sordariomycètes, Hypocréales, Néctriacées.

E - CHAMPIGNONS ANAMORPHIQUES A ACERVULES

1) Espèces annellosporées

- *Marssonina fragariae* (téléomorphe : *Diplocarpon earlianum*) : Léotiomycètes, Hélotiales, Dermatéacées,
- *Marssonina mali* (téléomorphe : *Diplocorpon mali*) : Léotiomycètes, Hélotiales, Dermatéacées,
- *Marssonina rosae* (téléomorphe : *Diplocarpon rosae*) : Léotiomycètes, Hélotiales, Dermatéacées,
- *Stigmina carpophila* (téléomorphe : *Mycosphaerella*) : Dothidéomycètes, Capnodiales, Mycosphaerellacées,

2) Espèces phialosporées

- *Colletotrichum coccodes* (téléomorphe : *Glomerella*) : Sordariomycètes, Hypocréales, Glomérellacées,
- *Colletotrichum fragariae* (téléomorphe : *Glomerella*) : Sordariomycètes, Hypocréales, Glomérellacées,
- *Colletotrichum gloeosporioides* (téléomorphe : *Glomerella cingulata*) : Sordariomycètes, Hypocréales, Glomérellacées,
- *Colletotrichum graminicola* (téléomorphe : *Glomerella graminicola*) : Sordariomycètes, Hypocréales, Glomérellacées,
- *Colletotrichum lindemuthianum* (téléomorphe : *Glomerella lindemuthiana*) : Sordariomycètes, Hypocréales, Glomérellacées,
- *Cylindrosporium concentricum* (téléomorphe : *Pyrenopeziza brassicae*) : Léotiomycètes, Hélotiales, Dermatéacées,

- *Gloeosporium orbiculare* (téléomorphe : *Glomerella lagenaria*) : Sordariomycètes, Hypocréales, Glomérellacées,
- *Sphaceloma ampelinum* (téléomorphe : *Elsinoë ampelina*) : Dothidéomycètes, Myriangiales, Elsinoacées,
- *Sphaceloma fawcettii* (téléomorphe : *Elsinoë fawcettii*) : Dothidéomycètes, Myriangiales, Elsinoacées,
- *Sphaceloma rosarum* (téléomorphe : *Elsinoë rosarum*) : Dothidéomycètes, Myriangiales, Elsinoacées.

3) Espèces sympodulosporées

- *Libertella blepharis* (téléomorphe : *Eutypa lata*) : Sordariomycètes, Xylariales, Diatrypacées.

F - CHAMPIGNONS ANAMORPHIQUES A PYCNIDES

1) Espèces annellosporées

- *Diplodia mutila* (téléomorphe : *Botryosphaeria stevensii*) : Dothidéomycètes, Botryosphaeriales, Botryosphaeriacées,
- *Fusicoccum amygdalinum* (téléomorphe : *Botryosphaeria*) : Dothidéomycètes, Botryosphaeriales, Botryosphaeriacées,
- *Sphaeria coniothyrium* (téléomorphe : *Leptosphaeria coniothyrium*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Leptosphaeriacées,
- *Sphaeropsis malorum* (téléomorphe : *Botryosphaeria obtusa*) : Dothidéomycètes, Botryosphaeriales, Botryosphaeriacées.

2) Espèces monobalstosporées

- *Phyllosticta ampelicida* (téléomorphe : *Guignardia bidwellii*) : Dothidéomycètes, Botryosphaeriales, Botryosphaeriacées,
- *Phyllosticta citricarpa* (téléomorphe : *Guignardia citricarpa*) : Dothidéomycètes, Botryosphaeriales, Botryosphaeriacées,
- *Phyllosticta solitaria* (téléomorphe : *Guignardia*) : Dothidéomycètes, Botryosphaeriales, Botryosphaeriacées.

3) Espèces phialosporées

- *Ascochyta avenae* (téléomorphe : *Didymella*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Didymellacées,
- *Ascochyta fabae* (téléomorphe : *Didymella fabae*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Didymellacées,
- *Ascochyta hordei* (téléomorphe : *Didymella*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Didymellacées,
- *Ascochyta lentis* (téléomorphe : *Didymella lentis*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Didymellacées,
- *Ascochyta pinodes* (téléomorphe : *Mycosphaerella pinodes*) Dothidéomycètes, Capnodiales, Mycosphaerellacées,
- *Ascochyta pisi* (téléomorphe : *Didymella*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Didymellacées,
- *Ascochyta rabiei* (télémorphe : *Mycosphaerella rabiei*) Dothidéomycètes, Capnodiales, Mycosphaerellacées,
- *Ascochyta tritici* (téléomorphe : *Didymella*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Didymellacées,
- *Cytospora cincta* (téléomorphe : *Valsaria insitiva*) : Sordariomycètes, Diaporthales, Valsacées,
- *Phoma betae* (téléomorphe : *Pleospora bjoerlingii*) Dothidéomycètes, Pléosporales, Pléosporacées,
- *Phoma lingam* (téléomorphe : *Leptosphaeria maculans*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Leptosphaeriacées,
- *Phoma lycopersici* (téléomorphe : *Didymella lycopersici*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Didymellacées,
- *Phoma medicaginis* (téléomorphe : *Didymella*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Didymellacées,
- *Phoma pinodella* (téléomorphe : *Didymella*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Didymellacées,
- *Phoma zeae-maydis* (télémorphe : *Mycosphaerella zeae-maydis*) : Dothidéomycètes, Capnodiales, Mycosphaerellacées,
- *Phomopsis citri* (téléomorphe : *Diaporthe*) : Sordariomycètes, Diaporthales, Diaportacées,
- *Phomopsis phaseoli* (téléomorphe : *Diaporthe*) : Sordariomycètes, Diaporthales, Diaportacées,

- *Phomopsis viticola* (téléomorphe : *Diaporthe*) : Sordariomycètes, Diaporthales, Diaportacées,
- *Plenodomus tracheiphilus* (téléomorphe : ?) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Leptosphaeriacées (*agent du mal secco des agrumes*),
- *Pyrenochaeta lycopersici* (téléomorphe : *Herpotrichia*) Dothidéomycètes, Pléosporales, Mélanommatacées.

4) Espèces sympodulosporées

- *Parastagonospora nodorum* (téléomorphe : *Phaeosphaeria nodorum*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Phaeosphaeriacées,
- *Septoria apiicola* (téléomorphe : *Mycosphaerella*) : Dothidéomycètes, Capnodiales, Mycosphaerellacées,
- *Septoria avenae* (téléomorphe : *Leptosphaeria avenaria*) : Dothidéomycètes, Pléosporales, Leptosphaeriacées,
- *Septoria lycopersici* (téléomorphe : *Mycosphaerella*) : Dothidéomycètes, Capnodiales, Mycosphaerellacées,
- *Septoria pyricola* (téléomorphe : *Mycosphaerella pyri*) : Dothidéomycètes, Capnodiales, Mycosphaerellacées,
- *Zymoseptoria tritici* (téléomorphe : *Mycosphaerella graminicola*) : Dothidéomycètes, Capnodiales, Mycosphaerellacées.

Les Pseudo-Champignons

Les Pseudo-Champignons

2 - REGNE DES *CHROMISTA*

Le règne des ***Chromista***, appelé aussi ***Stramenopila***, renferme un millier de microorganismes unicellulaires ou multicellulaires, filamenteux ou vivant en colonies, principalement phototrophiques. Il contient les algues, les diatomées, des pseudo-champignons et certains autres microorganismes similaires. Les pseudo-champignons forment trois phylums : *Hyphochytridiomycota*, *Labyrinthulomycota* et *Oomycota*. Seul ce dernier phylum des ***Oomycota*** contient des phytopathogènes.

PHYLUM DES *OOMYCOTA*

Le phylum des ***Oomycota*** contient la quasi-totalité des espèces du règne des *Chromista* qui sont aquatiques ou terrestres, saprobes ou parasites. On connait près de 1 000 espèces décrites, ce qui ne représente qu'environ 1% du nombre total des espèces fongiques vraies. Le phylum des *Oomycota* renferme une seule classe qui est celle des **Oomycètes**.

CLASSE DES OOMYCETES

Les **Oomycètes** ne sont pas des champignons car ils n'ont pas le même ancètre que les champignons vrais, malgré leur morphologie et nutrition par absorption similaires à celles des champignons. Il a été convenu de les appeler pseudo-champignons ou faux-champignons.

La plupart des Oomycètes sont formés de parasites facultatifs ou hautement spécialisés des plantes vasculaires, provoquant des maladies très graves sur certaines cultures agronomiquement importantes. Concernant le **thalle**, les Oomycètes renferment à la fois des formes unicellulaires holocarpiques et des espèces filamenteuses eucarpiques formées de hyphes cénocytiques, abondamment ramifiées. Les cloisons sont absentes sauf à la base des structures reproductives. Les espèces qui attaquent les plantes se développent de façon intracellulaire ou intercellulaire.

Certains organites cellulaires des Oomycètes sont différents de ceux des champignons vrais. Par exemple, chez les Oomycètes, les mitochondries ont des crêtes tubulaires et l'appareil de Golgi consiste en de multiples cisternes plates, contrairement aux champignons où les mitochondries ont des crêtes plates et l'appareil de Golgi a une structure très simple, consistant souvent en un seul élément cisternal. La composition de la paroi cellulaire est aussi différente entre les Oomycètes et les champignons. Les parois cellulaires des Oomycètes sont majoritairement composées de β-1,3- et β-1,6-glucanes et surtout de cellulose plutôt que de chitine comme dans le cas des champignons. Egalement, contrairement aux

champignons, les Oomycètes contiennent l'amino-acide hydroxyproline dans leurs parois cellulaires. Leurs phases végétatives sont diploïdes plutôt qu'haploïdes ou dicaryotiques comme chez la plupart des champignons.

Biochimiquement, deux des plus importantes différences entre les Oomycètes et les champignons sont la synthèse de l'amino-acide lysine et les divers aspects du métabolisme du stérol. Les champignons forment la lysine par l'intermédiaire de la voie de l'acide α-aminoadipique tandis que les Oomycètes synthétisent cet amino-acide par la voie de l'acide diaminopimélique comme les plantes. Certains Oomycètes sont capables de synthétiser les stérols *de novo*, mais d'autres non. Dans le premier cas, le plus important stérol est le fucostérol (nom dérivant d'une algue brune appelée *Fucus*), contrairement aux champignons, où l'ergostérol est le stérol caractéristique. Un autre point de différence est la nature des composés stockés. Pour les champignons, le principal composé polysaccharidique de stockage est le glycogène tandis que chez les Oomycètes, le stockage est composé de β-1,3-glucanes hydrosolubles, appelées mycolaminarines. Les Oomycètes synthétisent certains lipides particuliers qui ne sont pas rencontrés chez les champignons tandis que ces derniers sont connus par la production des polyols qui semblent être absents chez les Oomycètes.

La **reproduction asexuée** de la plupart des Oomycètes a lieu par l'intermédiaire des zoospores qui se développent dans les sporanges ou dans quelques cas, dans une vésicule évanescente qui émerge à partir du sporange. Chez les espèces phytopathogènes, les sporanges peuvent aussi se comporter comme des conidies qui germent directement par des tubes germinatifs sans se cliver en zoospores. Deux types de zoospores biflagellées morphologiquement distincts sont produits par la plupart des Oomycètes en fonction de leur cycle biologique particulier (Figure 2-13). Le premier est appelé **zoospore primaire** et est piriforme avec les flagelles attachés à l'extrémité antérieure de la spore. Le second type est appelé **zoospore secondaire** et est pratiquement produit par tous les Oomycètes qui forment des zoospores. Elle est réniforme avec les flagelles insérés latéralement dans un sillon à la surface de la spore. Dans les deux types de zoospores, les flagelles sont inégaux. L'un est un flagelle portant des poils flagellaires

dirigés vers l'avant, l'autre est un flagelle formant une queue derrière. La fonction des zoospores dans le cycle biologique des Oomycètes est de nager sur des distances courtes dans l'eau, trouver des substrats ou hôtes potentiels, s'enkyster et former ultimement des tubes germinatifs qui vont se développer en de nouveaux thalles.

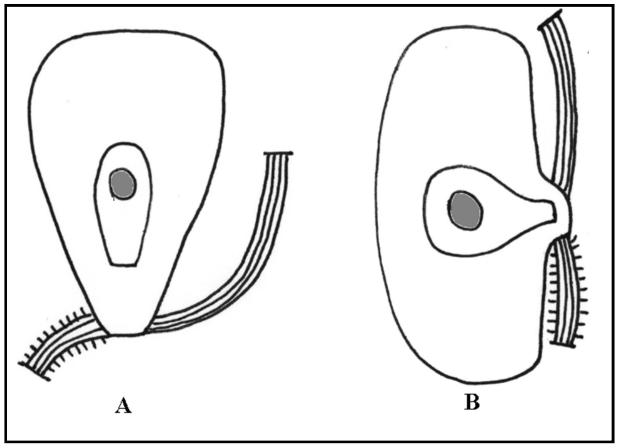

Figure 2-13 : Aspect général des zoospores primaire (A) et secondaire (B) de *Saprolegnia* sp.

La **reproduction sexuée** de la plupart des Oomycètes est hétérogamétangique. Chez les formes les plus simples, le thalle entier agit comme un gamétange. Mais chez la plupart des espèces, des gamétanges typiques se différencient en petites hyphes formant des structures mâles désignées par **anthéridies** et des structures femelles globuleuses plus larges appelées **oogones**. Après la méiose qui a lieu dans les gamétanges, un ou plusieurs œufs non mobiles, appelés **oosphères**, se développent à l'intérieur de chaque oogone. En fonction des espèces, les oosphères peuvent se différencier soit par un processus de clivage centrifuge, soit par une agrégation centripète du cytoplasme oogonial périphérique appelé **périplasme**. A maturité, chaque oosphère, contient une importante vacuole de stockage appelée **ooplaste** et un ou plusieurs noyaux. Les anthéridies en développement sont attirées aux oogones par des hormones et produisent des **tubes fécondateurs** quand elles deviennent fortement appliquées à la surface des oogones. La fécondation a lieu quand un noyau haploïde de l'anthéridie est introduit dans l'oosphère à travers le tube de fécondation et fusionne avec

le noyau de cet oosphère. Après la fécondation, chaque oosphère se développe en une **oospore** qui mûrit dans l'oogone. Les oospores sont des spores résistantes à paroi épaisse capables de survivre dans des conditions environnementales défavorables. Après la germination, les oospores développent de nouveaux thalles diploïdes (Figure 2-14).

La classe des Oomycètes renferme 8 ordres parmi lesquels 3 contiennent des phytopathogènes. Ces derniers sont les ordres des Albuginales, des Péronosporales et des Saprolégniales.

1) Ordre des Albuginales

Cet ordre renferme des phytopathogènes dans la famille des **Albuginacées**.

Famille des Albuginacées : La famille des Albuginacées contient des pathogènes obligatoires de plantes appartenant aux genres *Albugo* et *Pustula*.

Exemples :

- *Albugo candida* : agent de la "rouille" blanche des crucifères,
- *Albugo occidentalis* : agent de la "rouille" blanche de l'épinard,
- *Pustula tragopogonis* : agent de la "rouille" blanche du tournesol.

2) Ordre des Péronosporales

L'ordre des Péronosporales renferme généralement des pathogènes de plantes dans les familles des Péronosporacées et des Pythiacées.

Famille des Péronosporacées : Les espèces de la famille des Péronosporacées sont des parasites obligatoires hautement spécialisés des plantes vasculaires, souvent provoquant des maladies économiquement très importantes désignées par mildiou. Les genres les plus fréquents sont *Bremia*, *Peronosclerospora*, *Peronospora*, *Phytophthora*, *Plasmopara*, *Pseudoperonospora*, *Sclerophthora* et *Sclerospora* (Figure 2-15).

Exemples :

- *Bremia lactucae* : agent du mildiou de la laitue,
- *Peronosclerospora maydis* : agent du mildiou du maïs,
- *Peronospora destructor* : agent du mildiou de l'oignon,

- *Peronospora farinosa* : agent du mildiou de la betterave,
- *Peronospora pisi* : agent du mildiou du pois,
- *Peronospora viciae* : agent du mildiou de la fève,
- *Phytophthora capsici* : agent du pied noir du piment,
- *Phytophthora citrophthora* : agent de la gommose des agrumes,
- *Phytophthora fragariae* : agent du cœur rouge du fraisier,
- *Phytophthora infestans* : agent du mildiou de la pomme de terre,
- *Phytophthora melonis* : agent du pied noir du concombre,
- *Phytophthora nicotianae* : agent de la jambe noire du tabac,
- *Phytophthora parasitica* : agent du mildiou terrestre de la tomate,
- *Plasmopara halstedii* : agent du mildiou du tournesol,
- *Plasmopara viticola* : agent du mildiou de la vigne,
- *Pseudoperonospora cubensis* : agent du mildiou des cucurbitacées,
- *Sclerophthora macrospora* : agent du mildiou des céréales,
- *Sclerospora graminicola* : agent du mildiou des graminées.

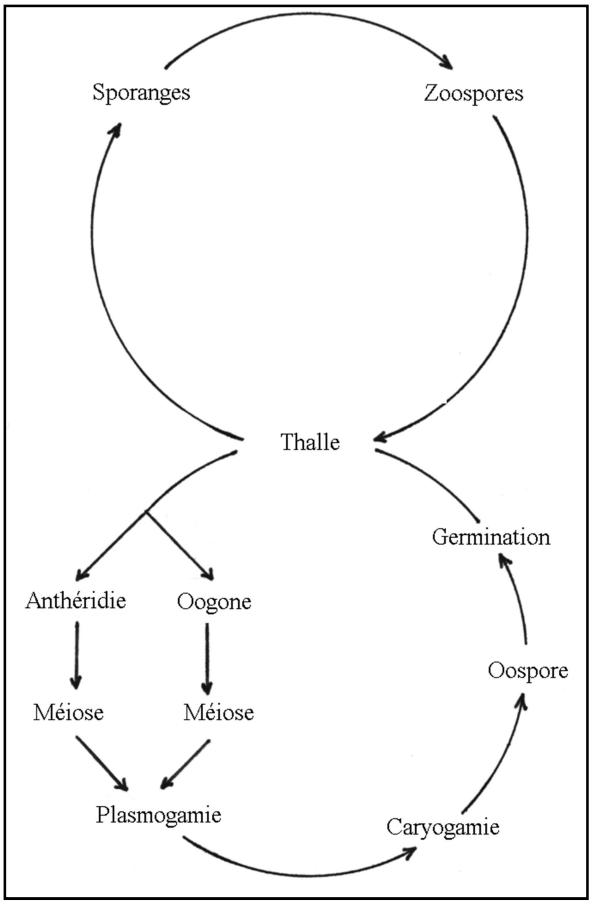

Figure 2-14 : Cycle biologique général des Oomycètes.

Famille des Pythiacées : Cette famille contient des espèces des genres *Globisporangium*, *Phytopythium* et *Pythium* qui s'attaquent généralement aux organes souterrains des plantes (Figure 2-3).

Exemples :

- *Globisporangium debaryanum* : agent de la fonte des semis de diverses espèces végétales,
- *Globisporangium ultimum* : agent de la pourriture racinaire de diverses espèces végétales,
- *Phytopythium helicoides* : agent de la pourriture racinaire du pistachier,
- *Phytopythium vexans* : agent du chancre du liège des arbres,
- *Pythium aphanidermatum* : pathogène de diverses espèces végétales.

3) Ordre des Saprolégniales

L'ordre des Saprolégniales contient des espèces phytopathogènes de la famille des Leptolégniacées.

Famille des Leptolégniacées : Le genre le plus connu des pathogènes de plantes est *Aphanomyces*.

Exemples :

- *Aphanomyces euteiches* : agent du pourridié du pois,
- *Aphanomyces raphani* : agent de la pourriture noire des racines du radis.

CLASSE DES OOMYCÈTES

1) Ordre des Albuginales
Famille des Albuginacées

2) Ordre des Péronosporales
Famille des Péronosporacées
Famille des Pythiacées
Famille des Leptolégniacées

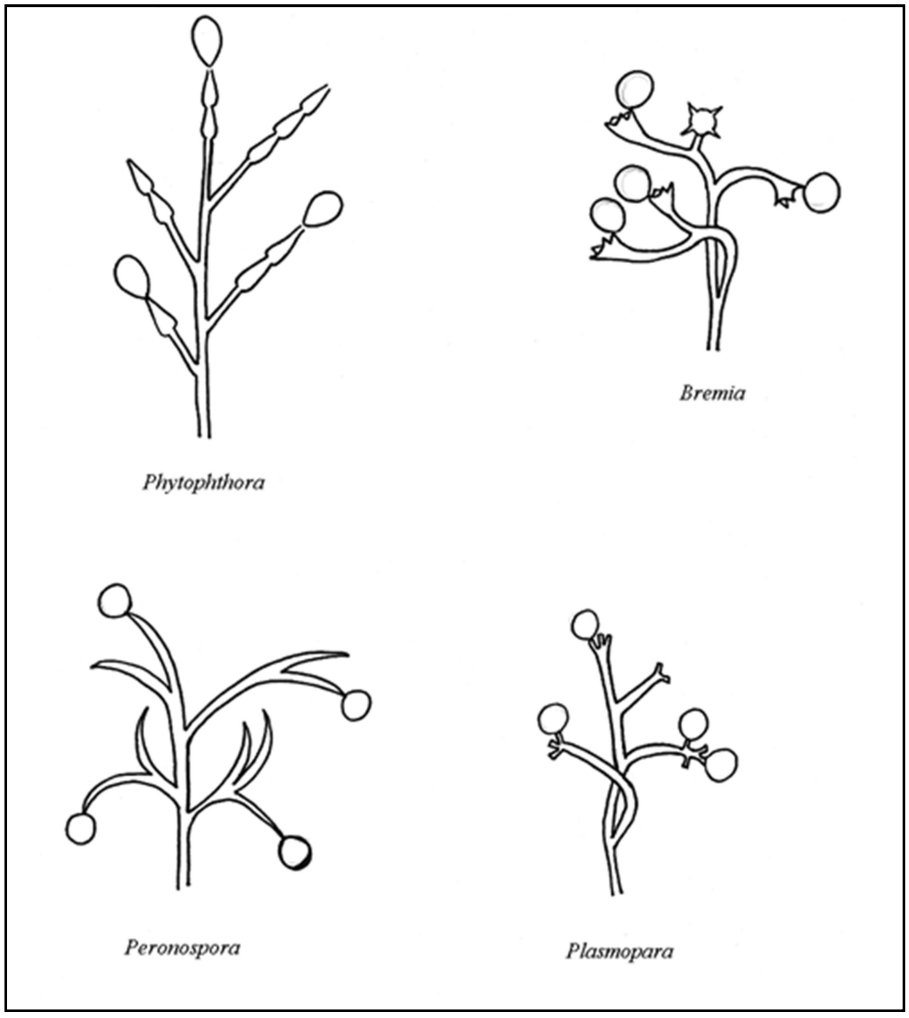

Figure 2-15 : Quelques types de sporangiophores (ou conidiophores) avec des sporanges (ou des conidies) de certains genre d'Oomycètes, agents causaux de la maladie du mildiou.

Les Pseudo-Champignons

3 - REGNE DES *PROTOZOA*

Le règne des ***Protozoa*** (les protozoaires) renferme diverses espèces de microorganismes unicellulaires animales. Ces microorganismes ne forment pas d'hyphes, manquent de paroi cellulaire durant la phase trophique et sont souvent capables d'ingérer les substances nutritives par phagocytose. Parmi les *Protozoa*, les espèces provoquant des moisissures visqueuses sont considérées comme des peseudo-champignons car elles produisent des structures sporulantes qui ressemblent à celles des champignons vrais. Les *Protozoa* sont considérés former cinq lignées séparées : les Ramicristates, les Hétérolobosés, les Copromyxides, les Fonticulides et les Plasmodiophorides. Ce dernier groupe renferme la quasi-totalité des espèces phytopathogènes dans le phylum des ***Plasmodiophoromycota*** (ou ***Cercozoa***).

PHYLUM DES *PLASMODIOPHOROMYCOTA* (ou DES *CERCOZOA*)

Le phylum des ***Plasmodiophoromycota*** (selon la nomenclature botanique) ou des ***Cercozoa*** (selon la nomenclature zoologique) contient des espèces qui sont d'habitude des endopathogènes plasmodiaux, non phagotrophiques. Ce phylum renferme une seule classe, celle des **Plasmodiophoromycètes** (ou des ***Phytomyxea***) qui comprend 50 espèces (soit 0,05% du nombre des espèces des champignons vrais).

CLASSE DES PLASMODIOPHOROMYCETES (ou DES *PHYTOMYXEA*)

Les espèces de la classe des **Plasmodiophoromycètes** (ou des ***Phytomyxea***) sont généralement des pseudo-champignons phytopathogènes qui causent un accroissement anormal des cellules hôtes (hypertrophie), accompagné ou non d'une multiplication anormale des cellules voisines (hyperplasie). Elles attaquent les racines, les pousses et les tubercules où ils se développent comme des phytopathogènes endocellulaires.

Ces pseudo-champignons produisent des plasmodes multinucléés sans paroi qui se nourrissent par absorption des éléments nutritifs. Les plasmodes sont produits pendant deux différentes phases. Une phase est appelée **plasmode primaire** ou **sporangique** produisant des zoosporanges à paroi mince tandis que l'autre désignée par **plasmode secondaire** ou **sporogénique** produisant des spores de conservation à paroi épaisse capable de survivre à la dessiccation et de germer par des zoospores.

Les espèces de cette classe produisent des zoospores qui sont antérieurement biflagellées. Des zoospores morphologiquement similaires sont produites à deux différentes étapes du cycle biologique. Chaque spore de conservation est capable de germer d'habitude pour former une **zoospore primaire** capable d'infecter son hôte approprié. Plus tard, les zoosporanges qui se forment dans les cellules hôtes et sont organisés ou

non en sores, se clivent et libèrent des **zoospores secondaires**. Cette calsse renferme un seul ordree, celui des Plasmodiophorales (ou des *Plasmodiophorida*)

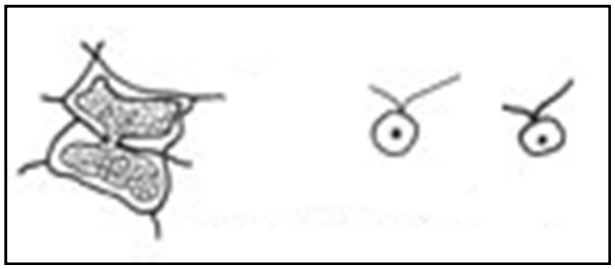

Figure 2-16 : Plasmodes dans des cellules hôtes (A) et zoospores (B) de Plasmodiophoromycètes

Ordre des Plasmodiophorales (ou des *Plasmodiophorida*)

L'ordre des Plasmodiophorales renferme des espèces phytopathogènes dans la famille des Plasmodiophoracées.

Famille des Plasmodiophoracées (ou des Plasmodiophoridées) : Cette famille contient des pathogènes de plantes appartenant aux genres *Plasmodiophora*, *Polymyxa* et *Spongospora*.

Exemples :

- *Plasmodiophora brassicae* : agent de la hernie du chou,
- *Polymyxa graminis* : parasite des racines des céréales,
- *Spongospora subterranea* : agent de la gale poudreuse de la pomme de terre.

CLASSE DES PLASMODIOPHOROMYCETES (ou DES *PHYTOMYXEA*)

Ordre des Plasmodiophorales (ou des *Plasmodiophorida*)

Famille des Plasmodiophoracées (ou des Plasmodiophoridées)

TROISIEME PARTIE :

INTERACTION PATHOLOGIQUE

1 - ATTAQUE DE LA PLANTE HOTE PAR LE PATHOGENE FONGIQUE …….. 137
1.1 - FORCES MECANIQUES ……. 138
1.2 - SECRETIONS CHIMIQUES …… 139
2 - DEFENSE DE LA PLANTE HOTE CONTRE L'ATTAQUE DU PATHOGENE FONGIQUE ……... 157
2.1 - DEFENSES CONSTITUTIVES …… 158
2.2 - DEFENSES INDUCTIBLES ……. 164
3 - EFFETS DE LA PATHOGENIE SUR LA PHYSIOLOGIE DE LA PLANTE HOTE …… 190

1 - ATTAQUE DE LA PLANTE HOTE PAR LE PATHOGENE FONGIQUE

Pour pénétrer directement dans les plantes hôtes saines, les pathogènes fongiques doivent traverser la cuticule couvrant les parties aériennes herbacées des plantes, sur laquelle une couche supplémentaire de cires est déposée à l'extérieur. Pour les cellules épidermiques et parenchymateuses, les pathogènes doivent traverser les parois pecto-cellulosiques pour envahir intérieurement les plantes hôtes. Après la pénétration et pendant l'invasion, les pathogènes doivent obtenir leur nourriture à partir des plantes et neutraliser les réactions de défense de ces plantes. Toutes ces activités sont accomplies par l'intermédiaire de forces mécaniques et/ou de secrétions chimiques.

1.1 - FORCES MECANIQUES

Après son adhérence à la surface de la plante, certains champignons sont capables d'exercer une pression mécanique pour pénétrer dans la plante. L'adhésion à la plante semble être due à des forces intermoléculaires qui se développent en contact étroit entre les surfaces de la plante et le pathogène ou à des substances mucilagineuses qui d'habitude entourent les hyphes fongiques. Les spores peuvent aussi véhiculer des substances qui deviennent adhésives aux surfaces planes après humidification. La formation de l'appressorie, chez beaucoup de champignons, accroît la surface d'adhérence entre le pathogène et la plante hôte. A partir de l'appressorie, se développe la pointe de pénétration qui traverse la cuticule et les parois cellulaires par l'intermédiaire de forces mécaniques généralement assistées de secrétions enzymatiques au niveau du site de pénétration, aboutissant au ramollissement et à la dégradation de ces barrières.

Pour libérer les spores en dessous de la surface de la plante hôte, plusieurs champignons développent une force mécanique considérable en accroissant la pression exercée par les sporophores, les hyphes et les structures de sporulation. Cette force pousse vers l'extérieur et fait que la cuticule et les parois cellulaires s'étendent, se soulèvent, se déforment et finalement se déchirent. C'est le cas des urédies des agents des rouilles et des acervules de certains Champignons Anamorphiques.

1.2 - SECRETIONS CHIMIQUES

La plupart des activités des pathogènes sont chimiques bien que certaines forces mécaniques peuvent être utilisées par ces pathogènes pour pénétrer dans les plantes hôtes ou pour libérer les spores à partir des plantes hôtes. Les effets des pathogènes sur les plantes sont alors en majorité dus aux réactions biochimiques des substances secrétées par le pathogène et celles produites par la plante. La plupart de ces substances secrétées par les pathogènes et impliquées dans le développement de la maladie appartiennent à l'un des quatre groupes suivants : enzymes, toxines, phytohormones ou polysaccharides. Certains pathogènes produisent aussi des composés qui agissent comme des suppresseurs des réponses de défense chez les plantes hôtes.

Les substances secrétées peuvent être constitutives produites normalement par les pathogènes ou inductibles produites seulement quand les pathogènes attaquent leurs plantes hôtes. Beaucoup de ces substances produites par les pathogènes sont aussi produites par les plantes hôtes saines.

Enzymes

Pour pénétrer dans les plantes hôtes, les pathogènes fongiques doivent traverser la cuticule (couverte d'une couche de cire) puis les parois cellulaires des organes herbacés ou traverser seulement les parois cellulaires pour les racines. Pour cela, les pathogènes doivent dégrader la cire, la cutine, les pectines, la cellulose, les hemicelluloses, la lignine et les protéines structurales. Pour prélever leurs éléments nutritifs à partir des cellules parenchymateuses, les pathogènes doivent dégrader les protéines, les lipides et l'amidon.

Dégradation de la cire et de la cutine

La cire est la couche la plus externe des organes herbacés des plantes et le premier contact avec les pathogènes fongiques. Elle forme une couche continue ou des particules granulaires ou en forme de bâtonnets que la plupart des pathogènes peuvent traverser moyennant une force mécanique

seulement. Quelques pathogènes, tels que *Puccinia hordei*, semblent dégrader enzymatiquement la cire.

En dessous de la couche de cire, la cuticule de la plante est essentiellement formée de cutine mélangée dans la partie supérieure avec la cire et dans la partie inférieure avec la pectine et la cellulose en contact avec la paroi cellulaire épidermique. La cutine consiste en un polyester insoluble d'hydroxy- et d'époxy-acides gras en chaines de 16 et 18 carbones. Pour dégrader la cutine, et par conséquent la cuticule, les pathogènes produisent des enzymes appelées **cutinases** qui sont capables de dégrader le polymère de cutine en ses monomères ou oligomères d'acides gras. La cutinase du pathogène, qui est produite constitutivement à des faibles niveaux, libère en contact avec la cutine de la plante, quelques monomères qui pénètrent dans la cellule du pathogène et activent le gène de cutinase, aboutissant à une production par le pathogène d'une grande quantité de cutinase inductible. Cette enzyme dégrade alors la cutine et permet au pathogène de traverser, éventuellement avec l'aide d'une force mécanique, la cuticule de la plante hôte (Figure 3-1). Le glucose réprime la production de cutinase en supprimant l'expression de son gène.

Le rôle de la cutinase du pathogène dans la pénétration dans les organes herbacés des plantes hôtes a été démontré moyennant différentes expériences :

- pendant la pénétration du pathogène, la cutinase atteint sa plus haute concentration dans le tube germinatif et la pointe de pénétration,
- l'inhibition de la cutinase, avec des anticorps ou des inhibiteurs chimiques spécifiques à la surface de la plante, empêche la pénétration du pathogène et l'infection de la plante hôte,
- les mutants déficients en cutinase perdent leur pathogénie, mais leur pathogénie est restaurée en ajoutant de la cutinase exogène sur la surface de la plante,
- les pathogènes qui entrent dans les plantes hôtes par l'intermédiaire des blessures, deviennent capables de pénétrer directement dans les plantes après leur avoir introduit un gène cutinase (d'un autre pathogène) qui les rend capables de produire la cutinase.

Dégradation des pectines

Les pectines sont les principales composantes de la lamelle moyenne et existent aussi dans la paroi cellulaire primaire comme un gel amorphe remplissant les espaces entre les microfibrilles de cellulose.

Les pectines sont des polysaccharides formés principalement par des chaînes de molécules de galacturonane parsemées avec un petit nombre de molécules de rhamnose et des petites chaînes latérales de galacturonane et d'autres sucres à cinq carbones. Pour dégrader les pectines, les pathogènes produisent des enzymes connues sous le nom de **pectinases** ou **enzymes pectinolytiques**. Certaines d'entre elles, appelées exopectinases, coupent seulement la liaison terminale de la chaîne de pectine et libèrent des unités simples de galacturonane, tandis que d'autres, connues comme étant des endopectinases, coupent la chaîne à des sites au hasard et libèrent des chaînes plus courtes. Trois principaux groupes de pectinases sont connus :

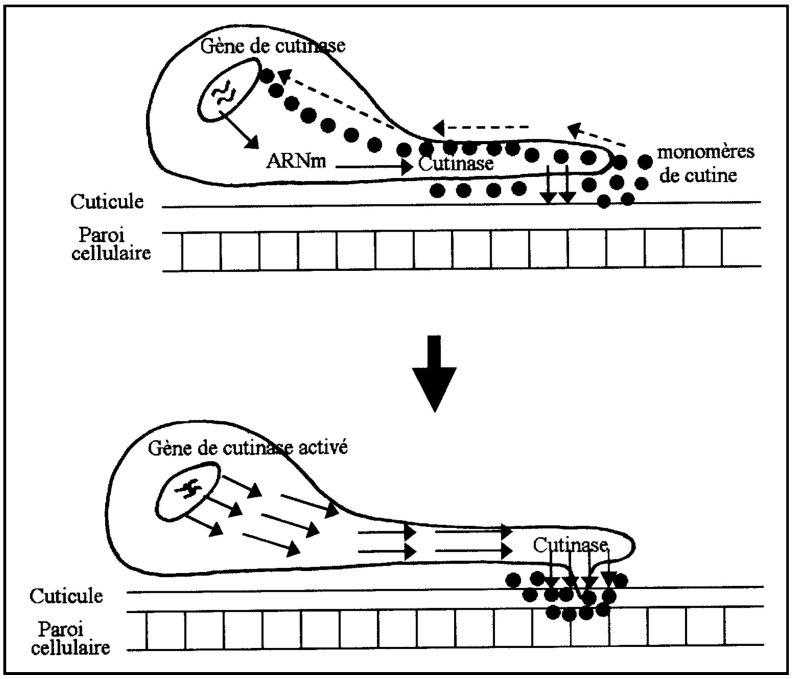

Figure 3-1 : Représentation schématique de la pénétration d'une spore fongique en germination au travers de la cuticule.

- les **pectine lyases** qui coupent la chaîne de pectine et libèrent des produits avec un double pont insaturé en divisant la chaîne et éliminant une molécule d'eau à partir de la liaison,

- les **polygalacturonases** qui coupent la liaison entre deux molécules de galacturonane en divisant la chaîne de pectine et ajoutant une molécule d'eau (hydrolyse).
- les **pectine méthyl-estérases** qui dé-estérifient la pectine en éliminant des petites branches de la chaîne de pectine sans affecter la longueur totale de la chaîne.

L'activité des pectinases est régulée par des unités de galacturonane libérées à partir du polymère de pectine comme dans le cas des cutinases et les acides gras libérés après la dégradation de la cutine. Ainsi, des petites quantités constitutives de pectinases produites continuellement par le pathogène libèrent en contact avec les pectines de la plante hôte, des monomères ou des oligomères de galacturonane. Ces molécules pénètrent dans le pathogène et induisent de plus grandes quantités de pectinases aboutissant à la liquéfaction des pectines et par conséquent l'affaiblissement des parois cellulaires. Quand la concentration des monomères de galacturonane devient plus élevée ou en présence du glucose, la production des pectinases par le pathogène est réprimée. Pour nombreuses maladies, l'activité pectinase aboutit à la **macération** qui est le ramollissement et la perte de cohérence du tissu de la plante hôte et la séparation de ses cellules qui peuvent mourir.

La pénétration à travers les cellules épidermiques et l'invasion du tissu de la plante hôte par le pathogène deviennent faciles à travers les parois affaiblies par l'activité pectinase. Une telle activité fournit les éléments nutritifs sous forme de monomères de galacturonane qui sont en plus assimilés par le pathogène.

Dégradation de la cellulose

La cellulose existe sous forme de microfibrilles qui sont les unités structurales de base de la paroi cellulaire de la plante. C'est un polysaccharide qui consiste en des chaînes de molécules de glucose liées l'une à l'autre par de nombreux ponts hydrogène.

Pour dégrader la cellulose de la plante hôte aboutissant à la libération de molécules de glucose, les pathogènes produisent plusieurs enzymes

connues sous le nom de **cellulases** ou **enzymes cellulolytiques** qui réalisent différentes réactions enzymatiques :

- C_1 est une cellulase qui attaque la cellulose native en clivant les liaisons croisées entre les chaînes,
- C_2 est une cellulase qui attaque la cellulose native et la coupe en chaînes plus courtes,
- C_3 est un groupe de cellulases qui dégradent de courtes chaînes de cellulose en cellobiose (disaccharide),
- β-glycosidase est une enzyme qui dégrade finalement le cellobiose en glucose.

La dégradation cellulolytique participe avec d'autres enzymes, telles que les pectinases, au ramollissement et la désintégration de la paroi cellulaire aboutissant à l'effondrement et la destruction de la structure cellulaire. Cette situation facilite la pénétration du pathogène à travers les cellules épidermiques et sa propagation dans le tissu de la plante hôte. Les sucres solubles libérés à partir des chaînes de cellulose peuvent servir comme nourriture au pathogène.

Dégradation des hémicelluloses

Les hémicelluloses existent essentiellement dans la paroi cellulaire primaire, mais elles peuvent être des constituants de la paroi secondaire et de la lamelle moyenne. Ce sont des mélanges de polymères de polysaccharide ayant différentes fréquences et compositions selon la plante. Les hémicelluloses renferment des xyloglucanes, des glucomannanes, des galactomannanes, des arabinogalactanes et d'autres molécules. Elles se lient aux extrémités des pectines et à différents points des microfibrilles de la cellulose.

Pour dégrader les hemicelluloses des plantes hôtes et libérer leurs monomères, les pathogènes produisent plusieurs **hémicellulases** telles que xylanase, glucanase, galactanase, arabinase, etc… La dégradation non enzymatique des hémicelluloses (et d'autres polysaccharides de la paroi cellulaire) peut aussi avoir lieu par l'intermédiaire de radicaux produits par les pathogènes tels que l'oxygène réactif, le groupe hydroxyle et d'autres.

Dégradation de la lignine

La lignine consiste en un polymère amorphe à trois dimensions. Son unité structurale de base la plus commune est un phénylpropanoïde dont un ou plusieurs des carbones porte -OH, $-OCH_3$ ou =O. La lignine existe dans la lamelle moyenne, dans la paroi cellulaire secondaire des vaisseaux du xylème, dans les parois cellulaires épidermiques et parfois hypodermiques et dans les fibres qui renforcent les plantes. C'est probablement le polymère le plus résistant à la dégradation enzymatique.

La lignine, qui est le bois des plantes, est généralement connue être dégradée par seulement un petit groupe de champignons. Certains d'entre eux provoquent la dégradation de la lignine mais ne peuvent pas l'utiliser, les autres dégradent la lignine et l'utilise par l'intermédiaire de la production des **ligninases**.

Dégradation des protéines

Nombreuses protéines existent dans les cellules des plantes comme enzymes, constituants des membranes cellulaires et composants structuraux des parois cellulaires. Dans les parois cellulaires, les protéines forment, avec les hemicelluloses et les pectines, une matrice dans laquelle les fibrilles de celluloses sont plongées. Cinq classes de protéines structurales ou glycoprotéines dans les parois cellulaires sont connues : extensines, protéines riches en proline (*PRPs*), protéines riches en glycine (*GRPs*), lectines de solanacées et arabinogalactane-protéines (*AGPs*).

Les pathogènes dégradent plusieurs types de molécules de protéines qui sont formées par l'attachement ensemble de plusieurs molécules de 20 différents types d'amino-acides. Les enzymes impliquées dans la dégradation des protéines sont appelées **protéases, protéinases** ou **enzymes protéolytiques**. La dégradation des protéines de la plante hôte par les protéases du pathogène aboutit à la désorganisation et au dysfonctionnement des cellules de l'hôte. Les amino-acides libérés après la dégradation des protéines sont directement absorbés par le pathogène.

Dégradation des lipides

Les acides gras saturés ou insaturés sont les molécules de base qui forment les lipides. Ces lipides existent en différents types :

- phospholipides et glycolipides qui sont (avec les protéines) les principaux constituants des membranes plasmiques,
- cires et cutine qui existent à la surface de la plupart des cellules épidermiques des tissus herbacés,
- huiles et graisses qui se trouvent dans beaucoup de cellules.

Les lipides sont dégradés par des enzymes des pathogènes appelées **lipases** ou **enzymes lipolytiques**. L'hydrolyse des molécules des lipides de l'hôte libère les acides gras qui semblent être directement utilisés par les pathogènes.

Dégradation de l'amidon

L'amidon, qui est un polymère de glucose, est synthétisé dans les chloroplastes et les amyloplastes. C'est le principal polysaccharide dans les cellules de la plante. Deux formes de polymères de glucose sont connues :

- amylose qui est une molécule essentiellement linéaire,
- amylopectine qui est formée de molécules de différentes longueurs de chaînes fortement ramifiées.

Les enzymes impliquées dans la dégradation de l'amidon sont appelées **amylases** ou **enzymes amylolytiques**. Leur action sur l'amidon entraîne la libération du glucose qui est directement utilisé par le pathogène.

Dégradation des saponines

Les saponines font partie des phytoanticipines qui sont des substances antimicrobiennes constitutives produites par certaines plantes hôtes contre les pathogènes fongiques. Ces saponines peuvent être dégradées par des enzymes des pathogènes, appelées alors **saponinases**, dans le but de briser la résistance des plantes hôtes.

L'une des saponinases est l'**avénacinase** produite par une souche de *Gaeumannomyces graminis* pour détoxifier l'avénacine élaborée par

l'avoine comme plante hôte. D'autres souches du même pathogène manquant d'avénacinase ne peuvent pas infecter l'avoine, mais infectent d'autres céréales qui ne contiennent pas d'avénacine.

Une autre saponinase fongique est la **tomatinase** secrétée par *Septoria lycopersici* et *Verticillium albo-atrum* pour dégrader la tomatine produite par la tomate.

Toxines

Théoriquement, la **toxine** est tout produit de pathogène fongique qui est nuisible à l'hôte. Mais dans la pratique, elle est généralement restreinte aux composés de faible poids moléculaire (d'habitude jusqu'à 1000 Daltons) qui affectent le métabolisme des plantes. Les toxines sont très vénéneuses aux plantes hôtes et causent partiellement ou totalement les symptômes des maladies. Elles sont actives en très faibles concentrations et sont mobiles à l'intérieur de la plante et peuvent ainsi agir à une certaine distance du site d'infection. Elles agissent directement sur les protoplastes de l'hôte vivant, endommageant sérieusement ou tuant les cellules de la plante. Elles sont produites par les pathogènes *in vivo* dans les plantes infectées ainsi que dans des milieux de culture *in vitro*.

Certaines toxines sont non seulement vénéneuses aux plantes mais aussi à l'homme et aux animaux domestiques quand ils les consomment dans des produits végétaux infectés. Ces toxines sont appelées en médecines humaine et vétérinaire les **mycotoxines**.

La majorité des toxines sont formées de **toxines non-spécifiques** (ou **non-sélectives**) **à l'hôte** affectant une large gamme de plantes autres que les plantes hôtes. Par contre, peu de toxines sont des **toxines spécifiques** (ou **sélectives**) **à l'hôte** affectant seulement des plantes qui sont sensibles à leurs pathogènes.

Toxines non-spécifiques à l'hôte

Les toxines non-spécifiques à l'hôte sont capables de reproduire partiellement ou complètement les symptômes de la maladie sur les plantes hôtes et aussi sur d'autres plantes qui ne sont normalement pas hôtes pour

leurs pathogènes. Elles ne sont pas essentielles à la pathogénie mais peuvent contribuer à l'agressivité des pathogènes qui les produisent vis-à-vis de leurs plantes hôtes. La structure chimique de plusieurs d'entre elles a été déterminée.

L'une des toxines non-spécifiques à l'hôte, appelée **tentoxine**, est produite par *Alternaria alternata*, l'agent causal de la chlorose des plantules de nombreuses espèces végétales. Cette toxine est un tetrapeptide cyclique qui se lie avec et inactive une protéine impliquée dans le transfert d'énergie dans les chloroplastes et inhibe la phosphorylation dépendante de la lumière, de l'ADP à l'ATP. Après traitement avec la tentoxine, l'inactivation et l'inhibition de la phosphorylation des protéines deviennent beaucoup plus grandes dans les plantes hôtes (sensibles) que les plantes non-hôtes.

Les **solanapyrones** sont des toxines non-spécifiques isolées au départ à partir d'*Alternaria solani*, agent de l'alternariose de la pomme de terre. Ultérieurement, ces mêmes toxines ont été isolées d'un autre champignon totalement différent qui est *Ascochyta rabiei* responsable de l'anthracnose du pois chiche. Quatre solanapyrones A, B, C et D ont été caractérisées. Elles peuvent provoquer des symptômes d'épinastie, de chlorose, de nécrose et de cassure des tiges et pétioles. Elles attaquent l'intégrité des membranes plasmiques des cellules végétales (Figure 3-2).

La **cercosporine** est une toxine non-spécifique à l'hôte produite par certaines espèces de *Cercospora* qui provoquent des maladies de taches foliaires et de brûlures sur diverses plantes. Cette toxine qui est activée par la lumière, génère l'élément oxygène réactif qui détruit la membrane plasmique de la plante hôte. Pour échapper à la toxicité générale de la cercosporine, le pathogène produit la pyridoxine (vitamine B_6) qui réagit avec l'élément oxygène et neutralise sa réaction. La cercosporine est une pérylénéquinone.

La **fusicoccine** est une autre toxine non-spécifique à l'hôte produite par *Fusicoccum amygdali*, agent causal du chancre de l'amandier et du

pêcher. Cette toxine active la phosphorylation par H^+/ATPase liée à la membrane accroissant ainsi l'influx des ions K^+ et l'efflux des ions H^+.

Plusieurs autres toxines non-spécifiques à l'hôte sont produites par différentes espèces du genre *Fusarium*. Les **fumonisines** sont produites, entre-autres espèces, par *Fusarium moniliforme*. Ce sont des cyclohexadepsipeptides comme les **enniatines** produites par d'autres espèces fusariennes. Les **naphthazarines** sont produites par *Fusarium solani* et sont rencontrées au niveau du xylème des agrumes infectés par ce pathogène. Les **trichothécènes** et la **zéaralénone** sont des toxines produites également par des espèces fusariennes (telles que *Fusarium culmorum*, *Fusarium graminearum*,…) et forment avec les fumonisines des poisons parfois très forts pour l'homme et sont ainsi considérées en médecine comme des mycotoxines (Figure 3-2).

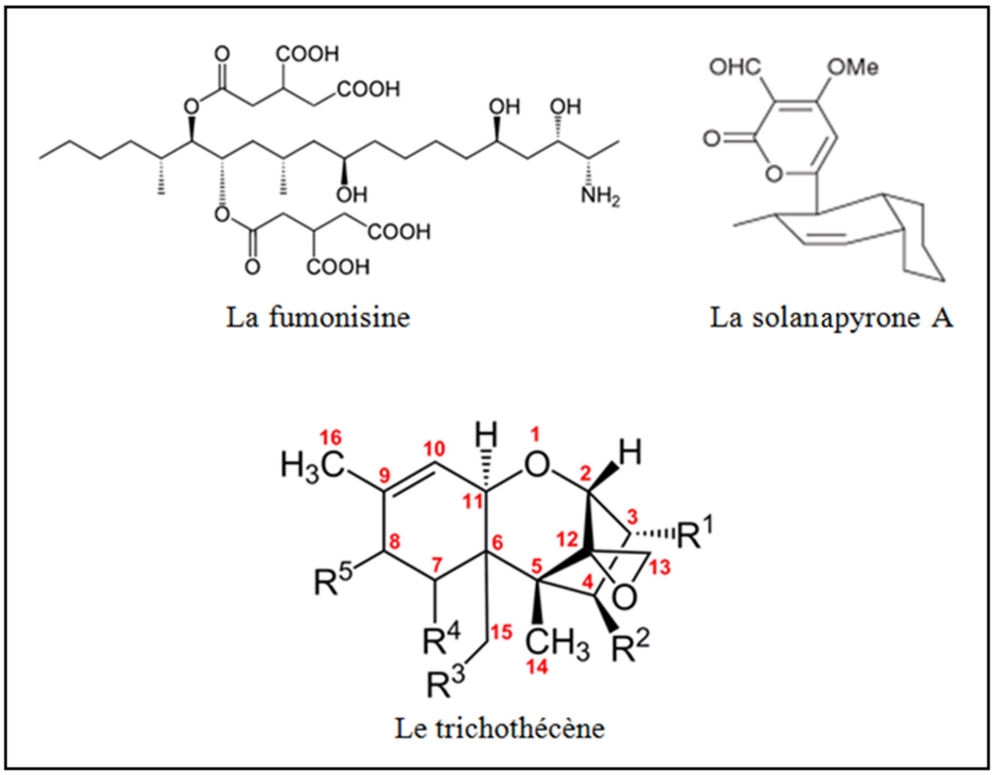

Figure 3-2 : Exemples de toxines non spécifiques à l'hôte.

Plusieurs autres toxines non-spécifiques à l'hôte ont été isolées à partir de cultures de pathogènes fongiques. Parmi ces toxines, il existe l'**acide fumarique** produit par *Rhizopus* spp., les **ophiobolines** produites par *Cochliobolus* spp., la **pycularine** produite par *Pyricularia oryzae*, l'**acide oxalique** produit par *Sclerotinia* spp., l'**acide alternarique**, l'**alternariol** et le **zinniol** produits par *Alternaria* spp., l'**acide fusarique** et la **lycomarasmine** produits par *Fusarium oxysporum*, la **sirodesmine PL** et la **phomalide** produites par *Phoma lingam*, la **fomannoxine** produite par *Heterobasidion annosum* [*araucariae*] ainsi que les **aflatoxines** produites par *Aspergillus flavus* et considérées en médecine comme étant des mycotoxines très dangereuses pour la santé humaine.

Toxines spécifiques à l'hôte

Les toxines spécifiques à l'hôte sont d'habitude essentielles au pathogène pour provoquer la maladie et l'intensité de la pathogénie est corrélée avec le niveau de productivité de la toxine. Ces substances sont toxiques seulement aux espèces de plantes sensibles ou aux variétés sensibles d'une espèce de plante hôte mais pas aux espèces de plantes non-hôtes ou aux variétés résistantes d'une espèce de plante hôte.

L'une des toxines spécifiques à l'hôte est l'**AM-toxine** produite par *Alternaria alternata* (antérieurement appelé *A. mali*), l'agent causal de l'alternariose du pommier. Cette toxine fait que la membrane plasmique développe des invaginations et provoque une perte d'électrolytes à partir des cellules et aussi une perte de chlorophylle. L'AM-toxine est une molécule de depsipeptide cyclique existant en mélange de trois formes. Elle est très sélective des variétés sensibles de pommier, tandis que des variétés résistantes peuvent tolérer plus que 10 000 fois la concentration de la toxine sans montrer de symptômes. *A. alternata* produit différentes autres toxines spécifiques à chaque plante hôte : **AAL-toxine** sur tomate, **AF-toxine** sur fraisier, **ACT-toxine** sur mandarinier, **ACL-toxine** sur citronnier et **HS-toxine** sur canne à sucre.

Cochliobolus victoriae (anamorphe : *Bipolaris victoriae*, antérieurement appelé *Helminthosporium victoriae*), l'agent causal du piétin-helminthosporiose de l'avoine, produit une toxine spécifique à l'hôte

appelée **HV-toxine** ou **victorine**. Le champignon attaque spécifiquement la variété d'avoine 'Victoria'. Bien que le pathogène soit typiquement localisé sur la partie basale de la plante hôte, les symptômes s'étendent dans les feuilles qui généralement s'effondrent. La variété 'Victoria' et ses dérivées contiennent le gène Vb pour la résistance à la maladie de la rouille couronnée de l'avoine provoquée par *Puccinia coronata*. D'autre part, la production de la HV-toxine chez *C. voctoriae* est contrôlée par un seul gène. Les gênes responsables de la sensibilité à la HV-toxine et la résistance à la rouille couronnée sont alors étroitement liés ou même identiques. Les variétés sensibles, particulièrement 'Victoria', sont affectées par des faibles concentrations de la HV-toxine, tandis que les variétés résistantes au champignon ne sont pas affectées par cette toxine. La sensibilité à la toxine semble être la même que la sensibilité au pathogène lui-même et une corrélation directe était établit entre la production de toxine et la pathogénie du champignon. Encore plus, seuls les isolats du champignon qui produisent la toxine en milieu de culture sont pathogènes à l'avoine, alors que ceux qui ne produisent pas de toxine ne sont pas pathogènes. La HV-toxine, qui a été déterminée être un complexe de pentapeptide cyclique partiellement chloré (Figure 3-3), produit tous les symptômes extérieurs de la maladie induits par le pathogène et produit aussi des changements histochimiques et biochimiques similaires dans la plante, tels que les changements dans la structure de la paroi cellulaire, l'altération de la membrane plasmique, la perte d'électrolytes à partir des cellules, l'accroissement de la respiration et la réduction de la croissance et de la synthèse des protéines. La première cible de la HV-toxine semble être la membrane plasmique où la toxine se lie à une protéine reconnue comme étant une sous-unité d'une enzyme logée dans les mitochondries. Dans l'avoine sensible, cette protéine est fortement inhibée par la HV-toxine.

Une autre toxine spécifique à l'hôte est la **HMT-toxine** ou **T-toxine** produite par la race T de *Cochliobolus heterostrophus* (anamorphe : *Bipolaris maydis*, antérieurement appelé *Helminthosporium maydis*) qui cause la maladie des taches foliaires du maïs. Parmi toutes les races de *C. heterostrophus*, seule la race T produit la HMT-toxine. D'autre part, cette race attaque seulement le maïs qui a un cytoplasme Texas mâle-stérile (Tms), mais pas le maïs qui a un cytoplasme normal. Un seul et même gène

contrôle la capacité de la race T à produire la HMT-toxine et sa virulence vis-à-vis du maïs avec le cytoplasme Tms. La HMT-toxine, qui est un mélange de longs polycétols linéaires avec 35 à 45 carbones (Figure 3-3), semble agir spécifiquement sur les mitochondries en les rendant non fonctionnelles par inhibition de la synthèse d'ATP. La HMT-toxine réagit avec une molécule de protéine réceptrice (URF 13) logée dans la membrane mitochondriale interne. Cette protéine forme des pores dans la membrane qui causent la perte de l'intégrité mitochondriale et par conséquent le développement de la maladie. Cette situation est observée seulement avec le maïs ayant le cytoplasme Tms. Tel maïs semble avoir un léger réarrangement dans son ADN mitochondrial comprenant le gène *T-urf13* qui code pour la production de la protéine URF13. Ce gène n'existe pas dans le maïs avec cytoplasme normal où l'absence de la protéine URF13 n'entraîne pas une réaction avec la HMT-toxine.

Cochliobolus carbonum (anamorphe : *Bipolaris zeicola*, antérieurement appelé *Helminthosporium carbonum*) est l'agent causal de la maladie des taches foliaires du maïs. La race 1 de cette espèce produit une toxine spécifique à l'hôte appelé **HC-toxine** qui est toxique seulement à quelques lignées spécifiques du maïs. La base biochimique et génétique moléculaire de la résistance contre cette toxine est maintenant définie. Les lignées résistantes de maïs possèdent un gène dominant (*Hm1*) codant pour une enzyme appelée HC-toxine réductase qui inactive la toxine et la dégrade. Les lignées sensibles du maïs manquent ce gène codant pour l'enzyme et sont alors incapables de détoxifier la toxine et de se défendre contre la maladie. La HC-toxine est un tétrapeptide cyclique (Figure 3-3) qui agit indirectement et empêche l'initiation des réponses de défense induite de la plante hôte.

Beaucoup d'autres toxines spécifiques à l'hôte sont maintenant connues : **CC-toxine** produite par *Corynespora cassiicola*, **PC-toxine** produite par *Periconia circinata*, **PM-toxine** produite par *Phyllosticta maydis*, **Ptr-toxine** produite par *Pyrenophora tritici-repentis*, etc…

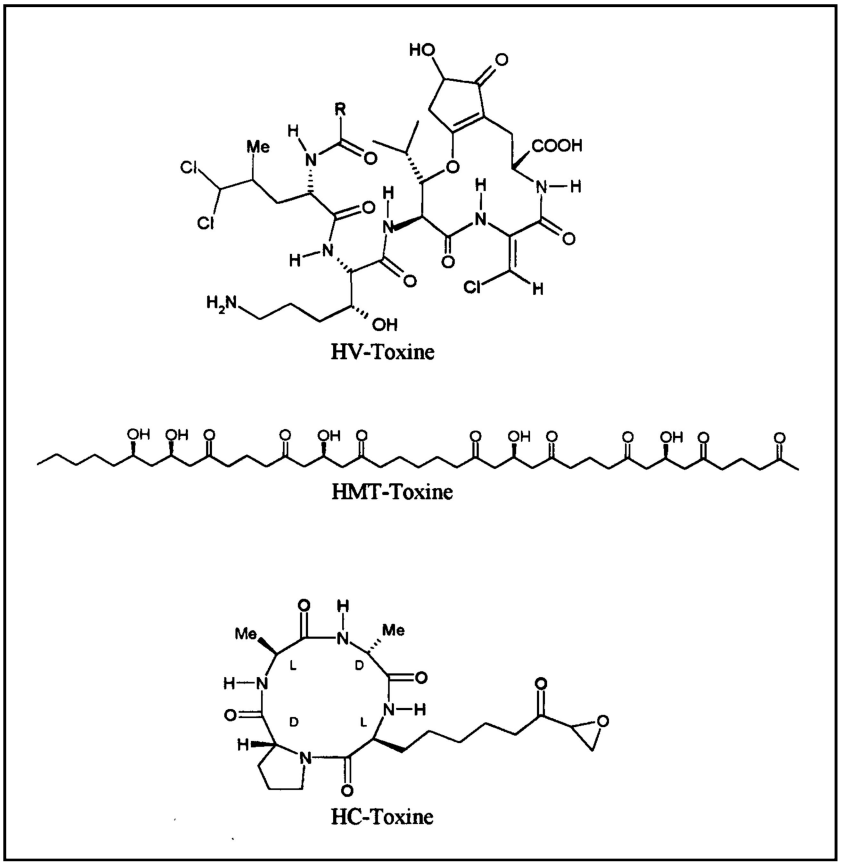

Figure 3-3 : Exemples de toxines spécifiques à l'hôte.

Phytohormones

Les phytohormones sont des composés naturels qui régulent la croissance des plantes. Les phytohormones les plus connus sont les **auxines**, les **gibbérellines**, les **cytokinines** et l'**éthylène** (Figure 3-4). Ils agissent d'habitude quand leurs concentrations augmentent rapidement jusqu'à un pic puis chutent rapidement sous l'action des inhibiteurs d'hormones. Les phytohormones et leurs inhibiteurs (les mêmes que dans la plante ou d'autres différents) peuvent être produits ou leur production stimulée par les pathogènes fongiques. Cette situation provoque un déséquilibre dans le fonctionnement du système hormonal de la plante aboutissant à des réponses de croissance anormales chez la plante telles que la formation de rosette, le rabougrissement, la déformation, l'excroissance, la ramification excessive des racines, l'épinastie foliaire, la malformation de la tige et la suppression de la croissance des bourgeons.

Auxines

Les auxines jouent de multiples rôles dans les plantes. Elles induisent l'élongation cellulaire des tiges et des coléoptiles, accroissent l'extensibilité des parois cellulaires, stimulent la formation des racines latérales, retardent l'abscission foliaire, régulent le développement des fruits,... La principale auxine naturelle des plantes supérieures est l'**acide indole-acétique** (AIA) (Figure 3-4) qui est dégradé dans la plante par l'enzyme acide indole-acétique oxydase. L'AIA est impliqué dans l'élongation et la différenciation des cellules, la synthèse des protéines enzymes et des protéines structurales, la modification de la perméabilité de la membrane plasmique et l'accroissement de la respiration. Beaucoup de pathogènes induisent des niveaux élevés d'AIA dans les plantes hôtes, produisent eux-mêmes l'AIA ou décroissent la dégradation de l'AIA par inhibition de l'AIA oxydase. Toutes ces situations, qui aboutissent à l'accroissement de la concentration de l'AIA dans les plantes, sont observées avec différentes maladies telles que la hernie du chou causée par *Plasmodiophora brassicae*, le mildiou de la pomme de terre causée par *Phytophthora infestans*, le flétrissement du bananier causé par *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense*, le charbon du maïs causé par *Ustilago maydis* et d'autres…

Gibbérellines

Les premières gibbérellines étaient isolées du champignon *Gibberella fujikuroi*, pathogène du riz, et ce n'est que plus tard qu'on s'est aperçu qu'elles sont aussi produites par les plantes. Actuellement, les gibbérellines des plantes forment une grande famille de diterpénoïdes tetracycliques. Elles sont impliquées dans plusieurs effets dont le premier qui a attiré l'attention est la stimulation de l'élongation de la tige qui implique une élongation cellulaire et un accroissement de la division cellulaire. Elles accélèrent aussi chez les plantes l'entrée dans la phase reproductive ou au contraire la retardent, induisent la masculinité des fleurs, contrôlent le développement des fruits,… Les pathogènes fongiques produisent des gibbérellines et perturbent ainsi la croissance et le développement des plantes hôtes. C'est le cas des plantes de riz infectées par *Gibberella fujikuroi* qui croissent et deviennent plus hautes que les plantes saines, ce qui semble être dû à une forte production de gibbérelline par le pathogène. Parmi les gibbérellines, le plus connu est l'**acide gibbérellique** (Figure 3-

4). Quelques autres composés tels que helminthosporol et vitamine E ont une activité du type gibbérelline.

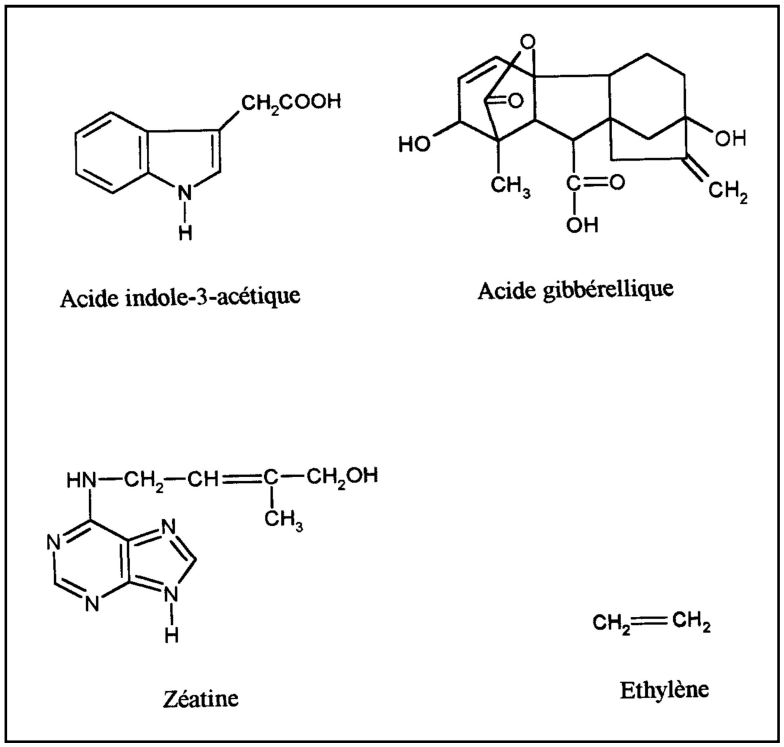

Figure 3-4 : Exemples de phytohormones.

Cytokinines

Les cytokinines des plantes sont bien connues par leur inhibition de la sénescence en retardant la dégradation des protéines et des acides nucléiques. Elles participent aussi au contrôle de la division et la différenciation cellulaires. Elles sont produites dans les racines et acheminées vers le haut de la plante par l'intermédiaire du xylème. Différentes cytokinines des plantes, telles que la **zéatine** (Figure 3-4), la **dihydrozéatine** et l'**isopentyl adénosine**, ont été isolées. L'activité des cytokinines s'accroît dans certaines plantes infectées par des pathogènes fongiques, par exemple, avec certaines maladies de galles, de charbons et de rouilles. Par contre, l'activité des cytokinines est plus faible dans le cotonnier affecté par le flétrissement à *Verticillium*.

Ethylène

Les plantes produisent l'éthylène (Figure 3-4), un composé volatil, qui agit à de très faibles concentrations et a une grande variété d'effets physiologiques, tels que la maturation des fruits, l'abscission foliaire, florale et fruitière, la chlorose, l'épinastie, l'induction des racines adventices, la levée de la dormance des semences et des bourgeons, l'inhibition florale,… La production de l'éthylène par une plante semble s'accroître quand la plante est sous stress biotique ou abiotique. L'éthylène est aussi produit par plusieurs champignons. Il a été rapporté être impliqué dans l'épinastie foliaire et la défoliation prématurée dans nombreuses maladies vasculaires de flétrissement.

Autres phytohormones

D'autres importantes phytohormones sont produites par les plantes et leur production peut être perturbée par les pathogènes. C'est le cas de l'**acide jasmonique** produit par le pathogène fongique *Lasiodiplodia theobromae* et qui, chez les plantes, jouent divers rôle tels que l'inhibition de la germination des semences et la croissance racinaire, la stimulation de la maturation des fruits, l'induction florale,… L'**acide abscissique** est aussi une hormone végétale qui est décrite comme un médiateur essentiel dans le processus de réponse de la plante au stress de sécheresse. Les **brassinoïdes** sont des phytohormones isolées au départ d'une Brassicacée et dont la première a été appelée brassinolide. Ces brassinoïdes interviennent dans la production de l'éthylène, l'activation de la pompe à proton, la réorientation des microfibrilles de la cellulose, la xylogenèse, la croissance du tube pollinique,… Il y a également chez les plantes les **hormones peptidiques** dont la plus connue est la systémine qui est synthétisée en réponse aux blessures et qui agit systémiquement.

Polysaccharides

Les polysaccharides peuvent jouer un rôle important, en particulier dans le cas des maladies vasculaires de flétrissement. Ils sont libérés par le pathogène en grandes quantités, de façon à ce qu'ils causent un blocage mécanique dans les faisceaux vasculaires du xylème entraînant le flétrissement.

Suppresseurs de défense

Certains champignons pathogènes sont capables de produire des substances qui suppriment l'expression des réponses de défense chez la plante hôte. Ces substances sont alors appelées des **suppresseurs**.

L'un des suppresseurs de défense a été trouvé dans le cas de la rouille noire (ou des tiges) du blé causée par *Puccinia graminis*. Il supprime ou réduit l'attachement de l'éliciteur du pathogène avec la membrane plasmique de l'hôte et ainsi bloque le développement de réponses de défense par la plante hôte.

Deux suppresseurs ont été signalés chez *Mycosphaerella pinodes*, pathogène du pois. Ces suppresseurs sont des glycopeptides capables d'interférer entre l'éliciteur du pathogène et la biosynthèse de la phytoalexine, supprimant ainsi temporairement les réactions de défense de la plante hôte.

2 - DEFENSE DE LA PLANTE HOTE CONTRE L'ATTAQUE DU PATHOGENE FONGIQUE

Les plantes sont continuellement exposées aux pathogènes et autres agents nuisibles, mais elles restent saines la plupart du temps. Cette observation suggère que les plantes doivent résister et leur résistance est une règle ; les pathogènes doivent surmonter la résistance de leurs hôtes pour réaliser l'infection. La capacité des pathogènes de surmonter la résistance et parasiter les plantes hôtes peut être acquise pendant leur coexistence durant un processus d'évolution. Ainsi, les pathogènes ont leurs propres hôtes qu'ils infectent et s'en nourrissent. Ce phénomène est appelé **spécificité de l'hôte**.

Les plantes possèdent plusieurs lignes de défense contre les envahisseurs potentiels. Des barrières structurales et chimiques excluent effectivement la majorité des pathogènes, mais si ces barrières sont traversées, un système de surveillance sensible peut détecter les corps étrangers et déclencher une réponse rapide à leurs attaques. Ainsi, les systèmes de défense des plantes peuvent être classés en deux types suivant le mécanisme, **défense constitutive** (**passive** ou **statique**) et **défense inductible** (**active** ou **dynamique**). La défense constitutive est basée sur des structures préexistantes des plantes normales non infectées, tandis que la défense inductible est déclenchée et exprimée après que le pathogène attaque. Ces défenses constitutives et inductibles peuvent être de nouveau subdivisées en mécanismes structural et chimique, bien que ces divisions ne sont pas mutuellement exclusives.

2.1 - DEFENSES CONSTITUTIVES

Défenses constitutives structurales

La majorité des pathogènes fongiques n'utilise pas les blessures ou les ouvertures naturelles pour entrer dans les plantes. Ils traversent directement la surface non perforée des plantes pour gagner les tissus internes. La surface est ainsi la première ligne de défense des plantes contre les pathogènes avant tout contact.

Sur les feuilles et fruits, la couche externe de la surface des plantes est formée de cires. Ces cires, qui sont des lipides, forment une surface repoussant l'eau qui empêche la formation d'un film d'eau sur lequel les propagules des pathogènes fongiques peuvent être déposés et germer. Le même effet empêchant le contact direct avec l'eau a lieu quand la surface de la plante est couverte par un épais tapis de poils.

En dessous des cires, la cuticule est une barrière que les pathogènes doivent traverser par pénétration directe. Une cuticule épaisse peut accroître la résistance à l'infection, mais l'épaisseur de la cuticule n'est pas toujours corrélée avec la résistance.

La paroi externe des cellules épidermiques peut être un important facteur de résistance. Ainsi, les parois épaisses et dures rendent difficile ou même impossible la pénétration directe des pathogènes. Les plantes avec de telles parois sont généralement résistantes. Cependant, les tissus internes de ces plantes sont beaucoup plus faciles à être envahis par les pathogènes.

Plusieurs pathogènes fongiques entrent dans les plantes à travers les stomates, mais les stomates fermés n'empêchent pas toujours la pénétration du tube germinatif du champignon. Certains champignons ne peuvent pas entrer dans les plantes quand les stomates sont fermés alors que plusieurs autres le peuvent. Le rôle du comportement des stomates comme une barrière à la pénétration fongique varie suivant chaque combinaison hôte-pathogène. Ainsi, pour la rouille brune du blé provoquée par *Puccinia recondita*, la pénétration de l'hyphe émergeant à partir de l'appressorie

force l'entrée à travers les stomates fermés. En même temps, pour la rouille des tiges (ou noire) du blé causée par *P. graminis*, le tube germinatif des urédospores ne peut pas pénétrer à travers les stomates fermés et entre seulement quand les stomates sont ouverts. Ainsi, certaines variétés de blé dans lesquels les stomates s'ouvrent tard dans la matinée sont résistantes à cette maladie, car le tube germinatif meurt par dessiccation avant que les stomates ne s'ouvrent. Le pathogène de la betterave à sucre, *Cercospora beticola*, ne peut pas pénétrer à travers des stomates fermés.

Durant l'invasion des tissus des plantes par les pathogènes, l'épaisseur et la dureté des parois cellulaires peuvent parfois inhiber l'avancée de certains pathogènes. Ainsi, avec la rouille des tiges (ou noire) des céréales, l'existence préalable de larges bandes étendues de cellules sclérenchymateuses dans les tiges de plusieurs céréales, peut stopper la propagation ultérieure du pathogène. Egalement, pour beaucoup de maladies avec des symptômes de taches foliaires angulaires, la propagation des pathogènes est limitée seulement aux zones situées entre les nervures, mais pas au-delà de ces zones, à cause de l'existence préalable de cellules sclérenchymateuses dans les nervures foliaires.

Défenses constitutives chimiques

Les caractéristiques structurales peuvent fournir aux plantes différents degrés de défense contre les attaques des pathogènes, mais elles ne sont pas le seul système préexistant de défense. Ainsi, quelques pathogènes n'infectent pas certaines variétés de plantes qui n'ont aucun type de barrières structurales, alors que d'autres pathogènes peuvent infecter des plantes qui ont certaines de ces barrières structurales. Cette situation suggère qu'un système de défense chimique préexistant est plus impliqué dans la résistance des plantes plutôt que celui structural. Ces défenses chimiques constitutives sont basées sur l'existence d'inhibiteurs et/ou le manque de facteurs essentiels qui caractérisent les plantes avant tout contact avec les pathogènes.

Deux groupes d'inhibiteurs de pathogènes sont produits par les plantes avant l'infection. Certains d'entre eux sont libérés par les plantes dans leur environnement tandis que d'autres sont présents dans les cellules des

plantes. La plupart de ces inhibiteurs présents constitutivement dans les plantes sont de faible poids moléculaire et sont appelés **phytoanticipines**, contrairement aux phytoalexines qui sont induites par l'attaque du pathogène.

Inhibiteurs extracellulaires

Parmi les inhibiteurs libérés par les plantes dans leur environnement, nombreuses substances sont exsudées par les plantes à travers les surfaces de leurs racines et leurs parties aériennes. Ces substances alors appelées **exsudats fongitoxiques** ont une action inhibitrice contre certains pathogènes. L'un de ces exemples concerne l'anthracnose de l'oignon provoquée par *Colletotrichum circinans*. Les variétés d'oignon avec l'écaille externe rouge sont résistantes tandis que celles à écaille blanche sont sensibles. Ceci est dû à la présence dans l'oignon à écaille externe rouge de **composés phénoliques**, l'acide protocatéchique et le catéchol (Figure 3-5), en plus des pigments rouges. Quand les conidies sont déposées dans les gouttes d'eau sur la surface de la plante, les deux substances fongitoxiques diffusent dans le liquide et inhibent la germination conidienne du pathogène, protégeant ainsi l'oignon de l'infection. Ces deux substances n'existent pas dans les variétés d'oignon à écaille extérieure blanche qui sont sensibles. D'autres exsudats fongitoxiques sont aussi produits et diffusent à partir des feuilles de la tomate et de la betterave à sucre dans les gouttelettes de la rosée ou de la pluie. Quand les conidies de *Botrytis* et *Cercospora*, respectivement, sont déposées dans ces gouttelettes, leur germination est inhibée et l'infection est empêchée.

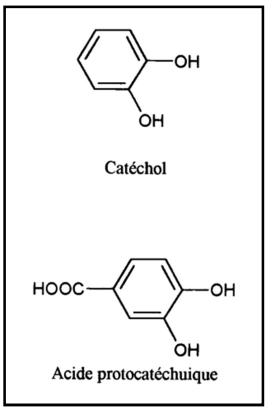

Figure 3-5 : Exemples d'inhibiteurs fongiques extracellulaires produits constitutivement par les plantes.

Inhibiteurs intracellulaires

Dans les jeunes plantes, par exemple, les fortes concentrations dans les cellules de substances telles que des **composées phénoliques** et des **tannins**, sont responsables de la résistance des jeunes tissus à certains pathogènes comme *Botrytis*. Ces substances inhibent beaucoup d'enzymes hydrolytiques des pathogènes, en particulier les enzymes pectinolytiques. Dans le cas des espèces de *Penicillium* qui attaquent les fruits charnus en conservation, mais rarement en verger, la résistance est due à un **aldéhyde** monoterpène appelé citrol, dont la concentration élevée dans les fruits jeunes décroit rapidement après la récolte. Il y a également des **terpenoïdes** antimicrobiens, rencontrés dans les cires cuticulaires, qui donnent une résistance au tabac contre *Peronospora tabacina* [*hyoscyami*].

Les **saponines** sont aussi des phytoanticipines produites constitutivement par les cellules végétales. Elles ont une activité antifongique membranolytique et excluent ainsi les pathogènes de l'hôte quand ces derniers ne produisent pas de saponinases qui dégradent les saponines. Plusieurs saponines de plantes, telles que la tomatine de la tomate, la solanine et la chaconine de la pomme de terre et l'avénacine de l'avoine (Figure 3-6), sont connues par leur pouvoir de dénaturer l'ergostérol de la membrane plasmique des champignons vrais en les transformant en un liquide cristal insoluble. Comme résultat, les contenus cellulaires fuient vers le milieu entourant. Mais les pathogènes qui produisent des saponinases sont capables de dégrader les saponines et briser ainsi la résistance des plantes. Par ailleurs, la solanine et la chaconine de la pomme de terre n'inhibent pas *Phytophthora infestans* à cause de l'absence chez ce pseudo-champignon du site d'action de ces saponines qui est l'ergostérol spécifique aux champignons vrais.

Les plantes contiennent plusieurs types de **protéines** préformées qui sont supposées jouer une fonction défensive. Cependant, ces protéines ne sont produites normalement qu'en des teneurs minimes, et leurs concentrations n'augmentent fortement qu'après l'attaque des pathogènes et deviennent ainsi inductibles. Pour cela, ces types de protéines seront traités plus loin dans le chapitre consacré à la défense biochimique inductible. Certaines protéines sont cependant connues être seulement

constitutives. Parmi ces protéines antimicrobiennes strictement préformées, les **lectines** forment un groupe bien caractérisé. Elles se forment en grandes concentrations dans beaucoup de types de semences. Elles se lient fortement à certains polysaccharides, glycoprotéines ou glycolipides de surface des pathogènes et causent la lyse et l'inhibition de croissance de ces pathogènes.

Plusieurs autres substances végétales préformées sont supposées agir contre les pathogènes. C'est l'exemple de l'**allicine** qui a une activité antibiotique à certains pathogènes fongiques. C'est un intermédiaire de dégradation de l'alliine, un composé des plantes alliacées (Figure 3-6). Un autre cas est la résistance des plantules de l'orge à *Bipolaris sorokiniana* qui est due à des composés antifongiques appelés **hordatines A** et **B** (Figure 3-6).

Dans certains cas, les plantes résistent à l'infection simplement parce que leurs surfaces cellulaires manquent de facteurs spécifiques de reconnaissance qui sont des molécules spécifiques ou des structures que les pathogènes peuvent reconnaître. Ainsi, sans reconnaissance, le pathogène ne s'attache pas à la plante et ne l'infecte pas. Pour certains pathogènes qui produisent des toxines spécifiques à l'hôte, il semble que la toxine s'attache et réagit avec des récepteurs spécifiques ou des sites sensibles dans la cellule hôte. Seules les variétés et les espèces de plantes qui manquent de tels récepteurs ou sites sont résistantes et ne développent pas de symptômes de maladie.

L'absence de substances essentielles pour le pathogène peut être la cause de la résistance de la plante à l'infection. Ainsi, pour infecter la plante, *Rhizoctonia* doit prélever de cette plante une substance nécessaire à la formation d'un coussinet hyphal à partir duquel les hyphes pénétrantes sont développées par le champignon. Les plantes qui manquent cette substance sont résistantes car les coussinets fongiques ne se forment pas et par la suite il n'y a ni pénétration ni infection.

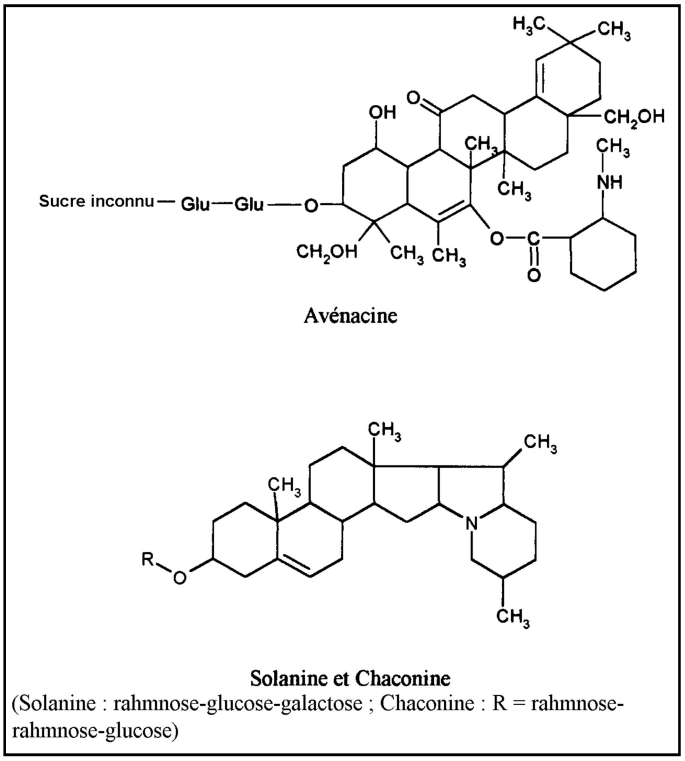

Figure 3-6 : Exemples d'inhibiteurs fongiques intracellulaires produits constitutivement par les plantes.

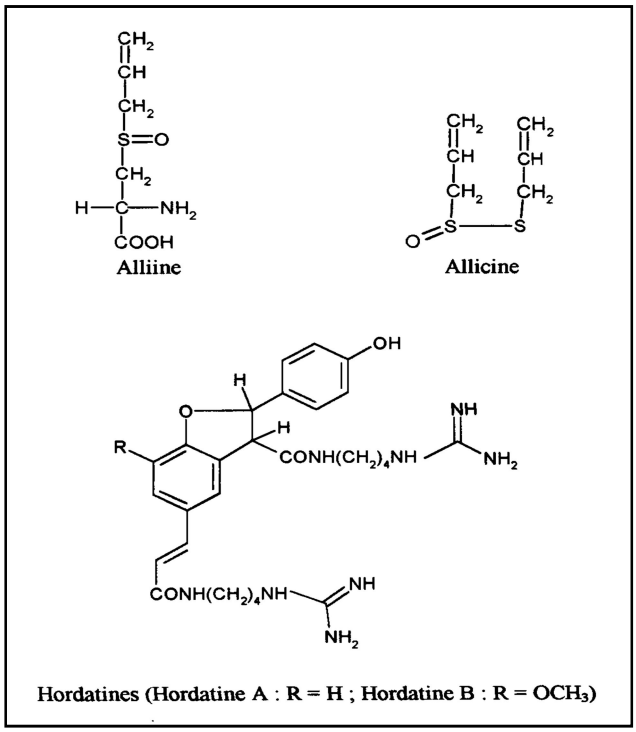

Figure 3-6 (suite) : Exemples d'inhibiteurs fongiques intracellulaires produits constitutivement par les plants.

2.2 - DEFENSES INDUCTIBLES

Les composés constitutifs structuraux et chimiques des plantes déjà décrits servent comme une première ligne de défense contre les attaques des pathogènes. Ces mécanismes semblent être très efficaces contre une grande majorité de pathogènes, mais pas leur totalité. Ainsi, une proportion de ces pathogènes a développé des facteurs de pathogénie capables de briser ou inactiver les défenses constitutives des plantes. Mais, tels pathogènes affrontent aussi une série de réponses de défense induite chez la plante hôte attaquée.

Certaines des réponses des plantes hôtes sont rapides (entre des minutes et quelques heures) et ne nécessitent pas de synthèse de protéines tandis que d'autres sont plus lentes et se réalisent par l'intermédiaire de l'induction de synthèse de protéines et par conséquent la transcription préalable des gènes correspondants. Les réponses rapides englobent le développement du stress oxydant, le renforcement des parois cellulaires et la formation des papilles. Les réponses lentes comprennent la synthèse des phytoalexines, des glycoprotéines riches en hydroxyproline et des protéines PR, la lignification et la subérisation ainsi que le développement de la réponse d'hypersensibilité, la résistance systémique acquise et la résistance systémique induite. Tous ces processus seront développés dans les parties qui suivent.

Reconnaissance du pathogène par la plante hôte

Pour induire leurs défenses actives structurales et biochimiques, les plantes doivent d'abord reconnaître les pathogènes qui les attaquent. Cette reconnaissance est possible grâce à des molécules signal envoyées par le pathogène juste après l'établissement du contact physique avec la plante hôte. Ces molécules signal sont les **éliciteurs** qui peuvent être spécifiques à l'hôte ou généraux, non spécifiques à l'hôte. Ils peuvent avoir deux origines :

- **Eliciteurs exogènes** : libérés à partir du pathogène sous l'action des enzymes hydrolytiques de l'hôte, ou

- **Eliciteurs endogènes** : libérés à partir de l'hôte sous l'action des enzymes hydrolytiques du pathogène.

Plusieurs facteurs physiques et chimiques peuvent jouer le rôle d'éliciteurs. On en connait par exemple l'irradiation ultraviolette, la congélation partielle, l'ozone, les sels des métaux lourds, les radicaux libres et d'autres.

Reconnaissance non spécifique

Les éliciteurs généraux (non spécifiques à l'hôte) sont des molécules de différentes natures : polysaccharides, lipides, protéines et même des molécules synthétiques. Les récepteurs de l'hôte semblent exister à l'extérieur ou à la surface de la membrane cellulaire ou à l'intérieur de la cellule. Il est supposé que les plantes hôtes reconnaissent leurs pathogènes quand les molécules "récepteurs" des plantes réagissent avec les molécules "éliciteurs". Ce n'est qu'après cette reconnaissance que les plantes induisent leurs défenses actives pour se protéger des attaques des pathogènes.

Eliciteurs polysaccharidiques. Deux situations peuvent être rencontrées :

- les glucanases et la chitinase (ou la chitosanase) des plantes hôtes dégradent les β-glucanes et la chitine (ou le chitosane chez les *Zygomycota*) des parois cellulaires des pathogènes fongiques en monomères et oligomères qui jouent le rôle d'éliciteurs exogènes,
- les pectinases, les cellulases, les hémicellulases et enzymes similaires des pathogènes fongiques dégradent les pectines, la cellulose, les hémicelluloses et autres polysaccharides des parois cellulaires des plantes hôtes en monomères et oligomères qui jouent le rôle d'éliciteurs endogènes.

Parmi les éliciteurs polysaccharidiques les plus caractérisés figure un heptaglucane isolé des parois cellulaires de *Phytophthora megasperma* qui induit la synthèse des phytoalexines chez le soja.

Eliciteurs lipidiques. L'exemple le plus connu de ces éliciteurs qui induisent des réactions de défense chez les plantes hôtes est celui des monomères et oligomères de la cutine libérés sous l'action d'une enzyme lipolytique produite par les pathogènes fongiques, la cutinase. La cutine est le constituant essentiel de la cuticule des plantes et est formée d'un polymère estérifié d'hydroxy- et époxy-acides gras en 16 et 18 carbones.

Une fraction lipidique produite par *Phytophthora infestans* joue le rôle d'éliciteur pour les phytoalexines terpinoïdes de la pomme de terre. Les composants actifs ont été identifiés comme étant les acides arachidonique et eicosapentaénoïque.

Eliciteurs protéiques. Parmi les éliciteurs glycoprotéiques, certains induisent une réponse d'hypersensibilité chez les plantes hôtes tandis que d'autres induisent des réactions de défense sans tuer les cellules hôtes. Cette dernière situation est observée avec une glycoprotéine de 42 kDa produite par *Phytophthora megasperma* qui joue le rôle d'éliciteur non nécrosant pour le soja.

Certains éliciteurs protéiques inducteurs de nécrose forment un groupe d'éliciteurs appelés **élicitines**. Elles sont produites notamment par des espèces des genres *Phytophthora* et *Pythium*. Sur la base de leurs structures primaires, les élicitines sont divisées en 5 classes mais elles ont toutes en commun un motif de 98 amino-acides appelé "Domaine élicitine". La cryptogéine est l'une des élicitines la plus étudiée qui est produite par *Phytophthora cryptogea* et qui induit une réponse d'hypersensibilité chez le tabac.

Reconnaissance spécifique

La reconnaissance spécifique hôte-pathogène entre dans le concept gène-pour-gène développé au départ par Flor en 1955. Ce concept a été plus tard vérifié expérimentalement et des gènes concernés ont été identifiés, isolés et clonés. Il s'agit d'une interaction du produit d'un gène de résistance dominant chez la variété d'une plante hôte *R* avec le produit d'un gène d'avirulence dominant chez une race du pathogène *Avr*. En cas de compatibilité hôte-pathogène, cette interaction devient entre les produits

du gène *r* de sensibilité de la plante hôte et le gène *avr* de virulence du pathogène.

Gène *R*. Plus d'une cinquantaine de gènes *R* ont été clonés à partir de plantes hôtes. Les protéines R codées par les gènes *R* montrent la présence de domaines protéiques conservés impliquées dans la reconnaissance et la transduction des signaux. Selon leurs séquences en amino-acides, ces protéines R sont en général subdivisées en 4 classes.

Gènes *Avr*. Beaucoup de gènes d'avirulence *Avr* ont été isolés à partir de pathogènes fongiques. Les protéines Avr codées par les gènes *Avr* sont majoritairement secrétées par les pathogènes fongiques d'une façon extracellulaire dans l'apoplaste des plantes hôtes. Moins souvent, ces protéines Avr sont acheminées à l'intérieur des cellules des plantes hôtes probablement par l'intermédiaire de structures spécialisée telles que les vésicules ou les haustories.

Un exemple de la reconnaissance spécifique est donné par *Cladosporium fulvum* [*Passalora fulva*] dont les isolats ayant les gènes d'avirulence *Avr9* (codant un peptide de 28 amino-acides) et *Avr4* (codant un peptide de 86-88 amino-acides) induisent une réaction d'hypersensibilité chez les plantes ayant respectivement les gènes de résistance *Cf9* et *Cf4*.

Importance de la reconnaissance

La reconnaissance du pathogène par la plante hôte peut être à l'origine d'une résistance totale. C'est le cas de l'oïdium des céréales causé par *Blumeria graminis* f. sp. *tritici*, qui provoque l'oïdium du blé. Ce pathogène libère un carbohydrate soluble comme un éliciteur qui est reconnu par plusieurs céréales telles que l'orge, l'avoine et le seigle. La reconnaissance induit chez ces céréales des réponses de défense qui les rendent résistantes au champignon qui ne peut alors infecter que le blé.

Signaux d'alarme et leur transduction

Quand la plante hôte reconnaît les éliciteurs, elle envoie des signaux d'alarme qui sont des molécules qui activent les protéines et les gènes

nucléaires dans ses cellules pour produire des substances inhibitrices au pathogène. Ce déplacement des molécules signal dans le tissu de la plante hôte est appelé transduction. Les signaux d'alarme sont transduits parfois intracellulairement seulement, mais plus fréquemment, ils sont transduits à partir des cellules attaquées par le pathogène vers les cellules adjacentes et apparemment vers la quasi-totalité ou toute la plante.

La plupart des signaux d'alarme apparaissent être des protéines kinases, des phosphorylases et phospholipases, des ATPases, les ions calcium, le peroxyde d'hydrogène (H_2O_2), l'éthylène et d'autres substances. Les signaux d'alarme systémiques transduits semblent être des oligogalacturonides (libérés des parois cellulaires des plantes), l'acide jasmonique, la systémine, l'acide gras, l'éthylène et d'autres substances. Certains produits chimiques synthétiques, tels que l'acide salicylique et l'acide dichloroisonicotinique, peuvent aussi agir comme des signaux d'alarme systémiques. L'ensemble des signaux d'alarme peut être classé en signaux précoces et signaux secondaires.

Signaux précoces

Les signaux précoces sont les molécules transduites dès la reconnaissance des éliciteurs du pathogène par la plante. Ils sont de différentes natures chimiques.

Flux ioniques. L'une des réactions les plus précoces de la plante hôte après la reconnaissance de son pathogène est la modification des flux ioniques (influx de Ca^{2+} et H^+ et efflux de K^+ et Cl^-) à travers la membrane plasmique. L'ion calcium est particulièrement important pour l'activation du stress oxydant et le bon fonctionnement des protéines kinases.

Protéines G. Les protéines G sont impliquées dans la transduction du signal après reconnaissance des éliciteurs. Ainsi, les protéines G induisent l'accumulation de H_2O_2 dans le soja et l'entrée massive du calcium chez le tabac. Chez la tomate attaquée par *Cladosporium fulvum* [*Passalora fulva*], elles activent l'ATPase membranaire, la NADPH oxydase, les canaux calciques et une peroxydase. Chez des plantes transgéniques produisant

constitutivement les protéines G, il y a une production élevée d'acide salicylique et de protéines PR.

Phospholipases. Probablement induite par les protéines G, l'activation des phospholipases génèrent des signaux secondaires lipidiques qui provoquent la libération de Ca^{2+} intracellulaire et l'activation de la phosphorylation des protéines kinases. En particulier, les phospholipases libèrent à partir des phospholipides membranaires l'inositol triphosphate libre qui stimule la libération du calcium intracellulaire à partir du réticulum endoplasmique et le diacylglycérol qui stimule la synthèse d'une protéine kinase. Certaines phospholipases sont impliquées dans l'induction du stress oxydant chez le soja et le tabac.

Phosphorylation et déphosphorylation. La phosphorylation consiste en l'attachement d'un groupe phosphate (PO_4^{3-}) à une molécule et la déphosphorylation assurée par les phosphatases permet de libérer par hydrolyse un groupe phosphate à partir d'une molécule. La phosphorylation et la déphosphorylation particulièrement des amino-acides jouent un rôle primordial dans la signalisation permettant d'induire les réactions de défense chez la plante hôte.

Espèces réactives de l'oxygène (ROS). De l'anglais *reactive oxygen species* (ROS), les espèces réactives de l'oxygène sont naturellement générées dans les plantes par la chaîne de transport des électrons dans les mitochondries et les chloroplastes et par les oxydases membranaires. Mais une augmentation rapide et localisée de la production des ROS est généralement observée chez les plantes attaquées par des pathogènes, caractérisant ainsi ce qui est appelé "stress oxydant".

Les ROS les plus étudiées sont le peroxyde d'hydrogène (ou eau oxygénée, H_2O_2), son précurseur l'anion superoxyde ($O_2^{\cdot-}$) et le radical hydroxyle ($HO^{\cdot}$). L'anion superoxyde ($O_2^{\cdot-}$) relativement instable peut être dismuté en peroxyde d'hydrogène (H_2O_2) spontanément à pH acide ou enzymatiquement par la superoxyde dismutase. L'anion superoxyde ($O_2^{\cdot-}$) et le peroxyde d'hydrogène (H_2O_2) peuvent générer en présence de fer le radical hydroxyle ($HO^{\cdot}$) très réactif.

Dans le cas d'interaction hôte-pathogène incompatible (échec de l'infection), la production des ROS passe par 2 phases : une 1ère phase précoce et transitoire et une 2ème phase tardive et plus durable. Seule la 1ère phase est détectée lorsque l'interaction hôte-pathogène est compatible (réussite de l'infection). Dans certains cas comme l'oïdium de l'orge et la septoriose du blé, une 3ème phase de production des ROS est observée.

La production des ROS est catalysée par différentes enzymes. L'enzyme membranaire NADPH oxydase permet de générer l'anion superoxyde ($O_2^{\cdot-}$) en utilisant l'oxygène moléculaire (O_2). Cet anion est repris par la superoxyde dismutase pour former par dismutation le peroxyde d'hydrogène (H_2O_2). Le peroxyde d'hydrogène peut aussi être produit sous l'action d'autres enzymes telles que la cuivre amine oxydase, la flavine polyamine oxydase, l'oxalate oxydase ainsi que des peroxydases pariétales. Des ROS sont également produites par l'action d'une lipoxygénase sur les acides gras insaturés dérivant des lipides membranaires. A pH faible, l'anion superoxyde est protonné pour former le radical perhydroxyle ($^{\cdot}HO_2$). Ce dernier avec l'anion superoxyde subissent une dismutation spontanée pour former le peroxyde d'hydrogène.

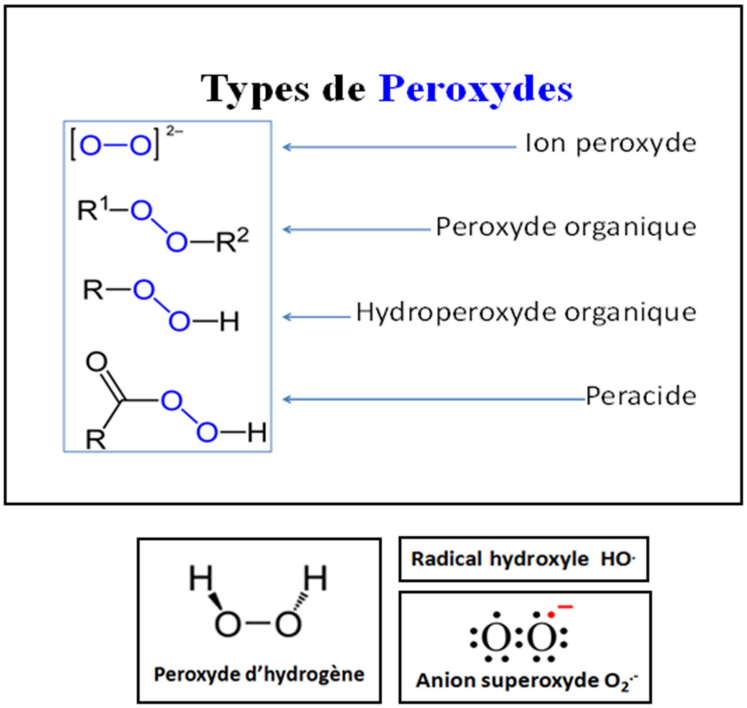

Figure 3-6 : Exemples d'espèces réactives de l'oxygène (ROS)

Monoxyde d'azote. Considéré comme une forme d'oxygène réactif, le monoxyde d'azote (NO) est une petite molécule inorganique impliquée dans les réactions de défense des plantes. Il stimule l'activité de gènes de défense tels que ceux qui codent pour la phénylalanine ammonia lyase et pour les protéines PR. Le monoxyde d'azote est produit par l'intermédiaire d'enzymes telles que la nitrate oxydase et la monoxyde d'azote synthase.

Signaux secondaires

Les signaux secondaires sont les molécules qui assurent les liens entre les évènements précoces de signalisation et l'activation des réponses de défenses tardives. On en connaît 3 : l'acide salicylique, l'acide jasmonique et l'éthylène. Ces molécules assurent également la transmission de l'information de cellule en cellule induisant dans la plante hôte une résistance locale acquise suivie d'une résistance systémique acquise protégeant ainsi les organes de la plante non encore attaqués.

Acide salicylique. Cet acide intervient en tant que molécule signal lors de la réaction d'hypersensibilité ainsi que lors du développement de la résistance locale acquise et de la résistance systémique acquise chez la plante hôte contre des pathogènes biotrophes. L'acide salicylique semble dériver de la voie des phénylpropanoïdes initiée par la phénylalanine ammonia lyase. Il serait synthétisé à partir de l'acide transcinnamique et de l'acide benzoïque lors des phénomènes de réaction d'hypersensibilité, de résistance locale acquise et de résistance systémique acquise (Figure 3-8).

Acide jasmonique. L'acide jasmonique est une molécule signal qui intervient dans les phénomènes de résistance locale acquise et de résistance systémique acquise des plantes hôtes contre les pathogènes nécrotrophes. Cette molécule signal de la famille des oxylipines est synthétisée à partir d'acides gras polyinsaturés sous l'action de différentes enzymes telles que la lipoxygénase, l'allène oxyde synthase et l'allène oxyde cyclase. L'acide jasmonique obtenu peut être métabolisé en méthyl-jasmonate qui est un composé volatil diffusible capable de transmettre le signal entre les plantes hôtes voisines. L'acide jasmonique est impliqué dans l'induction de nombreuses réponses de défense telles que la synthèse de peptides et protéines antifongiques notamment les défensines chez l'arabette et la

protéine PR osmotine chez le tabac. Ils interviennent aussi dans la synthèse de protéines impliquées dans le renforcement des parois cellulaires et dans la synthèse d'enzymes participant dans la production de phytoalexines comme les furanocoumarines (Figure 3-8).

Ethylène. L'éthylène est une hormone volatile qui a une grande variété d'effets physiologiques chez la plante et qui joue un rôle de molécule signal lors de l'attaque des pathogènes nécrotrophes. Ainsi lors d'une attaque de la plante hôte, il y a une augmentation de la synthèse de l'éthylène qui induit la production de phytoalexines, de protéines PR et d'enzymes agissant sur les phénylpropanoïdes. L'éthylène est synthétisé grâce à 2 enzymes qui sont l'acide *1*-aminocyclopropane-*1*-carboxylique synthase et l'acide *1*-aminocyclopropane-*1*-carboxylique oxydase.

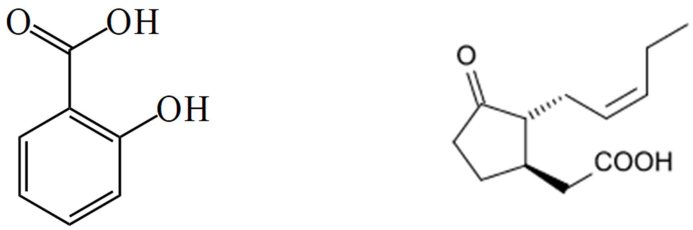

Figure 3-8 : L'acide salicylique et l'acide jasmonique

Défenses structurales inductibles

Quand le pathogène surmonte les défenses constitutives de sa plante hôte, cette dernière, après avoir reconnu son pathogène, réagit par la formation d'autres types de structures induites pour se défendre contre l'invasion subséquente. Certaines de ces structures se forment dans les cellules tandis que d'autres peuvent concerner des tissus.

Défenses structurales cellulaires

Dans certains cas de champignons faiblement pathogènes, tels que certaines souches d'*Armillaria*, le cytoplasme et le noyau de la cellule de la plante hôte entourant l'extrémité de l'hyphe s'agrandissent. Ensuite, le

cytoplasme devient granulaire et dense tandis que l'hyphe du pathogène se désintègre et l'invasion s'arrête.

Les défenses structurales induites en réponse à l'attaque des pathogènes peuvent avoir lieu au niveau de la paroi cellulaire telles que l'épaississement de ces parois ou la formation de **papilles** sur la face interne de ces parois. En fonction de la combinaison hôte-pathogène, les papilles peuvent être formées essentiellement de callose ou aussi de lignine, de subérine, de cellulose, de pectine, de composés gommeux, de silice et d'autres substances. Les papilles se forment rapidement après attaque de pathogène ou autre stress abiotique, mais l'efficacité de ces structures comme mécanisme de défense semble être plutôt limitée.

Défenses structurales histologiques

Comme résultat de stimulation des cellules hôtes par des substances secrétées par le pathogène, les plantes peuvent former plusieurs couches de **cellules liégeuses** au delà du point d'infection. Ces couches liégeuses inhibent l'invasion subséquente par le pathogène, bloquent la propagation des substances toxiques secrétées par le pathogène, stoppent le flux des éléments nutritifs et de l'eau de la zone saine à celle infectée et privent le pathogène de la nourriture. Les couches liégeuses délimitent ainsi les tissus morts renfermant le pathogène. Ces tissus morts peuvent devenir des lésions nécrotiques (taches), peuvent former des gales s'ils sont poussés vers l'extérieur par les tissus sains sous-jacents ou peuvent se détacher, ce qui élimine le pathogène complètement de l'hôte.

Chez beaucoup d'arbres fruitiers à noyau infectés par des pathogènes fongiques, des **couches d'abscission** peuvent se former sur les feuilles. Chaque couche d'abscission entoure un site d'infection, dissout la lamelle moyenne entre deux couches de cellules et coupe la zone centrale du reste de la feuille. Graduellement, cette zone flétrit, meurt et se détache, emportant avec elle le pathogène. Le reste du tissu de la feuille est donc protégé de l'invasion du pathogène et de ses secrétions toxiques.

Dans plusieurs cas de maladies vasculaires, quand les vaisseaux du xylème sont envahis par les pathogènes, les plantes forment des **tyloses** qui

sont des excroissances du protoplaste des cellules parenchymateuses adjacentes vivantes. Ces tyloses émergent vers l'intérieur dans les vaisseaux du xylème à travers des trous. Chez les variétés résistantes de telles plantes, les tyloses se forment rapidement et abondamment devant le pathogène et bloquent son avancement.

Nombreuses plantes, particulièrement les arbres fruitiers à noyau, secrètent divers types de **gommes** après attaque par les pathogènes. Telles gommes sont souvent rapidement déposées dans les espaces intercellulaires et dans les cellules entourant le site de l'infection, formant ainsi une barrière impénétrable qui encercle le pathogène complètement. Ce pathogène encerclé devient alors isolé, s'affame et finalement meurt.

Réaction nécrotique de défense

La réaction nécrotique résulte de ce qui est appelé la réponse d'hypersensibilité de la plante hôte à l'attaque du pathogène. Cette hypersensibilité est essentiellement considérée comme un mécanisme de défense chimique plutôt que structurale. L'aspect structural est limité à certaines réponses cellulaires visibles qui accompagnent le mécanisme biochimique. Le noyau s'approche de l'hyphe envahissante du pathogène et se désintègre. En même temps, des granules brunes se forment dans le cytoplasme. Graduellement, la cellule devient brune et meurt tandis que l'hyphe commence à dégénérer. Généralement, les hyphes ne croissent pas en dehors des cellules mortes et l'invasion subséquente du pathogène est stoppée.

Défenses biochimiques inductibles

Lorsque les défenses constitutives de la plante hôte sont surmontées par le pathogène et quand la plante reconnait son pathogène, elle réagit par une cascade de réactions biochimiques de défense induite contre l'invasion subséquente.

Renforcement des parois cellulaires de l'hôte

Pour de nombreuses maladies de plantes, quand la cellule vient en contact avec le pathogène fongique envahissant et après actions des éliciteurs est des molécules signal, les parois produisent plusieurs

substances qui renforcent leur résistance à ce pathogène. Ces substances produites et déposées dans les parois cellulaires des plantes attaquées par le pathogène sont principalement le callose, mais aussi des glycoprotéines riches en hydroxyproline (telles que l'extensine), des composés phénoliques de diverse complexité (incluant la lignine et la subérine) et des éléments minéraux indispensables (tels que le silicium et le calcium). La synthèse du callose (un polymère de β-1,3-glucane) nécessitant la présence de Ca^{2+} est réalisée par la callose synthase et sa dégradation par des β-1,3-glucanases. Ce callose, formé comme réaction rapide de défense, est facilement détecté morphologiquement sous forme de papilles nouvellement formées qui confinent le pathogène et empêchent le développement subséquent de la maladie. Les chaînes d'amino-acides des glycoprotéines riches en hydroxyproline forment des liaisons croisées sous l'action de l'oxygène réactif produit durant le stress oxydant induit par l'attaque du pathogène. Ceci rend la paroi cellulaire plus réfractaire à la dégradation enzymatique. L'occurrence d'une liaison croisée est une réaction rapide qui a lieu même quand la transcription et la traduction sont bloquées dans la plante hôte.

Ainsi, quand la plante hôte manque de résistance ou montre une résistance incomplète en échouant à produire des composés de renforcement ou en les produisant trop lentement pour être efficace, le pathogène devient capable d'envahir les cellules. Mais quand la plante hôte renforce rapidement et efficacement ses parois cellulaires face au pathogène, elle peut bloquer son avancement et lui résister comme dans le cas des tissus du haricot contre *Colletotrichum lindemuthianum* et les cellules racinaires de la tomate contre *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici*.

Production de substances antifongiques

Espèces réactives de l'oxygène (ROS). En plus de leur rôle dans la transduction des signaux d'alarme, les ROS peuvent agir directement sur les pathogènes comme composés toxiques. Le peroxyde d'hydrogène (H_2O_2) en présence de l'anion superoxyde ($O_2^{\cdot-}$) et de métaux de transition génère le radical hydroxyle ($HO^{\cdot}$) très toxique aux pathogènes. Les ROS et le

monoxyde d'azote semblent intervenir dans le développement de la réaction d'hypersensibilité.

Phytoalexines. Ce sont des substances antimicrobiennes toxiques de faible poids moléculaire qui sont synthétisées et accumulées dans les tissus des plantes après stimulation par différents types de pathogènes et d'autres stress abiotiques. La plupart des phytoalexines connues sont toxiques et non spécifiques aux pathogènes fongiques. Elles sont produites par les cellules saines adjacentes aux cellules nécrotiques locales en réponse aux substances qui diffusent de ces cellules endommagées. Nombreuses phytoalexines ont été isolées à partir de plantes appartenant à une trentaine de familles botaniques, fréquemment dicotylédones, moins souvent monocotylédones. Elles sont dérivées de différentes classes de composés telles que des phénols, des tannins, des flavonoïdes, des terpénoïdes ou des glycosides cynogéniques. Les phytoalexines isolées à partir d'une famille ont d'habitude des structures chimiques assez similaires telles que les isoflavonoïdes chez les légumineuses et les terpénoïdes chez les solanacées. Parmi les phytoalexines les plus étudiées, il y a la phaséolline du haricot, la pisatine du pois, la glycéolline du soja, la médicarpine de la luzerne, la rishitine de la pomme de terre, le gossypol du coton, le capsidiol du piment, l'ipoméamarone de la patate douce, l'orchinol des orchidées, le safynol du carthame, le coumestérol du haricot, etc… (Figure 3-9).

La production des phytoalexines est induite par des éliciteurs généralement par l'intermédiaire des ROS. Bien que la plupart des éliciteurs sont non spécifiques puisqu'ils sont présents à la fois chez les races virulentes et avirulentes des pathogènes et causent une accumulation de phytoalexine à la fois chez les variétés sensibles et résistantes, certains d'entre eux sont cependant spécifiques car ils induisent différents niveaux de concentration de phytoalexine en fonction des races des pathogènes et des variétés des plantes hôtes.

Dans certains cas, les pathogènes semblent empêcher la formation de phytoalexines dans les plantes hôtes sensibles en utilisant des molécules suppressives qui pourraient être des glucanes, des glycoprotéines ou l'une des toxines du pathogène.

La pisatine est une phytoalexine purifiée à partir du pois. Elle est plus tolérée par les pathogènes fongiques du pois tels que *Ascochyta pisi*, *Mycosphaerella pinode*s et *Fusarium solani* f. sp. *pisi*, que par les champignons non pathogènes au pois tels que *Botrytis allii*, *Colletotrichum lindemuthianum* et *Leptosphaeria maculans*. Ainsi, dans les plantes résistantes ou non hôtes, les phytoalexines semblent s'accumuler en concentrations plus élevées que le niveau qui inhibe la croissance des pathogènes envahissants. Par contre, dans les plantes sensibles, les phytoalexines semblent être produites en quantités plus faibles que le niveau toxique aux pathogènes. En outre, les variétés de pois inoculées avec différentes souches d*'A. pisi*, produisent la pisatine en concentrations qui sont approximativement proportionnelles à la résistance de la variété et approximativement inversement proportionnelles à la virulence de la souche du pathogène.

Quand le pois est attaqué par *Fusarium solani*, sa pisatine est inactivée par une enzyme produite par le pathogène, la pisatine déméthylase. Dans les croisements entre des souches fongiques produisant des quantités élevées et faibles de l'enzyme, seules les souches de la descendance produisant des quantités élevées de cette enzyme sont pathogènes, suggérant ainsi que la pathogénie envers l'hôte est corrélée avec la capacité d'inactiver la phytoalexine. En plus, quand le gène codant pour l'enzyme pisatine déméthylase était cloné et introduit dans un champignon non pathogène au pois, *Cochliobolus heterostrophus*, ce champignon devenait capable de croître sur des plantes de pois, indiquant que la capacité de dégrader une phytoalexine de l'hôte peut être un déterminant dans la pathogénie.

Dans le cas du soja infecté par *Phytophthora megasperma*, la concentration de la phytoalexine glycéolline qui s'accumule dans la variété résistante dépasse le niveau suffisant pour inhiber le champignon, tandis que dans la variété sensible, la concentration de la glycéolline n'atteint pas le niveau qui affecte le pathogène. Il a été suggéré que la plus forte accumulation de glycéolline dans la combinaison hôte-pathogène incompatible est due à la biodégradation réduite plutôt qu'une biosynthèse élevée de cette phytoalexine.

Cependant, dans certaines combinaisons hôte-pathogène, les concentrations de phytoalexine s'étaient montrées égales ou supérieures dans les hôtes sensibles que ceux résistants. Ce cas était observé avec la phaséolline produite par le haricot infecté avec *Colletotrichum lindemuthianum* et avec la rishitine produite par la pomme de terre attaquée avec *Phytophthora infestans*. Dans telle situation, il est supposé que le temps de la production de phytoalexine peut être critique et la vitesse, avec laquelle la phytoalexine est produite, est probablement plus importante que la concentration finale du composé. La détermination chronologique de l'accumulation de phytoalexine dans les variétés d'orge inoculées avec *Blumeria graminis* f. sp. *hordei*, indique deux phases d'accumulation. La première, observée uniquement chez les variétés résistantes, a lieu durant moins des 20 premières heures. La seconde, observée chez à la fois les variétés résistantes et sensibles, a lieu après l'établissement de l'infection. Puisque la phytoalexine de la première phase coïncide avec les premiers stades d'infection, il est conclu que seule l'accumulation précoce de phytoalexine joue un rôle dans la résistance de la plante contre le pathogène. Une conclusion similaire, où l'accumulation de phytoalexine joue un rôle très important dans une étape précoce de l'infection, était déduite d'une étude sur le sorgho infecté par *Colletotrichum graminicola*.

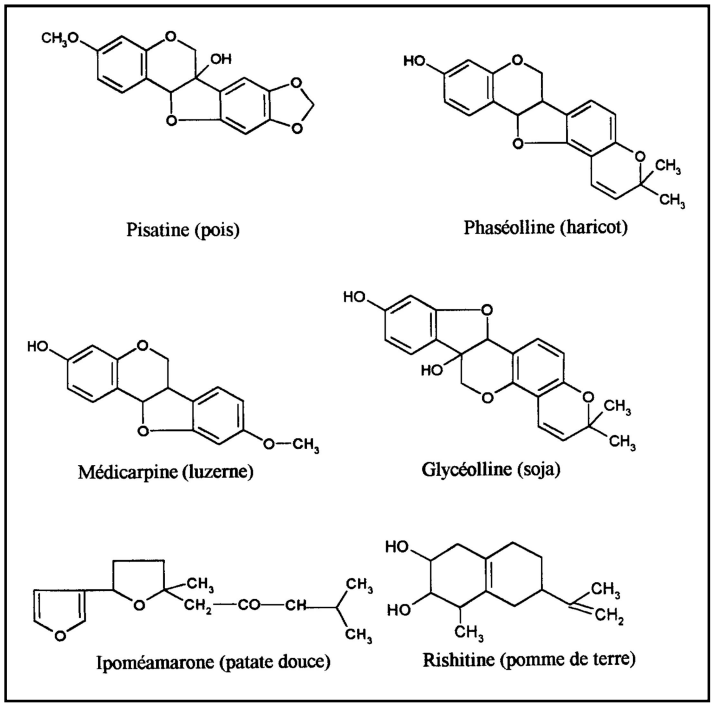

Figure 3-9 : Exemples de phytoalexines avec leurs plantes d'origine.

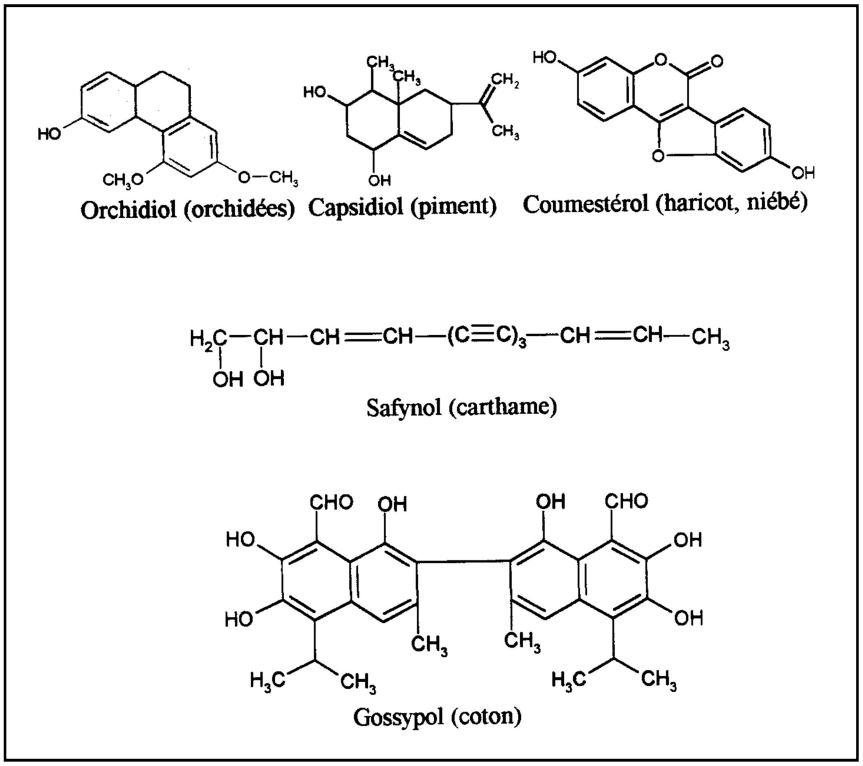

Figure 3-9 (suite) : Exemples de phytoalexines avec leurs plantes d'origine

Les espèces fongiques pathogènes semblent être moins sensibles à la toxicité de la phytoalexine de l'hôte que ceux non pathogènes. Il est connu que plusieurs pathogènes peuvent dégrader la phytoalexine de l'hôte en un composé non toxique. Cependant, nombreux autres pathogènes qui causent des maladies sont sensibles aux phytoalexines des hôtes ou incapables de les métaboliser. En outre, il y a des pathogènes qui peuvent dégrader ou tolérer certaines phytoalexines, mais sont incapables d'infecter les plantes qui les produisent.

Toutes ces conclusions contradictoires concernant les phytoalexines indiquent que ces phytoalexines peuvent jouer un rôle décisif ou secondaire dans la défense en fonction de la combinaison hôte-pathogène et de la vitesse d'accumulation et la quantité accumulée de la phytoalexine plutôt que sa production totale. Les phytoalexines qui étaient apparemment quelque peu surestimées dans le passé, devraient être considérées comme seulement une composante parmi plusieurs autres mécanismes de défense. Cependant, la synthèse des phytoalexines reste un bon indicateur du développement des réactions de défense.

Composés phénoliques. Largement distribués dans les plantes, ils sont connus augmenter de concentration pendant l'infection par les pathogènes. En général, cet accroissement en substances phénoliques est plus rapide et restreint autour du site d'infection dans les plantes hôtes résistantes que sensibles. L'acide chlorogénique, l'acide caféique et l'acide férulique sont des exemples de ces composés phénoliques qui sont toxiques aux pathogènes (Figure 3-10). Il semble que les phénols toxiques aux pathogènes agissent ensemble plutôt que chacun séparément et sont responsables de l'inhibition de l'infection chez des variétés résistantes.

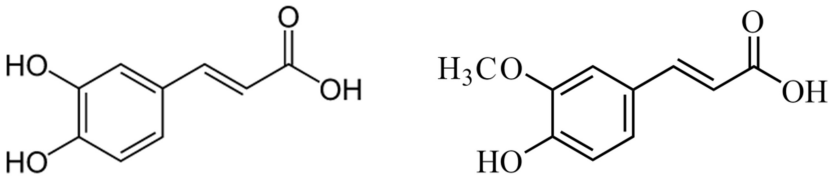

Figure 3-10 : L'acide caféique et l'acide férulique

Quand les molécules phénoliques sont liées aux glycosides, elles sont non toxiques. Mais l'enzyme glycosidase, produite par le pathogène ou libérée par la plante hôte, peut hydrolyser ces molécules complexes, libérant ainsi le composé phénolique qui peut être toxique au pathogène et semble alors jouer un rôle dans la défense de la plante hôte.

Quand elles sont oxydées, les substances phénoliques deviennent des quinones qui sont souvent plus toxiques aux pathogènes que les phénols d'origine. Cette oxydation est due à l'activité des polyphénols oxydases. L'activité de telles enzymes est généralement plus élevée dans les tissus infectés des variétés résistantes comparées à celles sensibles des plantes saines non infectées. Il est supposé que l'activité élevée des polyphénols oxydases aboutit à des concentrations plus fortes des produits toxiques de l'oxydation des phénols et ainsi à des niveaux plus élevés de la résistance à l'infection.

Une autre enzyme phénol oxydase, le peroxydase, oxyde les substances phénoliques en quinones et génère, en même temps, le peroxyde

d'hydrogène (H_2O_2). Ce dernier est antimicrobien et libère aussi des radicaux libres hautement réactifs (comme le radical hydroxyle ($HO^{\cdot}$)) qui augmente la vitesse de polymérisation des composés phénoliques en substances de type lignine. Ces substances sont déposées dans les parois cellulaires interférant de cette façon avec la croissance du pathogène.

Protéines liées à la pathogenèse (Protéines PR). De l'anglais *pathogenesis-related proteins* et abrégée en **protéines PR**, les protéines liées à la pathogenèse forment structurellement un groupe de diverses protéines de plantes hôtes qui sont toxiques aux pathogènes envahissants. Elles sont produites sous forme de traces dans la plante, mais leurs concentrations s'accroissent fortement après infection ou autre stress abiotique. Elles peuvent s'accumuler dans les espaces intercellulaires et intracellulaires des tissus de la plante hôte.

Les protéines PR montrent une forte activité antifongique. Certaines d'entre elles inhibent la germination des spores tandis que d'autres sont associées à la formation de papilles et le renforcement des parois cellulaires de la plante. Certaines protéines PR sont des endohydrolases, telles que β-1,3-glucanases et chitinases. Les β-1,3-glucanases constitutives dégradent les parois cellulaires des pathogènes envahissants libérant ainsi des monomères de glucane qui agissent alors comme des éliciteurs pour la production des β-1,3-glucanases inductibles en plus grande quantité pour dégrader davantage les parois cellulaires des pathogènes. Les chitinases (et aussi les chitosanases) agissent de la même manière vis-à-vis de la chitine (ou le chitosane chez les *Zygomycota*). Des plantes génétiquement modifiées pour exprimer le gène de la chitinase ont montré une résistance contre le pathogène tellurique *Rhizoctonia solani*.

Quatorze classes de protéines PR ont été établies en fonction de leurs homologies des séquences, leurs parentés sérologiques et leurs activités biologiques. On peut citer :
- PR-1 : protéines produites par le tabac contre des Oomycètes,
- PR-2 : des β-glucanases,
- PR-3, PR-4, PR-8 et PR-11 : des chitinases,
- PR-5 : des protéines du type thaumatine,

- PR-6 : des protéines inhibitrices de protéases,
- PR-7 : des protéases,
- PR-9 : des peroxydases,
- PR-10 : des protéines du type ribonucléase,
- PR-12 : des protéines appelées défensines,
- PR-13 : des protéines appelées thionines,
- PR-14 : des protéines de transfère de lipides.

Les molécules signal semblent être transportées systémiquement à d'autres parties de la plante où la synthèse des protéines PR est induite durant plusieurs jours ou même semaines. Pendant ce temps, la production des protéines normales est très fortement réduite. Certains composés signal sont responsables de l'induction artificielle de la synthèse des protéines PR. Ils incluent l'acide salicylique, l'éthylène, la xylanase, l'acide jasmonique, la systémine, l'acide polyacrylique et probablement d'autres.

Détoxification des toxines des pathogènes

Dans certains cas, les plantes hôtes sont capables de détoxifier les toxines fongiques telles que la HC-toxine produite par *Cochliobolus carbonum* et la pyricularine produite par *Pyricularia oryzae*. Cette détoxification semble jouer un rôle dans la résistance de la plante hôte puisque la quantité du composé non toxique formé est généralement proportionnelle à la résistance de la variété. La détoxification par les variétés résistantes serait due à une métabolisation rapide des toxines ou leur combinaison avec d'autres substances les rendant moins ou non toxiques.

Système antioxydant

Les espèces réactives de l'oxygène (ROS), qui sont toxiques, sont produites à la fois par les plantes et les pathogènes. Pour se protéger de leur toxicité, les plantes disposent d'un système antioxydant capable de neutraliser les effets de ces ROS. Ce système peut agir d'une façon enzymatique ou non enzymatique. Le système antioxydant enzymatique se base sur des enzymes telles que la superoxyde dismutase qui dégrade l'ion superoxyde ($O_2^{\cdot-}$) en oxygène moléculaire et en peroxyde d'hydrogène (H_2O_2) ; ce denier est alors lui-même éliminé par la catalase, la guaïacol

peroxydase et l'ascorbate peroxydase. Le système antioxydant non enzymatique est basé sur des composants de faible poids moléculaire tels que les tocophérols qui sont des substances liposolubles associées à la membrane plasmique capables de neutraliser les ROS. C'est le cas aussi de l'acide ascorbique et le glutathion qui sont des réducteurs hydrosolubles existants dans les tissus végétaux. Plusieurs autres composés antioxydants existent dans les plantes comme les caroténoïdes, les flavonoïdes, le mannitol, la proline et la glycinebétaine.

Réponse d'hypersensibilité

La réponse d'hypersensibilité (ou *hypersensitive response* (HR) en anglais) est un vieux terme qui a été introduit pour décrire la réaction des cellules hôtes qui sont apparemment si sensibles à l'attaque du pathogène qu'elles s'effondrent et meurent aussitôt qu'elles sont pénétrées par le pathogène qui lui-même ne peut plus évoluer et meurt également. Cette réponse d'hypersensibilité (HR) est donc une réaction inductible dynamique de la plante hôte aux premières étapes de l'attaque du pathogène et confère alors un haut degré de résistance à la plante hôte. Bien que la totalité des cas de résistance ne soit pas due à la HR, la résistance induite par la HR a été décrite dans nombreuses maladies de plantes impliquant des parasites fongiques obligatoires et non obligatoires. L'interaction génétique aboutissant à la HR est du type gène-pour-gène, mais toutes les interactions gène-pour-gène n'entrainent pas nécessairement une HR. Phénotypiquement, la HR se traduit par une nécrose du tissu de la plante hôte localisée au site de pénétration du pathogène.

Le fait que la HR opère contre non seulement les pathogènes fongiques biotrophes et mais aussi ceux qui sont necrotrophes, indique que la **mort cellulaire programmée** (*programmed cell death*) ne peut pas être la seule réaction qui détermine le destin du pathogène. Ainsi, il est facile à comprendre qu'un massif cellulaire nécrosé mort stoppe le développement des pathogènes biotrophes qui ne peuvent vivre que sur des cellules hôtes vivantes, mais il est difficile de comprendre qu'un tissu nécrosé mort arrête l'évolution d'un pathogène nécrotrophe habitué à vivre sur des cellules hôtes mortes. L'explication plausible est que pendant la HR, la nécrose des cellules hôtes n'est une réaction isolée, mais elle est accompagnée par une

cascade d'autres réactions de défense incluant des changements dans le métabolisme oxydatif, l'accumulation de composés toxiques (ROS, phytoalexine, protéines PR,…), le renforcement des parois des cellules hôtes, la production d'acide salicylique, d'acide jasmonique et d'éthylène, l'activation d'autres gènes de résistance,... Toutes ces réactions aboutissent à la création d'un environnement inhibiteur qui restreint la croissance subséquente du pathogène en l'affamant, l'empoisonnant et/ou l'encerclant physiquement dedans.

L'activation de tous les changements accompagnant la HR est initiée par la reconnaissance par la plante hôte des éliciteurs du pathogène. Ainsi, la HR a lieu seulement dans une combinaison spécifique hôte-pathogène dans laquelle l'hôte et le pathogène sont incompatibles (échec de l'infection). Il semble que la HR soit due à la présence dans la plante d'un gène de résistance *R* qui reconnaît et est activé par l'éliciteur du pathogène. D'autre part, l'éliciteur du pathogène est supposé être le produit du gène du pathogène, appelé gène d'avirulence *Avr*, car il rend le pathogène avirulent en activant la résistance dans l'hôte par l'intermédiaire de la HR. Par exemple, chez la pomme de terre contenant un gène spécifique de résistance *R* à *Phytophthora*, les cellules restent viables jusqu'à 48 heures après contact avec une race virulente compatible du pathogène. Des cellules similaires pénétrées par une race avirulente incompatible commencent à dégénérer en 1 heure de contact et meurent en 2-3 heures. La comparaison des vitesses de croissance des races virulente et avirulente du pathogène dans les cellules hôtes a montré une très petite différence entre ces deux races jusqu'à au moins 8 h après la pénétration.

Par ailleurs, il y a certains gènes de résistance *R* isolés à partir de différentes plantes telles que le maïs, la tomate, le tabac et le lin, qui ne sont pas à l'origine de la HR. C'est le cas du gène *R* du maïs résistant qui code pour une enzyme (la HC-toxine réductase) qui inactive la HC-toxine du pathogène fongique *Cochliobolus carbonum*.

Changements accompagnant la HR dans les cellules hôtes

Les changements au niveau des cellules hôtes qui accompagnent la HR concernent essentiellement la membrane plasmique. Ces changements

qui jouent un rôle important dans la défense des plantes hôtes semblent intervenir avec la HR dans la mort cellulaire programmée des cellules hôtes. Ils incluent :

- la libération de molécules signal dans et autour des cellules et probablement systémiquement à travers la plante,
- l'accumulation et la libération des espèces réactives de l'oxygène (ROS),
- l'activation des phénol oxydases et l'oxydation des phénols,
- l'accumulation d'enzymes comme la peroxydase et les lipoxygénases,...

L'un des premiers évènements détectés dans les cellules hôtes attaquées est la génération rapide et transitoire des ROS. Ces ROS semblent être libérées dans les cellules affectées dans les secondes ou minutes qui suivent le contact de la cellule avec le champignon, ou ses éliciteurs, et atteignent un maximum d'activité après des minutes à quelques heures. Les ROS ainsi activées déclenchent l'hydroperoxydation des phospholipides membranaires, produisant des mélanges d'hydroperoxydes lipidiques qui sont toxiques car ils perturbent les membranes plasmiques et semblent être impliqués dans l'effondrement et la mort des cellules de la plante hôte. Les ROS peuvent aussi être impliquées dans la réaction de défense de l'hôte à travers l'oxydation des composés phénoliques en quinones plus toxiques et en composés du type lignine. Par ailleurs, la présence des ROS affecte aussi les membranes et les cellules du pathogène envahissant.

Diverses **lipoxygénases** semblent aussi être impliquées dans l'oxydation des lipides de la membrane plasmique des cellules de l'hôte. Ces enzymes catalysent l'hydroperoxydation des acides gras insaturés, tels que les acides linoléique et linolénique, qui ont été préalablement libérés à partir des membranes par les phospholipases. Les hydroperoxydes, ainsi formés à partir de ces acides gras, perturbent les membranes plasmiques aboutissant à un effondrement des cellules de l'hôte et du pathogène. Ces hydroperoxydes sont aussi convertis par la cellule en plusieurs molécules biologiquement actives telles que l'acide jasmonique qui semble induire de nombreux changements de protéines et agit comme un transporteur de signal induisant la réaction de défense des plantes hôtes contre leurs pathogènes fongiques.

Résistance locale acquise

La **résistance locale acquise** (ou *Localized acquired resistance* (LAR) en anglais) est une résistance que la plante hôte développe dans une zone cellulaire étroite entourant les cellules subissant la mort par la HR. Contrairement à la HR induite par des signaux exogènes (les éliciteurs), la LAR est induite par des signaux endogènes provenant des cellules exécutant leur mort programmée durant la HR. Elle concerne des cellules vivantes exprimant de fortes réponses de défense comprenant un effet fortement antimicrobien.

Résistance systémique acquise

La résistance locale induite, qui a lieu autour de la nécrose de la plante causée par la HR, est suivie par une résistance qui se propage systémiquement et se développe dans des parties distales et non affectées de la plante, loin du site attaqué par le pathogène. Cette résistance est appelée **résistance systématique acquise** (en anglais *systemic acquired resistance* (SAR)). C'est donc une résistance qui est généralement induite après l'expression de la HR de la plante hôte, mais elle peut aussi être induite par des traitements chimiques.

C'est une résistance non spécifique qui réduit la sévérité des différentes infections par des pathogènes. Plusieurs dicotylédones et monocotylédones ont montré une SAR, en particulier les cucurbitacées, les solanacées, les légumineuses et les graminées après infection par leurs pathogènes appropriés. Comme exemple, quand les jeunes plantes de concombre sont localement inoculées par *Colletotrichum lagenaria* [*Gloeosporium orbiculare*], il se développe dans ces plantes en quelques jours, une SAR contre de nombreuses autres différentes maladies pendant 4 à 6 semaines. Une période plus longue de résistance est montrée par ces plantes si elles sont inoculées une seconde fois, 2 à 3 semaines après la première inoculation. Ainsi, les plantes pré-inoculées développent des réponses de résistance plus rapides et plus efficaces que les plantes non protégées.

La SAR se distingue par l'accumulation dans le tissu végétal, loin du site attaqué par le pathogène, de protéines PR qui sont sous le contrôle de

plusieurs familles de gènes. Les produits de ces gènes, tels que β-1,3-glucanases, chitinases et protéines riches en cystéine, ont une activité antimicrobienne directe ou sont étroitement liés à certaines protéines antimicrobiennes. Dans certaines combinaisons hôte-pathogène, la SAR induit des activités peroxydase et lipoxygénase aboutissant à la production de dérivés d'acides gras fortement antimicrobiens. La SAR peut aussi réduire très fortement la pénétration du pathogène dans le tissu en dessous des appressories, probablement par la formation de substance du type papille imprégnée de lignine et de silicium.

La SAR peut être induite par plusieurs composés chimiques tels que l'acide arachidonique, l'acide 2,6-dichloroisonicotinique et l'acide salicylique. En particulier, l'acide salicylique qui n'a pas d'activité microbienne, semble être impliqué à la fois dans la HR et la SAR. Cependant, il peut ne pas être, par lui-même, le signal qui induit la SAR, puisque certaines preuves suggèrent qu'un autre signal, nécessitant la présence de l'acide salicylique, est responsable de l'expression de la SAR. Ainsi, l'acide salicylique pourrait être considéré comme une solution pratique pour le contrôle des maladies puisqu'il est impliqué dans la SAR de la plante. Mais ceci n'est malheureusement pas possible car l'acide salicylique n'est pas transporté efficacement dans la plante quand il est appliqué extérieurement et devient rapidement très fortement phytotoxique. Par contre, plusieurs autres composés chimiques, tels que des fongicides comme le **fosétyl-Al**, le **métalaxyl** (Figure 3-11) et certaines **triazoles** Figure 3-12), ont été développés car ils induisent une SAR dans la plante hôte traitée.

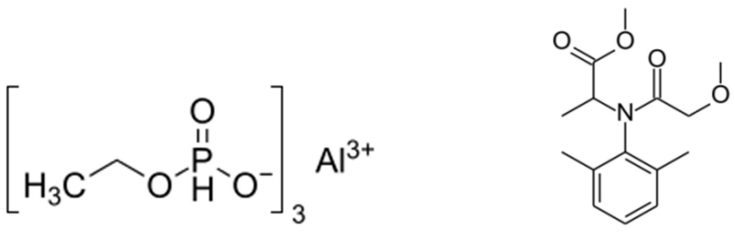

Figure 3-11 : Foséthyl-Al et Métalaxyl

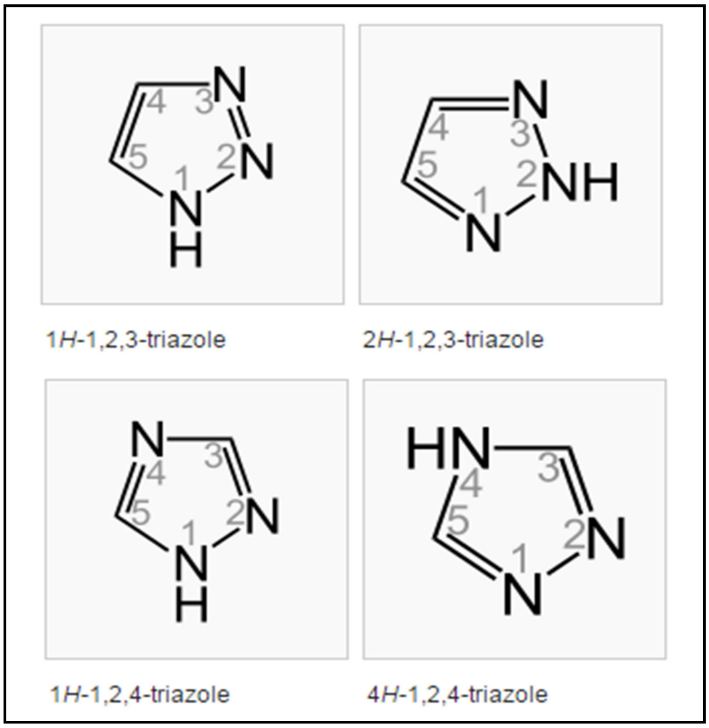

Figure 3-12 : Les triazoles

Une nouvelle possibilité surprenante est que les plantes attaquées par des pathogènes pourraient être capables d'alerter d'autres plantes voisines. Cette idée a reçu un appui expérimental à partir d'un travail sur le tabac inoculé. Pendant la formation des lésions locales, ces plantes libèrent des quantités significatives de salicylate de méthyle, un dérivé volatil de l'acide salicylique. Ce signal aéroporté était suffisant pour induire l'expression des protéines PR dans les plantes saines voisines pour stimuler leur résistance au pathogène. Au champ, il est supposé que dans les populations denses de plantes cultivées, le salicylate de méthyle pourrait s'accumuler à des niveaux capables d'exercer un effet physiologique. Le jasmonate de méthyle volatil dérivant de l'acide jasmonique pourrait aussi jouer un rôle similaire. Ainsi, la génération de signaux volatils pourrait servir comme un système d'alerte précoce qui amorce les voies de défense des plantes non encore attaquées.

Résistance systémique induite

Un nombre considérable de populations de rhizobactéries vivent dans la rhizosphère des plantes et activent chez elles un certain mécanisme de résistance aux pathogènes ; une telle résistance a été appelée **résistance**

systématique induite (*induced systemic resistance* (ISR) en anglais). Ce type de résistance a été observé au départ chez l'œillet contre *Fusarium oxysporum* f. sp. *dianthi* après application de la bactérie *Pseudomonas fluorescens* au niveau de ses racines. Le pathogène et la bactérie n'ayant pas été mis en contact, l'ISR devait se développer systémiquement à travers la plante.

L'ISR est considérée différente de la SAR parce qu'elle n'est pas accompagnée par une accumulation des protéines PR. Dans certains pathosystème, l'induction de l'ISR nécessite l'acide salicylique, dans d'autre, ce sont l'acide jasmonique et l'éthylène qui sont nécessaires.

Immunisation des plantes

Les plantes ne produisent pas d'anticorps et n'ont pas de système d'immunité comme celui de l'homme et des animaux. Cependant, des plantes transgéniques avaient été produites pendant les années 1990. Elles étaient génétiquement modifiées pour incorporer dans leurs génomes des gènes de souris qui produisent des anticorps contre certains pathogènes des plantes. Ces plantes transgéniques produisaient alors des anticorps, appelés planticorps, mais ne montraient qu'une sorte de résistance temporaire contre des pathogènes particuliers.

3 - EFFETS DE LA PATHOGENIE SUR LA PHYSIOLOGIE DE LA PLANTE HOTE

1) Respiration

La respiration permet aux cellules saines de libérer l'énergie sous une forme qui peut être utilisée pour le besoin de divers processus cellulaires, tels que l'activation des enzymes, la synthèse des protéines, l'accumulation et la mobilisation des composés, la croissance et la division des cellules, les réactions de défense, etc… Cette libération d'énergie a lieu par l'oxydation sous contrôle enzymatique des carbohydrates ainsi que les acides gras riches en énergie. Deux étapes caractérisent la respiration : la première étape implique la production du pyruvate après dégradation du glucose suivant soit la voie glylcolytique (appelée aussi glycolyse) soit, moins fréquemment, la voie du pentose ; la seconde étape concerne la dégradation du pyruvate produit en eau et dioxyde de carbone. Ceci est accomplit dans des conditions d'aérobie par une série de réaction (Cycle de Krebs) qui aboutit à la production, à partir d'une molécule de glucose, de six molécules d'eau et six molécules de dioxyde de carbone, avec une libération d'énergie dont presque la moitié est convertie en adénosine triphosphate (ATP) par l'attachement du groupe phosphate (PO_4) à l'adénosine diphosphate (ADP). Cependant, dans des conditions d'anaérobie, le pyruvate produit, par l'intermédiaire de la fermentation, l'acide lactique ou l'alcool. La dégradation du glucose associée à la production de l'ATP est appelée phosphorylation oxydative. L'énergie stockée dans l'ATP est utilisée par toute activité cellulaire après la dégradation de l'ATP en ADP et PO_4.

Dans les plantes infectées par les pathogènes fongiques, l'une des premières fonctions à être affectées est la respiration du tissu de la plante qui s'accroît généralement en vitesse, indiquant que les carbohydrates sont utilisées plus rapidement que dans le tissu sain. L'augmentation majeure dans la vitesse de respiration coïncide d'habitude avec le commencement de la sporulation par le pathogène. Ce temps correspond précisément au

maximum de drainage des éléments nutritifs de l'hôte par le pathogène à cause de l'énergie considérable nécessaire à la production de ses spores.

A cause du besoin accéléré en énergie du tissu infecté de l'hôte, l'accroissement de la respiration est accompagné par de nombreuses autres augmentations en activité et concentration d'enzymes, en accumulation et oxydation de composés phénoliques, en activation de la voie du pentose, en fermentation… Cette augmentation dans la respiration des plantes malades semble être due à un accroissement dans le métabolisme ou probablement à un découplement de la phosphorylation oxydative qui fait que la plante produit l'énergie par l'intermédiaire de la voie du pentose et la fermentation. En particulier, la voie du pentose tend à remplacer graduellement la voie glycolytique dans les plantes infectées bien qu'elle soit une source d'énergie moins efficace.

2) Photosynthèse

La photosynthèse est l'activité physiologique la plus distinctive des plantes vertes. Le fait de capter l'énergie solaire par la chlorophylle et de l'utiliser ensuite pour fixer le dioxyde de carbone dans des composés organiques est la base de la vie sur cette planète. Ainsi, dans les chloroplastes des parties vertes des plantes, le dioxyde de carbone à partir de l'atmosphère et l'eau à partir du sol réunis ensemble, réagissent en présence de la lumière, pour former le glucose avec une libération simultanée d'oxygène.

Tout pathogène qui attaque les tissus aériens verts affecte le rendement de la culture. En général, les effets nocifs des pathogènes peuvent être directement attribués à la destruction des tissus photosynthétiques. C'est le cas de la chlorose, la défoliation, les taches foliaires, les brûlures, les nécroses,… Telle destruction dans les tissus verts réduit l'interception de la radiation solaire et par conséquent la capacité photosynthétique de la plante.

Pour beaucoup de maladies fongiques, cependant, l'activité photosynthétique ne semble pas être affectée à cause d'un phénomène de compensation de la perte en surface dû à un accroissement dans l'efficacité

photosynthétique. Dans d'autres cas, la photosynthèse peut être réduite à cause de l'inhibition, par les toxines des pathogènes, des enzymes qui sont impliquées dans l'activité photosynthétique. Dans nombreuses maladies vasculaires, la photosynthèse est ralentie ou stoppée quand les stomates restent particulièrement fermés et la chlorophylle est réduite. Dans les dernières étapes de la maladie, l'activité photosynthétique peut décroître à moins de 1/4 de sa vitesse normale.

3) Transport de l'eau et des éléments nutritifs

Pour des fonctions physiologiques normales, les cellules des plantes nécessitent une eau abondante et des quantités adéquates d'éléments nutritifs organiques et inorganiques. Après absorption par le système racinaire, l'eau et les éléments nutritifs inorganiques sont d'habitude transportés vers le haut dans les vaisseaux du xylème de la tige, dans les faisceaux vasculaires des pétioles et dans les nervures des feuilles où elles entrent dans les cellules des feuilles. Dans la feuille, les éléments nutritifs inorganiques et une petite partie de l'eau sont utilisés pour synthétiser les diverses substances de la plante. La grande partie d'eau qui reste, s'évapore dans les espaces intercellulaires, puis diffuse dans l'atmosphère à travers les stomates. Après la photosynthèse, la plupart des éléments nutritifs produits dans les cellules de la feuille sont transportés, d'habitude dans les tissus du phloème, et distribués aux cellules vivantes des plantes.

L'interférence du pathogène avec le transport ascendant et descendant des substances aboutit à la privation de quelques ou plusieurs parties de la plante de recevoir ces substances. Ces parties de la plante ne seront plus capables de fonctionner normalement et par conséquent n'offriront plus leurs services ou leurs produits au reste de la plante, causant ainsi la maladie de la plante entière.

Transport ascendant

La destruction des racines par nombreux pathogènes fongiques, tels que les agents de la fonte des semis ou la pourriture racinaire, aboutit à une diminution proportionnelle dans l'absorption de l'eau par ces racines

malades. Quelques pathogènes altèrent aussi la production des poils racinaires.

Certains pathogènes fongiques, tels que *Fusarium* et *Verticillium*, cause les flétrissements vasculaires qui sont les maladies les plus typiques dues à une interférence avec le transport ascendant de l'eau dans les plantes. Les blocages du transport dans le xylème causés par la présence physique du pathogène (mycélium et spores) sont accompagnés par sa sécrétion de polysaccharides et d'enzymes pectinolytiques ; en retour, l'hôte répond par la production de gommes et de mucilages formant des tyloses dans les vaisseaux. Le résultat final est une réduction du flux d'eau qui peut décroitre jusqu'à moins de 5 % de celui des plantes saines.

Alors que dans les vieilles plantes, les vaisseaux affectés deviennent bouchés, dans les jeunes plantes, ces vaisseaux peuvent être détruits ou effondrés quand le pathogène atteint le xylème dans la zone d'infection par des maladies telles que la fonte des semis, les pourritures des tiges et les chancres. Pour certaines maladies telles que la hernie du chou causée par *Plasmodiophora brassicae*, les cellules des plantes s'agrandissent et prolifèrent autour du xylème et exercent une pression sur les vaisseaux du xylème aboutissant souvent à leur écrasement et leur dislocation.

Le flétrissement est un symptôme commun dans les plantes malades causé par une perturbation dans l'économie d'eau. Cette perturbation peut être due, non seulement à l'interférence dans l'absorption de l'eau par les racines ou le transport de l'eau dans les vaisseaux du xylème, mais aussi à la transpiration qui est d'habitude augmentée. Cet effet est causé par les pathogènes qui endommagent les couches superficielles de la feuille et accroissent ainsi la transpiration cuticulaire, augmentant alors la vitesse de perte d'eau. Le dégât de cette sorte est généralement limité à la phase de sporulation des pathogènes qui déchirent les couches superficielles de l'hôte avant de libérer les spores. Les rouilles, le mildiou et la tavelure du pommier sont des exemples de maladies où une grande portion de la cuticule et de l'épiderme est détruite, entraînant une perte incontrôlée d'eau à partir des zones affectées.

Transport descendant

Après la photosynthèse, les éléments nutritifs organiques produits dans les cellules des feuilles se déplacent dans les tubes du phloème où ils sont transportés vers le bas et entrent alors dans les cellules non photosynthétiques pour être utilisés ou dans les organes de stockage pour être stockés. Certaines ou toutes les étapes du transport descendant peuvent être perturbées par les pathogènes. C'est le cas de certaines maladies, telles que les rouilles et le mildiou, dont les pathogènes provoquent une accumulation des éléments nutritifs dans les zones envahies.

4) Perméabilité des membranes plasmiques

A cause de ses propriétés semi-perméables, la membrane plasmique régule le passage des ions et des molécules organiques vers et à partir de la cellule. Cette membrane a une structure complexe et dynamique qui maintient un environnement intracellulaire favorable au métabolisme.

Les pathogènes provoquent des changements dans la perméabilité de la membrane plasmique à l'aide de leurs toxines et enzymes. Parmi ces modifications, la perte d'électrolytes (des ions et molécules solubles dans l'eau) à partir de la cellule est l'un des changements les plus communément observés.

5) Transcription et traduction

Dans la biologie de la cellule normale, la transcription de l'ADN cellulaire en ARNm et la traduction de l'ARNm pour produire les protéines sont les deux processus les plus importants et les plus contrôlés.

Dans beaucoup de maladies, telles que les rouilles et l'oïdium, les pathogènes affectent le processus de transcription en changeant la composition, la structure ou la fonction de la chromatine associée à l'ADN cellulaire de la plante. Dans d'autres maladies, il y a un accroissement dans les niveaux de l'ARN ou dans l'activité des ribonucléases qui dégradent l'ARN.

L'infection des tissus des plantes est généralement associée à un accroissement dans l'activité de nombreuses enzymes. Plusieurs protéines

sont produites *de novo* et ceci nécessite des niveaux élevés des activités de transcription et de traduction.

6) Croissance

La déviation des éléments nutritifs et la destruction des tissus par les pathogènes entraînent d'habitude une moindre performance des plantes hôtes. La croissance et le développement de l'hôte sont affectés à des niveaux plus ou moins importants. Les symptômes tels que les galles, les tumeurs, la ramification excessive, l'épinastie foliaire, l'induction anormale des racines adventices et l'abscission foliaire prématurée sont tous associés à des changements dans le contrôle de la croissance et la différenciation des plantes. Tels changements dans les activités de la plante hôte sont dus à leur infection par les pathogènes.

7) Reproduction

Plusieurs champignons pathogènes ont un effet négatif direct sur la reproduction des plantes en attaquant ou en tuant les fleurs, les fruits ou les semences. Ils peuvent aussi agir indirectement en interférant ou en inhibant la production de ces organes.

BIBLIOGRAPHIE

Agrios G.N., 2005 - Plant Pathology. 5th Ed., Elsevier Academic Press, Massachusetts, USA, 922 p.

Alexopoulos C. J., Mims C. W. & Blackwell M., 1996 - Introductory Mycology. 4th Ed., Wiley, New York, USA, 868 p.

Carlile M. J., Watkinson S. C. & Gooday G. W., 2001 - The Fungi. Academic Press, UK, 588 p.

Djébali N., 2011 - Les mécanismes de défense contre les maladies chez les plantes: De la reconnaissance aux réactions de défense. Centre de Publication Universitaire, Tunisie, 167 p.

Kendrick B., 2000 - The Fifth Kingdom. 3rd Ed., Massachusetts, USA, 386 p.

Kew R.B.G., 2015 - <www.indexfungorum.org>.

Kiffer E. & Morelet M., 1997 - Les Deutéromycètes. INRA Editions, France, 306 p.

Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W. & Stalpers J.A., 2011 - Dictionary of the Fungi. 10th Ed., CABI, UK, 771 p.

Lepoivre P., 2003 - Phytopathologie. Editions De Boeck Université, Belgique, 427 p.

Moore-Landecker E., 1996 - Fundamentals of the Fungi. 4th Ed., Prentice-Hall Inc., New Jersey, USA, 574 p.

Nasraoui B., 2006 - Les champignons parasites des plantes cultivées (*avec version anglaise sur CD*). Centre de Publication Universitaire, Tunisie, 456 p.

Prell H. H. & Day P. R., 2001 - Plant-Fungal Pathogen Interaction. Springer, Germany, 214 p.

Strange R. N., 2003 - Introduction to Plant Pathology. Wiley, UK, 464 p.

Ce livre sur les champignons et pseudo-champignons pathogènes des plantes cultivées contient trois grandes parties : Biologie, Nouvelle systématique et Interaction pathologique. Il s'agit d'une mise à jour qui reprend fondamentalement la systématique des champignons supérieurs à la lumière d'innombrables études moléculaires qui ont finalement permis d'appliquer une classification normale sur ces champignons, comme tous les autres organismes vivants, et d'abandonner ainsi la classification phénotypique artificielle des anamorphes qui n'ont pas des téléomorphes connus. Maintenant, tous ces anamorphes sont liés phylétiquement à leurs groupes téléomorphiques même si les téléomorphes eux-mêmes ne sont pas rencontrés dans la nature. Cette même approche moléculaire a aussi permis de réarranger la systématique des champignons et pseudo-champignons sur la base des génotypes et non pas des phénotypes qui sont très influencés par l'environnement. En dehors de l'actualisation de la systématique, ce livre met à jour aussi la biologie des champignons et pseudo-champignons phytopathogènes ainsi que leurs interactions avec leurs plantes hôtes.

Prof.Bouzid Nasraoui. Né en 1957 à Thala,Tunisie. Diplômé Docteur d'Etat en 1992,Belgique. En Tunisie: Professeur de Phytopathologie depuis 2000,ancien Directeur de l'ESAK,Le Kef,Université de Jendouba,ancien Directeur Général de la Protection des Cultures au Ministère de l'Agriculture et depuis 2012,Professeur à l'INAT,Université de Carthage,Tunis

978-3-639-54454-1