

FRANÇOIS LE TACON
JEAN-PAUL MAURICE

L'ODYSSÉE DES CHAMPIGNONS



éditions
Quæ

L'odyssée des champignons

Éditions Quæ
RD 10
78026 Versailles Cedex
www.quae.com

ISBN (papier) : 978-2-7592-3053-2
ISBN (PDF) : 978-2-7592-3054-9
ISBN (ePub) : 978-2-7592-3055-6

© Éditions Quæ, 2019

Le Code de la propriété intellectuelle interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique, et est sanctionné pénalement. Toute reproduction, même partielle, du présent ouvrage est interdite sans autorisation du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20 rue des Grands-Augustins, Paris 6^e.

François Le Tacon
Jean-Paul Maurice

L'odyssée des champignons

Éditions Quæ

Table des matières

Remerciements	6
Un monde à découvrir	9

CHAPITRE 1

À LA CONQUÊTE DES TERRES ÉMERGÉES	19
Les premiers colonisateurs des continents	20
Une nouvelle association pour sortir des eaux	30
La poursuite de la conquête des continents	32

CHAPITRE 2

DES CHAMPIGNONS ET DES HOMMES : COMMENT EN TIRER PARTI ?	57
L'amadouvier a-t-il servi à maîtriser le feu ?	57
La manne de la Bible était-elle un champignon ?	59
Indispensables levures	61
Des moisissures aussi utiles que les levures	67
Des champignons qui se cultivent	76
Des champignons rebelles à la culture	98
De nouveaux carburants grâce aux champignons ?	106
Des champignons dévoreurs de plastique ?	107

CHAPITRE 3

DES CHAMPIGNONS ET DES HOMMES : MENACES RÉCIPROQUES	109
Menaces sur la flore fongique	109
Des espèces qu'il faut craindre	115
 Un monde fascinant aux multiples facettes	 133
Pour en savoir plus	137
Glossaire	141

Remerciements

Nos remerciements les plus sincères vont à Anne-Lise Prodel, qui a eu l'idée de cet ouvrage et nous a guidés tout au long de la rédaction. Anne-Lise Prodel a effectué une relecture très attentive et rigoureuse de l'ensemble du manuscrit avec Véronique Véro et Florian Berrouet que nous remercions vivement, ainsi que Claire Aujeau et Gwendolin Butter pour la mise en page.

Nos remerciements vont également à ceux qui ont participé à la relecture de divers chapitres : N'Golo Abdoulaye Koné, Alain Gerault, Pascal Frey, Jean Pinon et Benoît Marçais.

Un grand merci à tous ceux qui nous ont fourni des photographies inédites : Rodolfo Bizarria Junior, Bernard Clesse, Philippe Clowez, Patrick Chapon, Jean-Pierre Dechaume, Jean-Luc Fasciotto, Jacques Guinberteau, N'Golo Abdoulaye Koné, Narcis Marcau, Maria Jesus Sutta Martianrena, Claude Page, Pierre Sourzat, Patrice Tanchaud, Jean-Christophe Ragué et Arthur Schüßler.

Nous remercions également les auteurs des photographies provenant de la photothèque de l'Inra : Jean-Claude Druart, Julien Gibon, Jacques Guinberteau, Micheline Rousseau, Imre Vegh, Jean Pinon, Yvon Bugaret, Pascal Frey, Jean Laborde, Jean-Marc Olivier, Veronica Pereda, Micheline Rousseau, Marc Fouchard et Anne-Sophie Walker.

Nous adressons nos remerciements à tous nos collègues et amis de l'UMR 1136, Interactions Arbres/Microorganismes, Inra et université de Lorraine, dont les fructueuses discussions ont été essentielles dans l'élaboration de cette fresque.





Un monde à découvrir

Nous connaissons tous le très familier champignon de Paris, qui apparaît – en vrac ou conditionné – sur les marchés ou dans les grandes surfaces, quelle que soit la saison. Qui n’a pas été intrigué par les myriades de chapeaux surgissant à l’automne quand il pleut ? Chacun sait que certains d’entre eux peuvent être mortels s’ils sont consommés, alors que d’autres sont appréciés pour leurs qualités culinaires. Mais peu de personnes savent distinguer les champignons toxiques des comestibles ; et heureusement, beaucoup s’abstiennent d’en cueillir en forêt. Cependant, quelques champignons mythiques sont connus de tous, au moins de réputation, comme les cèpes ou les truffes. Les expressions populaires « pousser comme un champignon » ou « ville-champignon » résument bien une de leurs caractéristiques : leur rapidité de croissance (tandis qu’« appuyer sur le champignon » n’a rien à voir avec l’objet de notre livre !). Mais en dehors de ces quelques notions, le monde des champignons reste un grand inconnu pour la plupart d’entre nous. Bolets Satan, ronds de sorcières... : c’est un monde qui inspire souvent la crainte, par les noms attribués à certaines espèces ou des comportements particuliers. Et que dire du champignon atomique qui inspire la terreur ! La nature même de ces êtres vivants reste incomprise : trop souvent, les champignons sont encore considérés comme des plantes alors qu’ils n’y sont pas apparentés. Ils forment un règne à part, le règne fongique ou *Fungi*, et sont d’ailleurs, par leur mode d’alimentation, plus proches des animaux que des végétaux. Dépourvus de chlorophylle, ils doivent, comme les premiers, s’alimenter à partir de matière organique morte ou vivante. Ce qui caractérise les champignons, ce n’est pas tant les chapeaux – dont certains seulement, tels les champignons de Paris, se coiffent lorsqu’ils se reproduisent – que le mycélium*, qui est pérenne et le plus souvent invisible. Il est constitué de filaments pluricellulaires qui permettent aux champignons de développer une très grande surface de contact avec les substrats dont ils se nourrissent. Mais tous n’ont pas cette structure. Certains, comme les levures, ne produisent que des cellules isolées sphériques.

La diversité des champignons est considérable. Nous ne savons pas combien d’espèces vivent sur notre planète. Entre 100 000 et 200 000 d’entre elles ont été décrites... mais il en existe probablement plus d’un million, voire plusieurs millions ! Leur rôle et leurs propriétés sont aussi mal perçus. Si la levure du boulanger ou la levure de bière parlent à la plupart d’entre nous, peu savent qu’il s’agit de champignons. La pénicilline est connue de tous ; son histoire l’est un peu moins, et son origine fongique est maintenant presque oubliée. Mais les champignons produisent d’innombrables molécules aux propriétés autres qu’antibiotiques : antioxydantes, antitumorales, antivirales ou encore anti-inflammatoires. Seule une très faible proportion de ces métabolites* est connue, et beaucoup d’espoirs reposent sur leur exploitation potentielle.



Toile d'araignée ? Non, mycélium de pézize (champignon ascomycète) dans un sol...

D'autres champignons pourraient être mis à profit pour restaurer l'environnement. Comment ? Grâce à leur faculté à accumuler des métaux. Cette particularité a fait l'objet de nombreuses recherches dans le domaine de la dépollution des sols. Mais le peu de résultats obtenus dans la pratique laisse à penser que les possibilités de valorisation ont été surévaluées... De même, il n'est pas impossible que certains champignons puissent être utilisés pour éliminer des déchets plastiques. Cependant, du laboratoire à la vie quotidienne, le chemin est semé d'embûches !

En dehors de leur contribution au bien-être de l'humanité, les champignons peuvent aussi provoquer d'énormes ravages dans les cultures, aux conséquences terribles comme la Grande Famine en Irlande à partir de 1845. Ils sont également à l'origine de maladies graves chez les animaux ou l'homme, comme les candidoses, des mycoses dont la fréquence a été multipliée par le déficit immunitaire lié à l'infection par le VIH.

Le rôle que jouent les champignons dans le fonctionnement de l'écosystème Terre reste largement ignoré. La biomasse fixée chaque année par la photosynthèse* des végétaux terrestres est considérable. Le carbone ainsi produit doit être recyclé presque complètement, sous peine d'aboutir rapidement à un épuisement du stock de gaz carbonique de l'atmosphère et à l'arrêt de la vie sur terre. Il n'en existe en effet que quelques années de réserve. Qui sont alors ces recycleurs ? Ce sont tous les organismes vivants qui respirent en utilisant l'oxygène de l'air ou dissous dans l'eau. Les végétaux eux-mêmes respirent, et contribuent à recycler eux-mêmes

* Les termes suivis d'un astérisque à la première occurrence sont définis dans le glossaire p. 141.

une petite partie du carbone qu'ils ont fixé par photosynthèse. Mais ce sont ceux qui vivent aux dépens de la matière organique produite par les végétaux, à savoir les bactéries, les animaux et les champignons, qui sont les plus grands recycleurs. Les champignons sont de très loin les plus efficaces, car ils sont les seuls à pouvoir dégrader les lignines, biomolécules parmi les plus répandues sur terre. Les lignines, avec la cellulose* et les hémicelluloses*, sont des composants des cellules végétales qui assurent leur rigidité. Les arbres, et dans une moindre mesure les plantes herbacées, produisent de la lignine en quantité considérable. Contrairement à la cellulose ou aux hémicelluloses, les lignines sont très résistantes à la dégradation microbienne... et les bactéries n'ont qu'un pouvoir limité de dégradation. Les champignons, au contraire, possèdent tout un arsenal enzymatique leur permettant de dégrader complètement les lignines.

Sans les champignons, d'énormes quantités de bois, de feuilles, de paille ou de divers autres débris végétaux s'accumuleraient sur terre. Le gaz carbonique nécessaire à la photosynthèse disparaîtrait de l'atmosphère et la vie s'arrêterait. Lorsque ces champignons dévoreurs de lignine n'étaient pas encore apparus, une biomasse considérable s'est accumulée sous forme de charbon, de lignite ou de pétrole que nous utilisons actuellement : c'est la bien nommée période du Carbonifère (– 359 à – 299 millions d'années), après laquelle les champignons lignivores se sont développés et ont permis à l'écosystème terrestre de retrouver un nouvel équilibre par recyclage des lignines et donc du carbone.

Mais ce que l'on sait encore moins, c'est le rôle que les champignons ont joué dans la colonisation des terres émergées. Ils se sont d'abord alliés à des cyanobactéries, capables d'utiliser le gaz carbonique et l'azote de l'air pour former des lichens primitifs. Il y a environ un milliard d'années, ces lichens primitifs ont ainsi pu s'installer sur les roches volcaniques émergées. Plus tard, aux environs de – 450 millions d'années, les mêmes champignons primitifs ont permis aux premières plantes de quitter les lagunes et de coloniser la terre ferme, comme le montrent les associations symbiotiques de la flore silicifiée de Rhynie, en Écosse, datant de – 407 millions d'années. Les animaux ont suivi les plantes, et c'est ainsi que se sont constitués les premiers écosystèmes terrestres, qui ont progressivement évolué et donné naissance à la vie dans toute sa diversité que nous sommes encore loin de complètement connaître. Depuis, ces champignons primitifs très discrets, invisibles, jouent toujours le même rôle, en assurant la nutrition minérale de la majorité des plantes y compris les plantes cultivées. D'autres sont apparus et les ont remplacés chez les arbres des régions tempérées ou chez les lichens, dont la diversité est extrême et dont le rôle dans les écosystèmes terrestres reste méconnu.

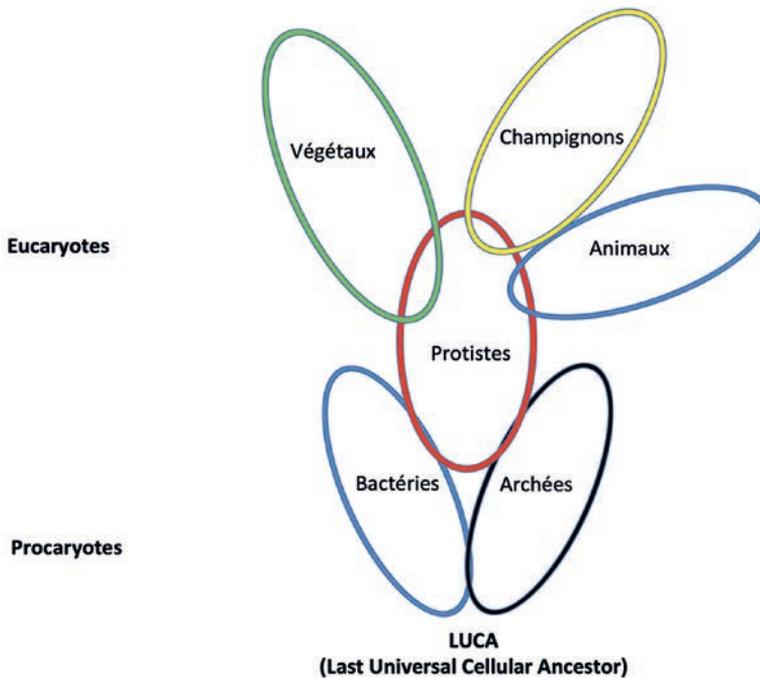
Les champignons sont donc à l'origine de la colonisation des terres émergées par la vie, et la préservent en assurant un rôle essentiel dans l'équilibre de tous les écosystèmes terrestres. C'est cette fabuleuse odyssée que cet ouvrage tente de retracer.

Un nouveau règne

Théophraste (vers 372-287 av. J.-C.), dans un célèbre ouvrage sur l'histoire des plantes, est un des premiers à décrire les champignons, qu'il considérait comme des plantes bien que sans racines ni tiges, sans branches ni bourgeons, sans feuilles, sans fleurs ni fruits. Il distinguait les

champignons souterrains comme les truffes (*hydnon*), les champignons à pied et chapeau (*mykès*), les pézizes (*peziz*) et des champignons mal définis (*keraunion*). Cette idée de l'appartenance des champignons au règne des plantes a longtemps prévalu, même si beaucoup de scientifiques à diverses époques ont considéré qu'il n'en était rien. En 1969, Robert Harding Whittaker met fin aux polémiques en distinguant cinq règnes dont celui des mycètes ou champignons. Il était jusqu'alors admis que le phylum* des végétaux s'était différencié du phylum commun aux animaux et aux champignons vers – 1,5 milliard d'années et que les animaux se seraient séparés des champignons il y a environ un milliard d'années. Des découvertes récentes en Afrique du Sud laissent à penser que l'origine des champignons pourrait être beaucoup plus ancienne, vers – 2,4 milliards d'années peut-être.

Si les champignons sont immobiles comme les végétaux, ils sont dépourvus de chlorophylle et, comme les animaux, s'alimentent à partir de matière organique morte ou vivante. Mais – différence essentielle avec les animaux, en dehors de leur absence de mobilité – ils sont dépourvus d'estomac et digèrent les matières organiques à l'extérieur d'un réseau de filaments très étendus (ou mycélium) en sécrétant de puissantes enzymes, dont certaines sont capables



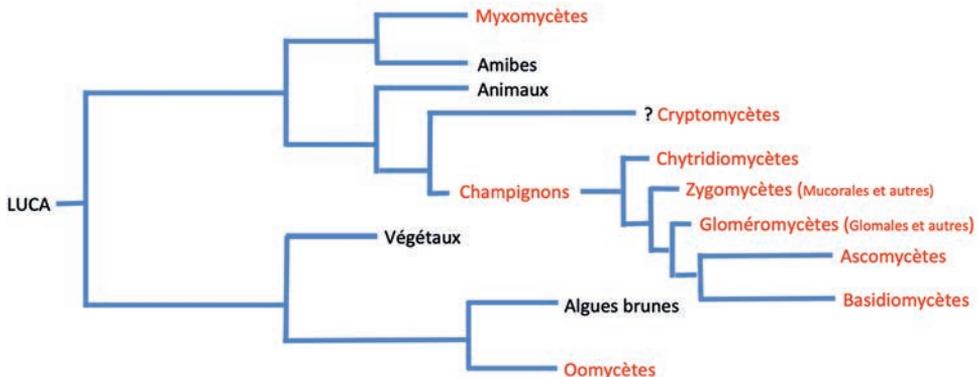
Conception généralement admise, mais très simplifiée, du monde vivant : deux domaines, les Procaryotes (Bactéries et Archées) et les Eucaryotes, avec quatre règnes, les protistes, les végétaux, les champignons et les animaux.

de digérer la lignine et donc le bois. Pour acquérir les substances nutritives dont ils ont besoin, les champignons ont trois possibilités : vivre uniquement aux dépens de la matière organique provenant d'organismes morts – ce sont les décomposeurs ; vivre aux dépens d'un autre organisme vivant, animal ou végétal – ce sont les parasites, qui peuvent tuer leurs victimes ; enfin, d'autres s'associent à des végétaux ou des cyanobactéries, plus rarement à des animaux, en fournissant à leurs partenaires différents composés ou éléments en échange d'un peu de carbone organique : ce sont les symbiotes*.

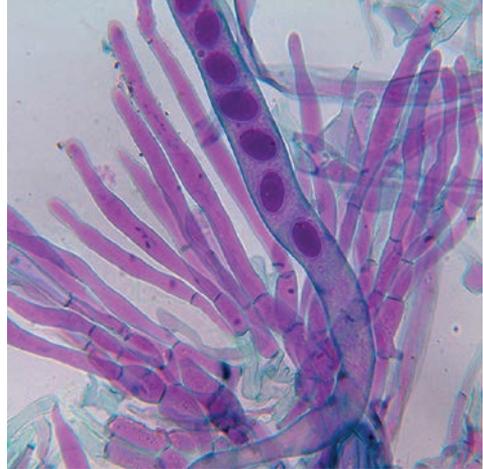
Si la création d'un règne des champignons a permis une certaine clarification, la réalité est plus complexe. Certains de ceux que l'on a longtemps considérés comme des champignons ne le sont pas ! On distingue maintenant les champignons vrais (ou – au sens strict – qui auraient tous la même origine, ce qui n'est pas non plus complètement certain) et plusieurs autres ensembles aux origines très différentes. Les premiers, dont les parois sont constituées de chitine* comme la cuticule des insectes ou la carapace des crustacés, sont subdivisés en cinq ensembles aux noms un peu barbares.

Les chytridiomycètes* vivent dans l'eau et ont des spores munies d'un flagelle leur permettant de nager et d'assurer ainsi leur dispersion. Ce sont les ancêtres de tous les autres vrais champignons. Ils occupent en effet toujours une position de base dans les arbres phylogénétiques, ce qui laisse à penser qu'ils constituent un des socles évolutifs d'où ont émergé les autres classes de champignons.

On trouve ensuite deux autres ensembles un peu moins primitifs : les zygomycètes*, dont les spores ne sont plus flagellées et dont les hyphes* (filaments mycéliens) ne sont pas séparés par des cloisons, et les glomérormycètes, qui ont les mêmes caractéristiques mais sont tous symbiotiques. Les zygomycètes sont des champignons très discrets, microscopiques, mais très divers.



Arbre phylogénétique simplifié du monde vivant. En rouge, les organismes étudiés par les mycologues. Les oomycètes et les myxomycètes ne font pas partie des champignons au sens strict.



À gauche : un élégant ascomycète, l'helvelle (*Helvella crispa*).

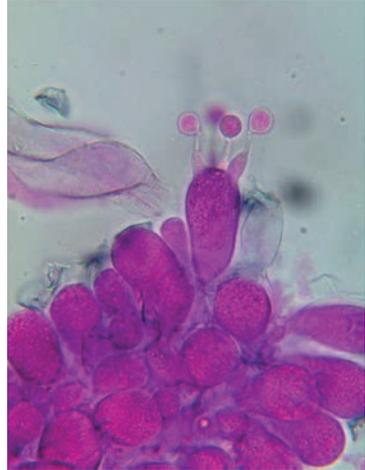
À droite : les spores des ascomycètes, comme ici chez les morilles en violet foncé, sont produites dans des sacs appelés asques. Les asques contenant les spores se développent parmi des filaments stériles, les paraphyses* (en violet clair). © Philippe Clowez.

Les plus connus appartiennent au genre *Mucor* qui comprend de nombreuses moisissures, responsables de pourritures mais parfois très utiles pour la fabrication des fromages ou pour l'industrie pharmaceutique. Les gloméromycètes sont encore plus discrets, invisibles à l'œil nu mais d'une importance capitale pour la vie des plantes. Sans eux, elles n'auraient pu coloniser les continents ni s'y développer.

Enfin, il existe deux ensembles de champignons dits supérieurs, beaucoup mieux connus par leurs fructifications : les ascomycètes*, dont les spores sont produites à l'intérieur de sacs (les asques*), comme les truffes, les morilles ou les helvelles, et les basidiomycètes*, dont les spores le plus souvent dispersées par le vent sont produites à l'extrémité de cellules spécialisées, les basides*. Citons les agarics, les bolets ou les amanites, dont le chapeau est caractéristique.

D'autres ensembles aux noms aussi barbares, autrefois considérés comme des champignons, en sont maintenant exclus, comme les myxomycètes ou les oomycètes*. Les premiers forment l'un des plus grands groupes du phylum des *Amoebozoa* (ou amibozoaires, ou amibes). Les seconds sont essentiellement aquatiques, possèdent des spores flagellées mobiles comme les vrais champignons primitifs, mais leurs parois cellulaires sont constituées de cellulose comme celles des végétaux. Ces oomycètes dériveraient des algues brunes et non de l'ancien phylum commun aux champignons et aux animaux. Par commodité, nous les considérerons comme des pseudo-champignons, sans faire de différence avec les champignons au sens strict.

Enfin, d'autres formes de pseudo-champignons dépourvus de chitine ont été découverts récemment en milieu aquatique, les *Cryptomycota**. Cet ensemble occupe aussi une position de base dans les arbres phylogénétiques.



À gauche : un basidiomycète dangereux, *Clitocybe dealbata*, qui peut être confondu avec plusieurs champignons comestibles. © Jean-Pierre Dechaume.

À droite : les spores de basidiomycètes, comme ici chez le lentin tigré, sont produites au sommet d'une cellule particulière, la baside, qui présente quatre pointes (ou stérigmates) portant les spores (ou basidiospores). © Philippe Clowez.

Nés dans les océans

Il est généralement admis que la vie est née dans les océans. Des organismes vivants primitifs, appelés progénotes, y seraient apparus il y a environ quatre milliards d'années, en l'absence d'oxygène. Dans des schistes du Groenland vieux de 3,7 milliards d'années, de la matière organique possède une signature isotopique $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ identique à celle caractéristique des organismes vivants actuels... Le mode de fonctionnement de ces premiers organismes vivants aurait été de type saprotrophe*, par consommation d'une soupe riche en composés organiques, ne provenant pas de la photosynthèse, qui était alors inconnue, mais de réactions chimiques dites abiotiques, c'est-à-dire s'effectuant sans êtres vivants. Autre hypothèse : ces premiers être vivants auraient été lithotrophes* ou chimiotrophes*. Autrement dit, l'énergie qui leur était nécessaire leur aurait été fournie par des composés minéraux comme l'hydrogène sulfuré ou le méthane.

À la fin du xx^e siècle est apparu le concept d'ancêtre commun universel à toutes les formes de vie, LUCA de son petit nom (*Last Universal Cellular Ancestor*). Mais LUCA est loin de faire l'unanimité ! Il pourrait ne pas avoir été une simple entité, mais une communauté de progénotes adaptés à des situations très diverses. De cette communauté auraient émergé les trois grands domaines actuellement reconnus : les Archéobactéries (ou Archées), les Bactéries et les Eucaryotes. Les Eucaryotes comprennent les végétaux, les animaux, les champignons et les protistes – autrement dit, les organismes à cellules possédant un véritable noyau, au contraire des Archées et des Bactéries dont l'ADN* n'est pas séparé du cytoplasme par une membrane. La photosynthèse semble dater d'au moins 3,5 à 3,8 milliards d'années ; mais on ignore quand

Un mode très particulier de croissance

Les hyphes sont des filaments invisibles à l'œil nu de plusieurs centimètres de long et de très faible diamètre, équivalent à celui d'une cellule, c'est-à-dire quelques microns. Ils peuvent s'agréger ou s'anastomoser et former des cordons (ou rhizomorphes*) qui deviennent alors visibles. Chez les champignons, ces hyphes agrégés forment le mycélium. Si les hyphes sont une des caractéristiques essentielles des champignons, tous n'en possèdent pas. C'est le cas des levures, qui forment des cellules sphériques se développant en colonies. Les hyphes ne sont pas non plus l'apanage des seuls champignons ! Il existe en effet des bactéries filamenteuses comme les actinomycètes ou les streptomycètes. Les oomycètes possèdent aussi des hyphes. De même, la structure interne de certaines algues comme les laminaires peut être constituée de filaments assimilables à des hyphes.

Les hyphes des champignons supérieurs, ascomycètes et basidiomycètes, sont constitués de cellules mises bout à bout, homocaryotiques (un seul noyau et éventuellement plusieurs noyaux identiques par cellule) ou dicaryotiques* (deux noyaux génétiquement différents par cellule) : on les dit septés. Tandis que les champignons inférieurs sont constitués d'une seule cellule allongée contenant plusieurs noyaux identiques ou différents. Qu'ils soient septés ou non, les hyphes s'allongent toujours par leur apex et ne se divisent pas comme chez les cellules animales ou végétales. Chez les hyphes septés, il se forme des cloisons à leur extrémité. Par contre, les noyaux se divisent et à la faveur de processus complexes, l'un d'eux migre dans la partie distale nouvellement cloisonnée.

Si l'on en croit les structures fongiques des formations basaltiques d'Ongeluk, le mode de croissance par hyphes des champignons serait très ancien et pourrait dater de leur apparition dans les océans. Néanmoins, certains comme les levures ont conservé le mode de division ancestral par cellules. D'autres, plus rares, passent alternativement par les stades d'hyphes et de cellules ordinaires. Enfin, chez les lichens ou les fructifications de champignons supérieurs, les hyphes peuvent s'agglomérer et former des tissus plus ou moins compacts ou des croûtes.

elle a commencé à produire de l'oxygène. Ce sont des cyanobactéries qui ont pu accomplir cette tâche, réaliser cette photosynthèse et ainsi fixer le gaz carbonique de l'air. La photosynthèse s'est déroulée pendant très longtemps en conditions anoxiques*. En effet, l'oxygène libéré était immédiatement utilisé pour oxyder d'énormes quantités de fer. Il a probablement commencé à s'accumuler dans l'atmosphère il y a deux milliards d'années, à partir du moment où il n'y avait plus de fer à oxyder... Les cyanobactéries phototrophes* ont dû s'adapter à ces nouvelles conditions et mettre en place un système de protection contre l'oxygène. Les véritables eucaryotes sont nés il y a 2,8 à 2,4 milliards d'années. Ils résultent de la symbiose* entre des eucaryotes primitifs et des bactéries qui ont donné naissance aux mitochondries. Ces dernières sont des unités qui fabriquent l'énergie nécessaire au fonctionnement de la cellule. Elles possèdent encore des gènes, un métabolisme et des caractéristiques biochimiques proches de certaines bactéries libres. Plus tard, il y a peut-être deux milliards d'années, une nouvelle endosymbiose* entre un eucaryote à mitochondries et des cyanobactéries a donné naissance à de nouveaux organismes disposant de chloroplastes capables de photosynthèse : les algues vertes et les algues brunes. L'histoire est cependant encore plus complexe. En effet, lors de la photosynthèse intervient une enzyme qui provient d'une autre endosymbiose avec des archées.

Jusqu'à très récemment, on estimait que les premiers champignons du genre *Tappania* étaient apparus dans les océans aux environs de – 1,4 milliard d'années. Mais la découverte en Afrique du Sud de structures fongiques dans les formations basaltiques d'Ongeluk vieilles de 2,4 milliards d'années suggère que les champignons seraient apparus beaucoup plus tôt dans les océans. Quelle était la nature de ces champignons primitifs ? Nous pouvons supposer qu'ils étaient apparentés aux actuels chytridiomycètes, qui vivent toujours en milieu aquatique, ou à certains zygomycètes. Les fossiles découverts présentent bien des similitudes avec les champignons actuels. Ils sont caractérisés par un développement considérable de filaments de 2 à 12 microns de diamètre, pouvant former des branches et ainsi se ramifier. Cette structure mycélienne, que l'on ne rencontre que chez les champignons ou quelques bactéries filamenteuses, a des propriétés particulières : la longueur des filaments et leur faible diamètre (quelques microns) assurent une grande surface contact avec le milieu, ici l'eau des océans. Il y a au moins deux milliards d'années, les composés organiques accessibles à ces champignons primitifs devaient être des substances solubles issues de la décomposition des cyanobactéries mortes. Pour y avoir accès, les champignons primitifs ont développé une surface maximale d'absorption. Cette propriété acquise dans un environnement liquide allait paradoxalement permettre aux champignons d'accéder au milieu terrestre en association avec des phototrophes, d'abord avec des cyanobactéries, puis avec des végétaux.

Mais si les champignons sont sortis des eaux et ont conquis les continents, certains n'ont pas quitté les océans, et d'autres y sont retournés après un long séjour sur les terres émergées. Les champignons des milieux marins sont encore mal connus, malgré de nouvelles méthodes d'investigation. À peine commençons-nous à appréhender leur diversité et leur rôle dans les écosystèmes marins, depuis le littoral jusqu'aux grands fonds. Comme on pouvait s'y attendre, les eaux marines ou les eaux douces hébergent des chytridiomycètes et des *Cryptomycota*, autrement dit des champignons ou des pseudo-champignons primitifs, qui ont toujours vécu en milieu aquatique et sont essentiellement des parasites d'algues, de protistes ou d'animaux. Ils ont été rejoints par d'autres parasites, des ascomycètes et des basidiomycètes, qui se sont différenciés plus tard sur les continents avant de retourner en milieu aquatique.

Certains de ces champignons supérieurs revenus en milieu marin, en particulier des levures, ont une activité saprotrophe importante dans les niveaux planctoniques, et libèrent par leurs actions enzymatiques de nombreux composés solubles qui sont recyclés par d'autres organismes. D'autres sont capables de dégrader les structures solides, calcaires ou non, construites par des animaux marins (mollusques) ou par des protistes (foraminifères). D'autres peuvent décomposer la lignine ou la cellulose, en particulier dans les zones à mangrove, malgré une faible disponibilité en oxygène.

Les champignons des milieux aquatiques, qu'ils soient primitifs ou plus évolués, sont cependant beaucoup moins abondants et divers que les champignons terrestres car ils n'ont pas à recycler d'énormes quantités de lignine ou de cellulose comme en milieu terrestre. La matière organique générée par l'activité du phytoplancton ou des algues ne contient pas ou ne contient que très peu de lignine ou de cellulose et est donc facilement dégradable par les bactéries. Enfin, l'état symbiotique n'est pas en milieu aquatique aussi important qu'en milieu terrestre, comme nous le verrons.

