

La mycologie au début du 21^{ème} siècle : crise et renouveau

Philippe Silar^{1,2}

¹ Université Paris Diderot, Sorbonne Paris Cité, Institut des Énergies de Demain (IED), case courrier 7040, 75205 Paris Cedex 13, France

² Université Paris Sud, Institut de Génétique et Microbiologie, UMR 8621, Bât 400, 91405 Orsay Cedex, France

Auteur correspondant : Philippe Silar, philippe.silar@univ-paris-diderot.fr

Reçu le 14 mai 2013

Résumé – Malgré leur importance, tant au niveau du fonctionnement global de la biosphère, que de l'industrie, de l'agriculture et de la santé humaine et animale, les champignons sont largement sous-étudiés et pas seulement en France. Plus inquiétant, ils sont sous-représentés dans les cursus d'enseignement aussi bien dans le primaire et le secondaire qu'à l'université, perpétuant ainsi la mycologie en tant que science confidentielle. Pourtant, il est probable que cette discipline connaîtra sous peu un nouvel essor alimenté par la prise de conscience de la part de nombreux collègues de l'impact croissant des champignons sur nos sociétés, par l'organisation de la recherche que les mycologues ont mise en place et par la facilité avec laquelle les génomes fongiques sont séquencés. Ce renouveau permettra le développement de stratégies globales pour comprendre leur organisation et leur fonctionnement. Il sera également utile de mettre en place des stratégies pour utiliser ces séquences dans divers processus industriels et médicaux, en particulier ceux qui visent à répondre à l'augmentation des mycoses dans le milieu hospitalier ou à la crise énergétique à venir.

Mots clés : Mycologie en crise / champignons et biosphère / champignons et sociétés humaines / phylogénie moléculaire / génome fongique

Abstract – Mycology in the 21st century: crisis and revitalization.

Although they are key players in the biosphere and have important roles in human industry, agriculture and health, fungi are largely understudied and, more disturbingly, often underrepresented in biology classes at all levels. Nevertheless, it is most likely that mycology will soon undergo a renewal of interest. Firstly, because fungi are becoming more prominent in human concerns, as their impact on human, animal and ecosystem health are increasing, animal and plant biologists become more aware of their importance. Moreover, mycologists have organized to make their discipline more visible and to enable large scale scientific projects, such as the global analyses of fungal phylogeny and of their genome structure, function and evolution. This, combined with the next generation of sequencing technologies, now permits an in depth and global understanding on how fungi are organized and how they function. It also enables the development of strategies that will help to fight fungi when they negatively interfere with human concerns, as in human mycosis, or to use them in industries such as in renewable energy usage.

Key words: Mycology in crisis / fungi and the biosphere / fungi in human concerns / molecular phylogeny / fungal genomes

La mycologie est en crise. Un constat concernant la décroissance du nombre de mycologues professionnels spécialistes en taxonomie fongique a même fait un gros titre de *BBC news*, il y a quelques années (http://news.bbc.co.uk/2/hi/uk_news/7752103.stm). L'inquiétude n'est pas moindre de ce côté-ci de la Manche, où le signal d'alarme a été tiré il y a une quinzaine d'années (Buyck, 1999). La crise ne touche pas que la taxonomie car tous les pans de la mycologie semblent souffrir : physiologie et développement des champignons, pathologie végétale et animale, santé humaine. . . Cela se voit facilement en comparant le nombre des publications sur les champignons ou les levures présentes dans la banque de données « *Web of Knowledge* » de l'éditeur Thompson Reuter (Fig. 1) avec celles portant sur l'Homme ou la souris par exemple. Nos collègues de la *British Mycological Society* ont suggéré que le déficit en chercheurs mycologues a pour origine l'enseignement de la discipline au niveau primaire, secondaire et universitaire (Moore *et al.*, 2005, 2006). Leur constat est le suivant : « *Nous savons que les champignons jouent un rôle essentiel dans l'environnement, dans la nutrition humaine et la santé, ils servent de modèles indispensables en recherche fondamentale. Nous pourrions donc attendre que nos collègues biologistes connaissent aussi ces faits et que toutes les présentations de « biologie » incluent une description équilibrée des procaryotes (bactéries et archées), des protistes eucaryotes, des champignons, des animaux et des plantes. (...)* Il est évident, par exemple, qu'au Royaume-Uni, les collègues qui ont développé es programmes nationaux ne connaissent pas grand-chose aux champignons ». Ceci est même reconnu par la « *Qualifications and Curriculum Authority* », une autorité qui participe à l'élaboration des programmes, qui avoue que le manque de reconnaissance de la mycologie est dû au fait que « *les professeurs et les inspecteurs ne sont pas au courant* » (Moore *et al.*, 2005). Nous pouvons dire la même chose de nos collègues qui ont développé les programmes en France. Par exemple, dans un manuel récent (dont je tairai le nom. . .) dédié à la préparation au concours d'enseignement CAPES, les termes « champignon » et « levure » sont absents du glossaire ! Seulement deux fiches sur 300 traitent des champignons, une correcte sur les mycorhizes et l'autre truffée d'erreurs sur les « Eumycètes » dont l'organisation est décrite en cinq lignes ! Rien dans ce manuel sur le mycélium, les spores, les fructifications, la physiologie fongique, les lichens, les champignons phytopathogènes, etc. Hélas, ce manuel n'est que le reflet du programme de biologie dans le secondaire.

Pourtant malgré ce constat assez sombre sur le présent, je suis plutôt optimiste sur l'avenir de la discipline et ceci pour trois raisons : (1) les mycologues ont compris leur déficit d'image et mettent en place

une politique de communication qui vise à augmenter leur visibilité et inclut le recrutement de jeunes chercheurs ; (2) du fait de leur faible nombre, les mycologues s'organisent facilement et coordonnent efficacement des programmes de recherches à visée globale, dont un cherchant à établir l'arbre phylogénétique des champignons eumycètes avec une grande certitude et un autre à établir les séquences génomiques d'au moins deux espèces par famille ; (3) découlant des premiers programmes de séquençage global et des nouvelles générations de technologies de séquençage, les données génomiques et « post-génomiques » sur ces organismes s'accumulent à un rythme impressionnant, d'autant plus que leurs génomes sont généralement petits et compacts.

L'augmentation de la visibilité se fait à la fois auprès du grand public et des agences scientifiques. Par exemple, l'*American Society for Microbiology* a commandité un rapport issu d'un colloque qui visait à mettre en œuvre des recommandations pour améliorer la recherche, la diffusion des connaissances et l'enseignement de la mycologie (Buckley, 2008). Plus récemment, des éditoriaux et des articles de revues dans *Nature* et *Science* ont mis en avant les rôles dévastateurs des champignons dans la santé humaine, animale et végétale (Brown *et al.*, 2012 ; Fisher *et al.*, 2012 ; Kupferschmidt, 2012). En France, les efforts sont plus restreints et passent principalement par du lobbying (pour l'instant assez infructueux) auprès des agences de financement et par l'organisation par la Société Mycologique de France d'une « Semaine du Champignon » à l'automne. Je profite donc de cet article pour faire un peu de prosélytisme fongique et rappeler quelques faits intéressants concernant les champignons que l'on peut maintenant retrouver dans le livre accessible à tous, « *Les champignons redécouverts* » (Silar & Malagnac, 2013).

Premièrement, bien que peu visibles, leur biomasse est en fait considérable : ils pèsent probablement bien plus que la totalité de la biomasse animale. On estime qu'un litre de sol forestier contient en moyenne de l'ordre 600 km d'hyphes mycéliens. En mesurant la biomasse en « équivalent vache (de 600 kg) », un hectare de sol forestier contient l'équivalent de 20 vaches ! Au niveau du globe cela représente l'équivalent en masse de 2000 milliards d'êtres humains cachés dans le sol des forêts sous forme de mycélium. . . En fait, les champignons peuvent représenter jusqu'à 80 % de la biomasse vivante du sol (hors racines), typiquement de l'ordre de 60 %. Les champignons des lichens ne sont pas en reste, car on estime qu'ils recouvrent 8 % des surfaces émergées. L'ensemble des champignons émet annuellement dans l'atmosphère 50 téragrammes (50×10^{12} g) de spores, soit 45 % des grosses particules présentes dans l'air. À chaque inspiration, nous avalons en moyenne de 20 à 50 spores

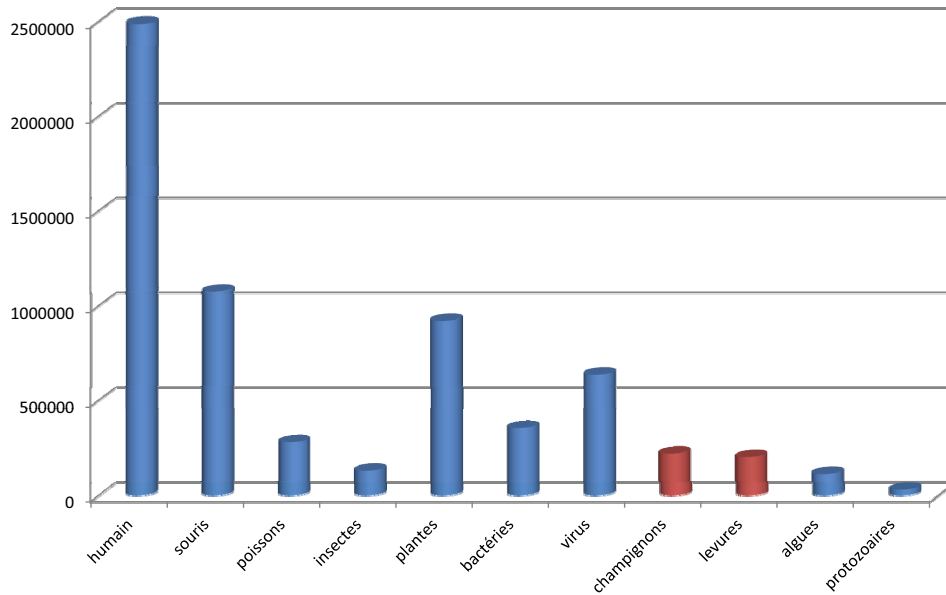


Fig. 1. Graphique représentant le nombre d'articles trouvés dans la base de données *Web of Knowledge* de l'éditeur Thomson Reuters. Des résultats très similaires sont retrouvés dans différentes banques de données (Medline, par exemple). Dans le cas des levures, plus de la moitié des publications concernent une seule espèce : *Saccharomyces cerevisiae*.

et environ 10 000 atterrissent quotidiennement sur une feuille (d'une taille équivalente à celles du cacaoyer).

Cette large biomasse explique en partie les rôles fondamentaux joués par les champignons au sein des écosystèmes. Ils recyclent annuellement environ 85 Gigatonnes de carbone de matières organiques, soit 90 % des polymères ligno-cellulosiques dans les écosystèmes terrestres et ils génèrent donc presque la moitié du flux biologique de CO₂ sur terre. Ce recyclage, qu'ils sont les seuls à assurer efficacement (les champignons des pourritures blanches sont les seuls organismes connus capables de dégrader efficacement la lignine), produit des acides humiques qui assurent la fertilité des sols. Ils ont aussi un rôle primordial dans la cohésion entre particules empêchant le lessivage (qui est trop souvent constaté pour les terres hébergeant une agriculture intensive, généralement pauvres en champignons). Par leurs associations mycorhiziennes, ils participent à la santé des plantes. Pour de nombreuses espèces végétales, telles que les orchidées, cette association est obligatoire et les plantes investissent de 20 à 40 % de leurs produits de photosynthèse dans les champignons avec lesquels elles vivent en association. Il est probable que l'association mycorhizienne a permis la sortie de l'eau des plantes vertes. Les attaques des espèces parasites ne sont pas moins impressionnantes et inquiétantes. Dans 70 % des cas de disparition « naturelle » d'une espèce animale ou végétale à la suite d'une attaque infectieuse, le responsable est un champignon. Citons *Batrachochytrium dendrobatidis* qui éradique actuellement une bonne partie

des espèces d'amphibiens, *Geomyces destructans* qui s'attaque aux chauves-souris nord-américaines, *Ophiostoma novo-ulmi* qui, après avoir anéanti nos ormes, s'attaque actuellement à ceux du Canada et des Etats-Unis, *Hymenoscyphus pseudoalbidus* qui décime les frênes du Royaume-Uni (nos collègues anglais craignent qu'un tiers des arbres de Grande-Bretagne passe de vie à trépas dans les années à venir) ou encore *Ceratocystis platani* qui tue nos platanes dans le sud-est (42 000 platanes ont dû être arrachés en 2011/2012 le long du canal du Midi). L'homme subit aussi des assauts fongiques surtout s'il est immunodéprimé. Les spores fongiques sont la sixième cause d'allergies. *Candida albicans* est la dixième source de maladies nosocomiales mais la quatrième des septicémies hospitalières, avec un taux de mortalité de 40 %. Le coût pour la société devient considérable (le traitement d'une mycose invasive revient à 100 000 euros en moyenne). Pourtant, les recherches sur les maladies fongiques ne reçoivent que 2 % des crédits alloués à la recherche sur les maladies infectieuses.

Les problèmes de santé ne sont pas les seuls causés par les champignons : qui n'a pas eu des aliments gâtés par des moisissures ou des murs tachés par du mycélium ? Mais leurs rôles vis-à-vis des sociétés humaines ne sont pas seulement négatifs. Parmi les vingt médicaments les plus prescrits, six ont une origine fongique. Citons bien sûr la pénicilline mais aussi la cyclosporine qui a permis l'essor des greffes ou les statines qui stabilisent les taux de cholestérols. De même, ils participent à notre alimentation, directement (truffes,

morilles, cèpes, champignons de Paris...) ou en transformant les denrées (alcools en tous genres, pâtes levées de pains ou brioches, affinage des fromages, des charcuteries, fabrication de la sauce de soja...). Enfin, il est fort probable que dans les sources d'énergies de demain, celles où un champignon sera intervenu (soit pour fabriquer des bio-éthanol, du bio-kérosène, peut-être même de l'hydrogène et du méthane, ou encore dans des piles sans métaux) seront cruciales.

Enfin, ces organismes ont une biodiversité qui donne le vertige. Seulement 100 000 espèces de champignons sont actuellement décrites. Néanmoins, les mycologues estiment qu'il en existerait 1,5 million d'espèces. Cependant, ce chiffre pourrait être révisé vers 10 millions afin d'inclure les parasites et commensaux d'insectes ! Au rythme actuel, il faudra plus de 10 000 ans pour tout cataloguer. La comparaison de leur diversité génétique avec celle des animaux est tout aussi révélatrice. Si le pourcentage de divergence entre séquences nucléotidiques est pris comme étalon, les champignons sont beaucoup plus divers que les animaux et les plantes. En effet, chez les animaux, le pourcentage moyen de ressemblance entre espèces distantes à l'intérieur d'un *superphylum* (comme les deutérostomiens) est de l'ordre 50 % et entre *superphyla* de l'ordre de 40 %. Ce sont les pourcentages que l'on retrouve au niveau des ordres fongiques, que ce soit chez les levures *Saccharomycétales* (Dujon, 2006) ou bien chez les *Sordariales* (l'ordre auquel appartiennent les modèles de laboratoire populaires, *Neurospora*, *Podospora* et *Sordaria*) (Espagne *et al.*, 2008) ou les *Eurotiales* (contenant les fameux *Aspergillus* et *Penicillium*) (Goffeau, 2005). Les pourcentages sont corrélés avec des contenus en gènes très différents, probablement en relation avec les styles de vie très divers qui ont évolué répétitivement au sein des différents ordres, et avec une absence de synténie, parfois même entre espèces relativement proches. Il existe sept *superphyla* animaux et environ 150 ordres de champignons...

C'est en premier lieu pour mettre de l'ordre dans la taxonomie et répondre à des questions anciennes, que les mycologues se sont organisés pour établir une phylogénie moléculaire basée sur 5 gènes, au sein du consortium AFTOL (*Assembling the Fungal Tree Of Life* ; <http://aftol.org/>). Corrélativement, la plupart des sociétés de mycologie (hélas pas la Société Mycologique de France) ont rendu leurs publications accessibles sur Internet, ce qui en facilite grandement l'accès. De nouvelles publications sont aussi apparues, citons par exemple *IMA Fungus* (<http://www.imafungus.org/Scope.aspx>) qui émane de l'« *International Mycological Association* » qui vise à fédérer les associations de mycologie.

Les résultats d'AFTOL publiés dans *Nature* (James *et al.*, 2006), puis dans le numéro spécial de

Mycologia de novembre/décembre 2006 (actuellement en accès libre) ont jeté les bases d'une nouvelle classification (associée à une nouvelle terminologie qui met fin à une profusion de termes définissant de nombreux groupes sans valeur phylogénétique, comme les « Deutéromycètes » qui caractérisaient un groupe de champignons sans reproduction sexuée connue). Cette classification, présentée dans la revue *Mycological Research* (maintenant *Fungal Biology*) (Hibbett *et al.*, 2007), changera maintenant probablement peu, si ce n'est *via* l'ajout de groupes nouvellement découverts (tels les Archéorhizomycètes) (Rosling *et al.*, 2011) et la réunification dans de grandes lignées de groupes actuellement dispersés (en particulier ceux appartenant aux anciens zygomycètes). Les résultats de ces analyses (Fig. 2) confirment les hypothèses des anciens mycologues : ni les styles de vie, ni les formes des fructifications ne sont des marqueurs phylogénétiques solides. En effet, ceux-ci ont été adoptés de manière récurrente par convergence parfois au sein d'un même ordre fongique. Les champignons supérieurs (ascmycètes et basidiomycètes, représentant 95 % des espèces connues) forment un groupe monophylétique, niché au sein d'une radiation évolutive de champignons « inférieurs » très divers dont certains utilisent toujours des zoospores flagellées pour se déplacer. Cet ensemble de champignons dits *Eumycetes* constituent un groupe frère des animaux dans les *Opisthokontes* et leurs cousins les plus proches avec lesquels ils forment la lignée des « *Holomycota* » sont des amibes phagotrophes à pseudopodes rayonnants, les *Nuclearia*. Les champignons *Pseudomycetes* (incluant les *Oomycetes*) ne sont pas apparentés aux autres champignons et sont proches des algues brunes et des diatomées (ils ne représentent que quelques centaines d'espèces qui ont donc évolué par convergence).

Ces analyses phylogénétiques, ainsi que l'acquisition de connaissances sur la biologie fongique, se poursuivent en utilisant les génomes complets. En effet, le « *DOE Joint Genome Institute* » du Département de l'Énergie des États-Unis soutient un programme visant à établir la séquence de 1000 génomes de champignons *Eumycetes*, avec des représentants appartenant à toutes les familles (<http://1000.fungalgenomes.org/home/>). Il est possible de participer à ce programme en nommant un candidat (<http://genome.jgi.doe.gov/pages/fungi-1000-projects.jsf>), il suffit de fournir l'ADN génomique purifié et des ARNs en vue du séquençage et de l'annotation. Notre équipe, *via* le Dr. Fabienne Malagnac, a modestement participé en fournissant du matériel pour le séquençage du génome d'*Ascobolus immersus* (<http://genome.jgi-psf.org/Ascim1/Ascim1.home.html>), un *Pezizomycetes* apparenté à la truffe et qui est un modèle facilement manipulable au laboratoire (contrairement à la truffe).

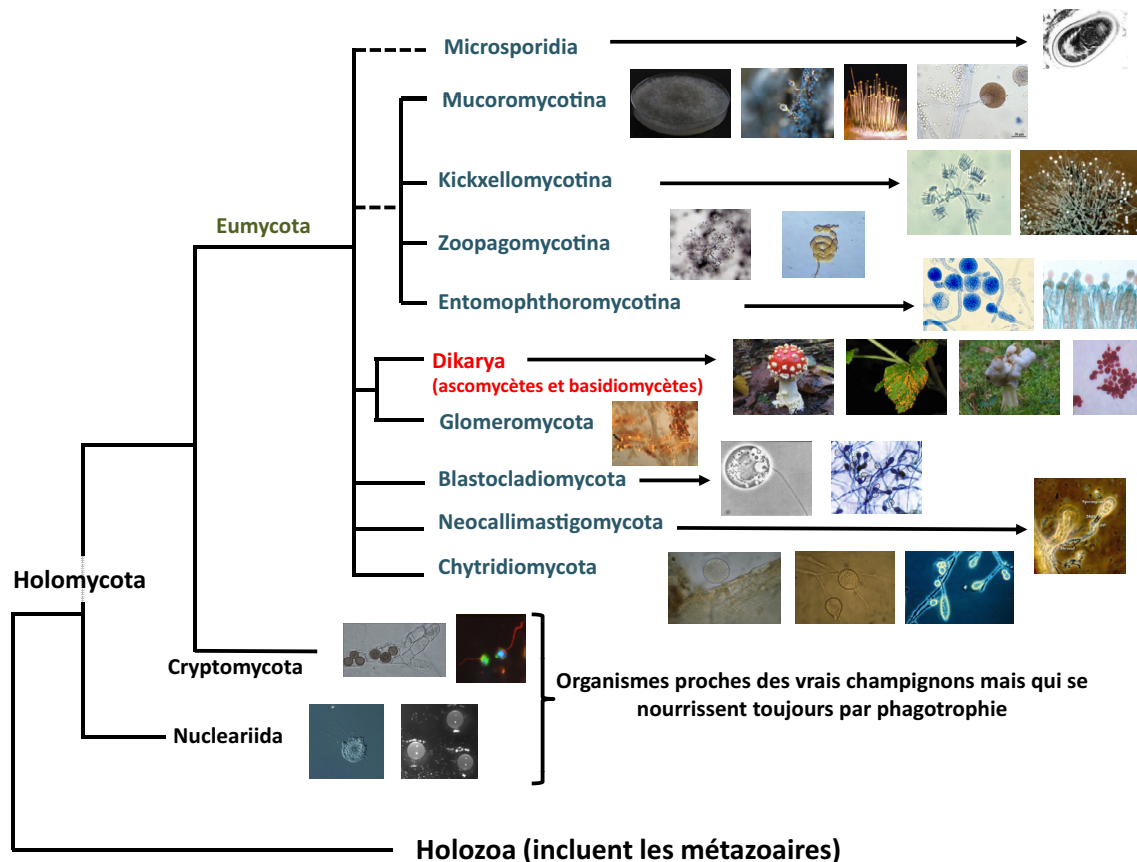


Fig. 2. Arbre phylogénétique des *Opisthokontes* et qui résume les données d'AFTOL sur les champignons Eumycètes. Les *Cryptomycota* (ou *Rozellida*) forment un groupe énigmatique proche des Eumycètes. Le peu de données disponibles sur ces organismes suggère qu'ils se nourrissent par phagotrophie (ingestion de proies vivantes) comme les amibes *Nuclearia*, contrairement aux champignons qui sont des osmotrophes (intégrant les nutriments sous forme soluble *via* des transporteurs spécifiques).

Ce projet de « 1000 génomes fongiques » est aussi une suite aux projets de séquençage initiés dans les années 1990–2000 et qui ont eu comme précurseur le projet génome de *Saccharomyces cerevisiae* (Goffeau *et al.*, 1996). Initialement centrés sur des problèmes de santé humaine, animale ou végétale, les projets sont actuellement plus axés sur l'étude de la biodiversité ou de la capacité des champignons à dégrader la biomasse. Ce dernier point est un enjeu important pour les technologies des énergies du futur, en particulier les biocarburants dits de seconde génération. Actuellement, la moitié des séquences complètes de génomes eucaryotes proviennent de champignons *Eumycetes*, montrant le succès de ces projets qui ont non seulement permis d'obtenir des séquences de génomes mais ont aussi organisé les communautés de chercheurs travaillant sur différents systèmes modèles. En effet, des équipes isolées ne pouvaient pas faire face seules à la somme de travail demandée pour l'établissement et l'annotation d'un génome (les nouvelles technologies de séquençage

et la disponibilité de programmes informatiques simples pour gérer les données renversent néanmoins le processus). Le cas de *Neurospora* est emblématique à ce sujet, car la séquence génomique a débouché sur des analyses transcriptomiques (<http://www.yale.edu/townsend/Links/ffdatabase/introduction.html>) et, comme pour *S. cerevisiae*, à la genèse d'une collection d'inactivations de tous les gènes non essentiels qui peut maintenant s'acheter auprès du *Fungal Genetics Stock Center* (FGSC, <http://www.fgsc.net/>). Initié par le *Whitehead Institute* au sein du projet « *Fungal genome Initiative* » (<http://www.broadinstitute.org/scientific-community/science/projects/fungal-genome-initiative/fungal-genome-initiative>), ce projet est continué par la détermination des séquences génomiques de souches multiples de *N. crassa* et d'espèces apparentées comme *N. discreta* et *N. tetrasperma*, débouchant par exemple sur des analyses de génétique des populations (Ellison *et al.*, 2011). Plus modestement, notre projet du génome de *Podospira anserina*, effectué en collaboration avec le Génomscope

(<http://podospora.igmors.u-psud.fr/>) (Espagne *et al.*, 2008), a permis par exemple de générer des puces à ADN pour les analyses transcriptomiques (Bidard *et al.*, 2010).

Les résultats de ces projets de séquences des génomes, tant sur le point de la connaissance de la biologie des eucaryotes que sur celle des champignons, sont trop nombreux pour être résumés ici. J'aimerais souligner néanmoins l'impact qu'ils ont eu sur la recherche fonctionnelle en facilitant l'expérimentation avec ces organismes. En effet, des souches inactivées pour le système de recombinaison non homologue Ku70/Ku80 sont maintenant disponibles pour de nombreuses espèces, incluant même des basidiomycètes tels que le pleurote ou *Schizophyllum commune*. Grâce à ces souches et à la connaissance de la séquence génomique, les délétions de gènes deviennent chez de nombreuses espèces presque aussi rapides et simples que chez *S. cerevisiae*. Il en est de même pour le marquage *in vivo* des protéines avec la GFP ou les autres méthodes mises au point chez *S. cerevisiae* dans le but d'analyses fonctionnelles. De même, la génétique classique devrait redevenir une approche compétitive chez ces organismes. En effet, la longue étape d'identification des gènes en partant des mutants est maintenant drastiquement raccourcie : il suffit de reséquencer le génome des mutants pour identifier des gènes candidats ! Nos résultats concernant l'utilisation de cette méthode chez *P. anserina* (P. Silar, données non publiées) montrent que c'est maintenant non seulement la plus rapide mais aussi la moins chère.

Malheureusement, l'accumulation des données génomiques se heurte à la trop petite taille de la communauté de mycologues pour les traiter. En effet, certains génomes sont disponibles depuis 10 ans, et leur analyse semble en « *stand-by* ». C'est le cas par exemple de *Chaetomium globosum*, séquencé par le *Broad Institute* dès 2004 et pour lequel l'article décrivant les caractéristiques n'est pas publié. Heureusement, des collègues bio-informaticiens développent des projets qui visent à automatiser et faciliter l'analyse des données à grande échelle. Parmi, les nombreuses banques de données accessibles en ligne citons CAZy (<http://www.cazy.org/>), qui répertorie les enzymes impliquées dans la dégradation de la lignocellulose. Elle n'est pas à proprement parler réservée aux champignons mais ceux-ci, du fait de leurs capacités hydrolytiques, représentent la majorité des eucaryotes répertoriés dans la base. Pour les sites plus analytiques, mentionnons *FUNGIpath* (<http://embg.igmors.u-psud.fr/cfog/>) qui est dédié à l'analyse des contenus en gènes et du métabolisme primaire par prédiction *in silico*. Actuellement, la version en ligne a été développée pour 50 génomes couvrant une bonne partie de la diversité fongique. Prochainement, une version à 170 génomes, pouvant encore s'accroître,

sera publiée (O. Lespinet, communication personnelle). En quelques clics, le site permet soit de visualiser la conservation de voies métaboliques chez les eumycètes, soit d'obtenir des arbres phylogénétiques pour les protéines conservées. Il n'existe pas actuellement de sites similaires pour le métabolisme secondaire ou les voies de signalisation mais il est probable que des projets visant à combler ces lacunes sont déjà en chantier.

Bien que la communauté scientifique se soit désintéressée de l'étude du monde fongique, les mycologues ont su malgré tout générer une grande quantité d'informations dont l'exploitation débouchera probablement sur des résultats originaux. Les champignons nous apparaissent à présent dans leur grande diversité et l'exploitation des données de séquençage doit maintenant passer par des analyses fonctionnelles. Les sujets de recherche sur des phénomènes ayant une portée générale ou plus spécifiques aux champignons semblent inépuisables. Enfin, le rôle important de ces organismes dans la santé et les biotechnologies du futur, qu'elles touchent à l'énergie, la dépollution ou la production propre de divers composés, font d'eux des objets importants pour les industriels qui demandent maintenant que les connaissances sur leur biologie soit accrues. Un effort visant en particulier la formation doit maintenant être fait pour attirer les jeunes chercheurs vers la mycologie au sens large, qu'elle ait des buts fondamentaux ou plus appliqués. Il faut que les mycologues continuent leur lobbying auprès des différentes instances qui financent la recherche ou définissent les programmes éducatifs. Nos efforts pour sensibiliser les collègues biologistes ne doivent pas non plus cesser afin que les champignons cessent d'être regardés comme des organismes exotiques sans grand intérêt pour la science ou les sociétés humaines.

Références

- Bidard F., Imbeaud S., Reymond N., Lespinet O., Silar P., Clave C., Delacroix H., Berteaux-Lecellier V., Debuchy R., A general framework for optimization of probes for gene expression microarray and its application to the fungus *Podospora anserina*. *BMC Res Notes*, 2010, 3, 171.
- Brown G.D., Denning D.W., Levitz S.M., Tackling human fungal infections. *Science*, 2012, 336, 647.
- Buckley M., The Fungal Kingdom: diverse and essential roles in earth's ecosystem. American Society for Microbiology, 2008.
- Buyck B., Taxonomists are an endangered species in Europe. *Nature*, 1999, 401, 321.
- Dujon B., Yeasts illustrate the molecular mechanisms of eukaryotic genome evolution. *Trends Genet*, 2006, 22, 375–387.

- Ellison C.E., Hall C., Kowbel D., Welch J., Brem R.B., Glass N.L., Taylor J.W., Population genomics and local adaptation in wild isolates of a model microbial eukaryote. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108, 2831–2836.
- Espagne E., Lespinet O., Malagnac F., Da Silva C., Jaillon O., Porcel B.M., Couloux A., Aury J.M., Segurens B., Poulain J., Anthouard V., Grossetête S., Khalili H., Coppin E., Dequard-Chablat M., Picard M., Contamine V., Arnaise S., Bourdais A., Berteaux-Lecellier V., Gautheret D., de Vries R.P., Battaglia E., Coutinho P.M., Danchin E.G., Henrissat B., Khoury R.E., Sainsard-Chanet A., Boivin A., Pinan-Lucarre B., Sellem C.H., Debuchy R., Wincker P., Weissenbach J., Silar P., The genome sequence of the model ascomycete fungus *Podospira anserina*. *Genome Biol*, 2008, 9, 77.
- Fisher M.C., Henk D.A., Briggs C.J., Brownstein J.S., Madoff L.C., McCraw S.L., Gurr S.J., Emerging fungal threats to animal, plant and ecosystem health. *Nature*, 2012, 484, 186–194.
- Goffeau A., Genomics: multiple moulds. *Nature*, 2005, 438, 1092–1093.
- Goffeau A., Barrell B.G., Bussey H., Davis R.W., Dujon B., Feldmann H., Galibert F., Hoheisel J.D., Jacq C., Johnston M., Louis E.J., Mewes H.W., Murakami Y., Philippsen P., Tettelin H., Oliver S.G., Life with 6000 genes. *Science*, 1996, 274, 546, 563–547.
- Hibbett D.S., Binder M., Bischoff J.F., Blackwell M., Cannon P.F., Eriksson O.E., Huhndorf S., James T., Kirk P.M., Lücking R., Thorsten Lumbsch H., Lutzoni F., Matheny P.B., McLaughlin D.J., Powell M.J., Redhead S., Schoch C.L., Spatafora J.W., Stalpers J.A., Vilgalys R., Aime M.C., Aptroot A., Bauer R., Begerow D., Benny G.L., Castlebury L.A., Crous P.W., Dai Y.-C., Gams W., Geiser D.M., Griffith G.W., Gueidan C., Hawksworth D.L., Hestmark G., Hosaka K., Humber R.A., Hyde K.D., Ironside J.E., Kõljalg U., Kurtzman C.P., Larsson K.-H., Lichtwardt R., Longcore J., Miadlikowska J., Miller A., Moncalvo J.-M., Mozley-Standridge S., Oberwinkler F., Parmasto E., Reeb V., Rogers J.D., Roux C., Ryvarden L., Sampaio J.P., Schüßler A., Sugiyama J., Thorn R.G., Tibell L., Untereiner W.A., Walker C., Wang Z., Weir A., Weiss M., White M.M., Winka K., Yao Y.-J., Zhang N., A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. *Mycol Res*, 2007, 111, 509–547.
- James T.Y., Kauff F., Schoch C.L., Matheny P.B., Hofstetter V., Cox C.J., Celio G., Gueidan C., Fraker E., Miadlikowska J., Lumbsch H.T., Rauhut A., Reeb V., Arnold A.E., Amtoft A., Stajich J.E., Hosaka K., Sung G.H., Johnson D., O'Rourke B., Crockett M., Binder M., Curtis J.M., Slot J.C., Wang Z., Wilson A.W., Schussler A., Longcore J.E., O'Donnell K., Mozley-Standridge S., Porter D., Letcher P.M., Powell M.J., Taylor J.W., White M.M., Griffith G.W., Davies D.R., Humber R.A., Morton J.B., Sugiyama J., Rossmann A.Y., Rogers J.D., Pfister D.H., Hewitt D., Hansen K., Hambleton S., Shoemaker R.A., Kohlmeyer J., Volkman-Kohlmeyer B., Spotts R.A., Serdani M., Crous P.W., Hughes K.W., Matsuura K., Langer E., Langer G., Untereiner W.A., Lücking R., Budel B., Geiser D.M., Aptroot A., Diederich P., Schmitt I., Schultz M., Yahr R., Hibbett D.S., Lutzoni F., McLaughlin D.J., Spatafora J.W., Vilgalys R., Reconstructing the early evolution of Fungi using a six-gene phylogeny. *Nature*, 2006, 443, 818–822.
- Kupferschmidt K., Mycology, Attack of the clones. *Science*, 2012, 337, 636–638.
- Moore D., Fryer K., Quinn C., Roberts S., Townley R., How much are your children taught about fungi in school? *Mycologist* 2005, 19, 152–158.
- Moore D., Pöder R., Molitoris H.P., Money N.P., Figlas D., Lebel T., Crisis in teaching future generations about fungi. *Mycol Res*, 2006, 110, 625–627.
- Rosling A., Cox F., Cruz-Martinez K., Ihrmark K., Grelet G.A., Lindahl B.D., Menkis A., James T.Y., Archaeorhizomycetes: unearthing an ancient class of ubiquitous soil fungi. *Science*, 2011, 333, 876–879.
- Silar P., Malagnac F., *Les champignons redécouverts*. 2013, Belin, Paris.