

PALÉOMYCOLOGIE

A la recherche des ancêtres

Jean-Marie PIRLOT

RÉSUMÉ

Cet article tente de retracer dans ses grandes lignes l'évolution des *Mycota* à travers les époques géologiques en présentant quelques fossiles témoins de leur apparition et de leur rôle prépondérant dans l'installation de la flore sur la terre ferme.

SUMMARY

This article attempts to outline the evolution of the *Mycota* through geological eras by presenting some fossils that bear witness to their appearance and their predominant role in the establishment of flora on dry land.

RIASSUNTO

Questo articolo tenta di delineare l'evoluzione dei *Mycota* attraverso le ere geologiche presentando alcuni fossili che testimoniano la loro comparsa e il loro ruolo predominante nello stabilimento della flora sulla terraferma.

MOTS CLÉS

Paléomycologie, fossile, ambre, fungi, chytrides, basidiomycètes, zygomycètes, ascomycètes.



Fig. hors-texte. Un écoulement de résine va englober *Protomyцена electra* (source : Wikipédia)

INTRODUCTION

La presse aime les scoops et ne manque pas une occasion de faire une annonce fracassante, peu important souvent le sérieux de l'information ou la compétence du journaliste : l'essentiel n'est-ce pas d'être le premier à diffuser la nouvelle ? Les dinosaures étant à la mode, la paléontologie n'échappe donc pas à cet engouement : c'est à qui annoncera la découverte du fossile le plus ancien. Le règne fongique est dans la course : voici quelques exemples de ce que cela peut donner. Sur le site du Soir : « *Les chercheurs ont donc découvert un petit (3,2 mm de diamètre) champignon pratiquement intact du type de ceux que nous pouvons cueillir en automne dans nos bois et qui appartient à la famille des Coprinites dominicana* » (LE SOIR 1996). Sur la page accueil de Yahoo, un article de Sciences et Avenir paru en 2016 était intitulé « *Le plus ancien fossile terrestre.* » (IGNASSE 2016) ; ou dans Libération : « *Un champignon du temps des dinosaures découvert au Brésil. Ce spécimen, le plus ancien jamais retrouvé, a poussé il y a environ 115 millions d'années.* » Libé précisait : « *Une observation avec un microscope électronique, a révélé qu'il avait des branchies sous son chapeau plutôt que des spores ou des épines [sic !], des structures qui peuvent aider à identifier les espèces de champignon.* » (LIBE 2017). En fait, Libé reprend un article de Sci News : « *Paleontologists find oldest fossil mushroom. Electron microscopy revealed that Gondwanagaricites magnificus had gills under its cap, rather than pores or teeth, structures that release spores and that can aid in identifying species* » (ANDERSON 2017). [outre la confusion entre « pore » et « spore », relevons aussi que *gill* = branchie ou lam(ell)e ! NDA]

Il m'est alors souvenu que j'avais commis un petit mot sur les fossiles de champignons dans Myco', en 1999 (PIRLOT 1999). Mais en 20 ans, les choses doivent avoir bien changé au fil des nouvelles découvertes. Donc, au fur et à mesure de mes recherches, j'ai pu rassembler une abondante documentation puisée autant que possible dans des publications scientifiques, sinon dans Wikipédia.

L'article qui suit, inspiré pour l'essentiel par l'excellent Power Point de Fabio PENATI, tente de retracer quelques-unes des étapes de l'évolution des *Fungi* comme nous les dévoilent les découvertes de la paléomycologie (PENATI 2015).

DE LA PALÉONTOLOGIE À LA CLADISTIQUE

La paléontologie se définit comme la « *Science qui étudie les êtres vivants (animaux, végétaux ou micro-organismes) ayant peuplé la Terre au cours des temps géologiques, en se fondant principalement sur l'interprétation des fossiles* » (LAROUSSE, sub art. Paléontologie)¹.

Le paléontologue travaillera donc sur des « *débris ou empreintes de plante ou d'animal, ensevelis dans les couches rocheuses antérieures à la période géologique actuelle, et qui s'y sont conservés* » (LAROUSSE, sub art. Fossile), afin de reconstituer, par les méthodes de l'anatomie comparée, la morphologie des plantes et des animaux disparus. Ensuite, des illustrateurs et autres artistes (p. ex. des cinéastes) mettent les reconstitutions en vie. Toutes ces reconstructions sont en partie conjecturales, puisque l'organisme est toujours plus ou moins abîmé ou incomplet : c'est généralement le cas pour les couleurs.

Mais le paléontologue ne se contente pas de reconstituer : une fois l'espèce décrite et caractérisée, il doit la replacer dans l'histoire de l'évolution et définir ses liens de parenté avec les taxons voisins.

Pour ce faire, il rassemble dans un même groupe tous les taxons qui présentent un même *caractère dérivé propre*, c'est-à-dire : un caractère hérité d'un de ses ancêtres, mais dans un état différent de l'état ancestral. Par exemple, les champignons actuels ont hérité de leur ancêtre des hyphes à septum ; chez les basidiomycètes, ce septum s'est modifié avec l'apparition d'un dolipore² ; la présence d'un dolipore est un caractère dérivé propre aux basidiomycètes. Le groupe constitue, avec le taxon qui présente le caractère primitif, un groupe monophylétique, c'est-à-dire regroupant une espèce ancestrale unique ainsi que la totalité de ses descendants. Ce groupe est appelé « clade ». La *cladistique* est donc une méthode de classification par clade, basée sur la plus ou moins grande proximité des liens de parenté, et dans laquelle tous les taxons doivent être monophylétiques³.

¹ LAROUSSE : <https://www.larousse.fr/dictionnaires/francais>

² Un dolipore, chez les Basidiomycètes, est un pore situé au centre des cloisons transversales des hyphes (septum) et qui peut s'ouvrir ou se fermer, servant ainsi de filtre (*dolium* = tonneau ; désigne la forme du pore).

³ <https://www.aquaportail.com/definition-1643-cladistique.html>

Ma	Ère	Période	Fungi	Plantes
4.540 1.700 1.430 1.300 1.000 650	« Archéen » ⁴	(Stathérien) (Calymmien) (Ectasien) (Tonien) (Vendien)	<i>Tappania</i> <i>Ourasphaira giraldae</i> Chytrides	Algues rouges ⁵ Algues vertes
541	PRIMAIRE = Paléozoïque	Cambrien		
485,4 460		Ordovicien	<i>Glomeromycota</i>	
443,4		Silurien	<i>Tortotubus protuberans</i> (= <i>Ornatifilum lornensis</i> ?) <i>Prototaxites</i> sp	Premières plantes terrestres
419,2		Dévonien	<i>Palaeoblastocladia milleri</i> <i>Glomites rhyniensis</i> <i>Paleopyrenomycites devonicus</i> <i>Asteroxylon mackiei</i>	Prêles, fougères, premières plantes à graines
358,9		Carbonifère	<i>Roannaisia</i> , <i>Mycocarpon</i> <i>Palaeosclerotium pusillum</i> <i>Palaeancistrus martinii</i>	Ptéridophytes géants
298,9		Permien		
252,2 245 201,3 145,0 115 100	SECONDAIRE = Mésozoïque	Trias	<i>Jimwithea circumtecta</i>	Forêts de conifères
		Jurassique		
		Crétacé	<i>Quatsinoporites cranhamii</i> <i>Palaeoagaracites antiquus</i> <i>Archaeomarasmius leggetti</i> <i>Gondwanagaricites magnificus</i> <i>Palaeoclavaria burmitis</i> <i>Palaeodikaryomyces baueri</i>	Apparition des angiospermes
66,0 23,03 2,58 0.30	TERTIAIRE et QUATERNAIRE = Cénozoïque	Paléogène		
		Néogène	<i>Xylaria antiqua</i> <i>Protomycena electra</i> <i>Aureofungus yaniguae</i>	
		Quaternaire		
				<i>Homo sapiens</i> (Djebel Irhoud)

Ma = millions d'années

Tab. 1. Chronologie succincte

Ligne du temps reprenant les couleurs du tableau.
(*Homo sapiens* n'apparaît pas : sa période d'existence est trop brève pour cette échelle !)⁶



⁴ Période comprise entre la formation de la Terre et le Cambrien ; elle comprend le Préarchéen ou Hadéen (- 4.700 Ma à - 4.000 Ma), l'Archéen proprement dit (- 4.000 Ma à - 2.500 Ma), le Protérozoïque (- 2.500 Ma à - 650 Ma). On l'appelle aussi « Précambrien » et comprend donc 4 milliards d'années sur les 4,6 d'âge de la Terre. Nous ne le détaillons pas ici, mais indiquons seulement entre parenthèses l'ère de l'apparition des algues et fungi. (WIKIPÉDIA : *Echelle des temps géologiques*).

⁵ La chronologie de l'apparition des algues est reprise à PEREZ 1997.

⁶ La date d'apparition de l'*Homo sapiens* est sans cesse remise en question. Nous indiquons ici, à titre purement exemplatif, la découverte des ossements du Djebel Irhoud en 1960 ; la datation en a été faite en 2017 et est estimée à environ 300.000 ans.

LA PALÉOMYCOLOGIE

Biologistes et botanistes s'intéressent à la paléontologie ; les mycologues, à la paléomycologie. Soit. Mais existe-t-il des fossiles de champignons pour ce faire ?

Selon une idée répandue, mais préconçue et erronée, les champignons seraient trop fragiles pour être fossilisés ! En réalité, il existe des fossiles de champignons. Très peu, certes : on en connaît aujourd'hui entre 500 et 600 espèces.

Pourquoi cette rareté ?

La fossilisation est un événement très improbable dont le processus est peu favorable à la conservation des champignons ; en effet, la décomposition commence dès la mort de l'organisme, animal ou plante ; seules subsistent les parties résistantes, mais elles sont souvent dispersées par les agents naturels (vent, eau courante...) ou les animaux nécrophages ; la fossilisation n'est possible que si l'organisme est recouvert rapidement par des sédiments ou autres matériaux.

Il existe aussi des structures fongiques dans des restes de plantes, mais elles passent souvent inaperçues, car les paléontologues sont avant tout des botanistes (MARTIN 2014).

Il y a cependant des exceptions spectaculaires, comme la flore de Rhynie (Écosse), découverte dans une chaille avec un écosystème complet⁷, ou les ambres fossiles (Baltique, République dominicaine, etc.)

FUNGI, LES FOSSILES

Est-ce un champignon ?

Grâce à la technique de l'horloge moléculaire⁸, il est possible de supposer que la divergence entre champignons et animaux se serait produite il y a environ 1.500 millions d'années.

1. *Tappania*

Le plus ancien fossile susceptible d'appartenir au règne fongique est un organisme marin pluricellulaire classé dans le genre *Tappania* (TAYLOR & al. 2015). Il date de 1.650-1.400 Ma et est caractérisé par une structure filamenteuse ramifiée rappelant des hyphes de champignon (Australie, Canada, Chine, etc.). Mais son identité est contestée. Selon Nicholas J. Butterfield, comme les champignons supérieurs actuels, c'est un eucaryote composé de filaments septés, branchus, capable d'une fusion secondaire. « *Combinée à des preuves morphologiques phylogénétiques, taphonomiques [processus de fossilisation] et fonctionnelles, une telle « fusion hyphale » identifie *Tappania* de manière fiable, sinon concluante, comme un champignon, probablement un groupe frère des « champignons supérieurs » [Dikarya], mais plus dérivé que les zygomycètes. » (BUTTERFIELD 2005).*

Toutefois, selon d'autres, il s'agirait plutôt d'une algue. En effet, sa structure d'excystement⁹ (extensions en forme de collier) et les caractéristiques structurales de la paroi cellulaire sont similaires à celles des micro-algues de la classe des *Charophyceae* (MOCZYDŁOWSKA & al. 2011).

Dernière hypothèse enfin : ce serait un champignon peut-être proche des *Glomeromycota* associé à une cyanobactérie

⁷ Voir ci-dessous : **L'écosystème fossile de Rhynie.**

⁸ L'hypothèse de l'horloge moléculaire suppose que les mutations surviennent à une vitesse constante : une molécule donnée évoluerait au même rythme avec le temps. On pourrait donc estimer le temps depuis lequel deux espèces ont divergé en comparant leur diversité moléculaire (provoquée par les mutations).

⁹ Le kyste est une structure qui se forme pour protéger certains organismes dans des conditions défavorables. Le processus qui rompt la paroi du kyste est connu sous le nom d'« excystement ».

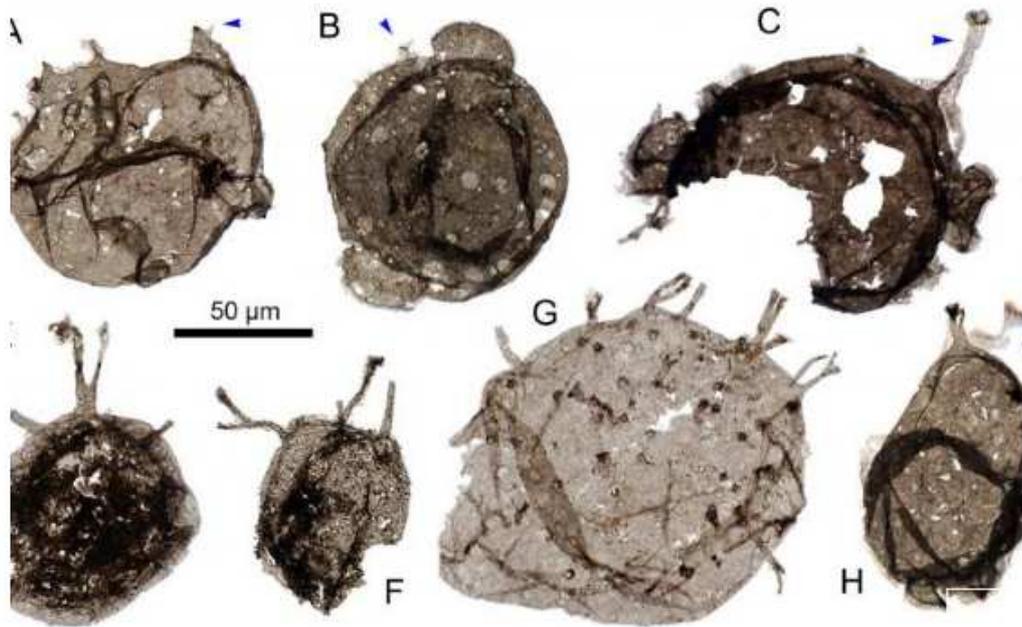


Fig. 1. *Tappania plana* (Photo : Z. ADAM & N. BUTTERFIELD)

Des « vrais » champignons microscopiques et des géants

2. *Ourasphaira giraldae*

En mai 2019, des chercheurs de l'université de Liège en Belgique (Laboratoire Early Life Traces & Evolution-Astrobiology) publient la découverte d'un fossile de ce qui est jusqu'à l'heure actuelle le plus ancien organisme appartenant indubitablement au règne des *Fungi* et qu'ils ont nommé *Ourasphaira giraldae*.

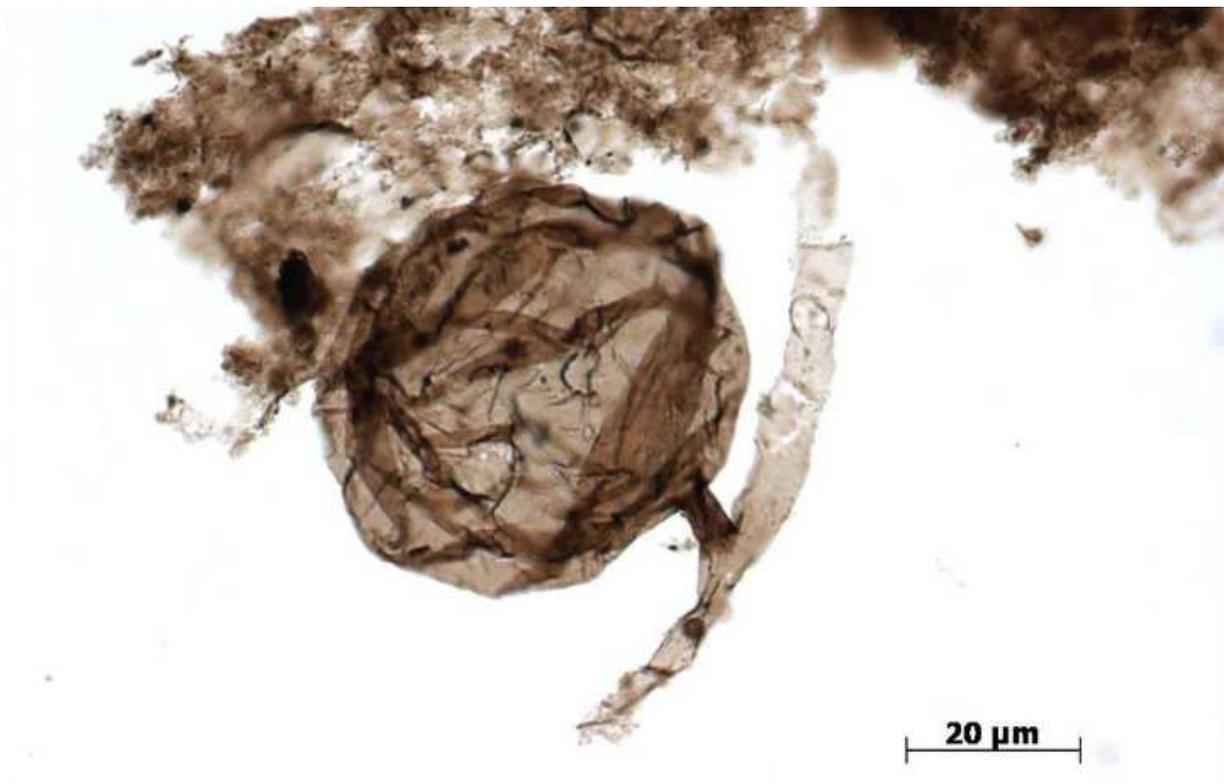
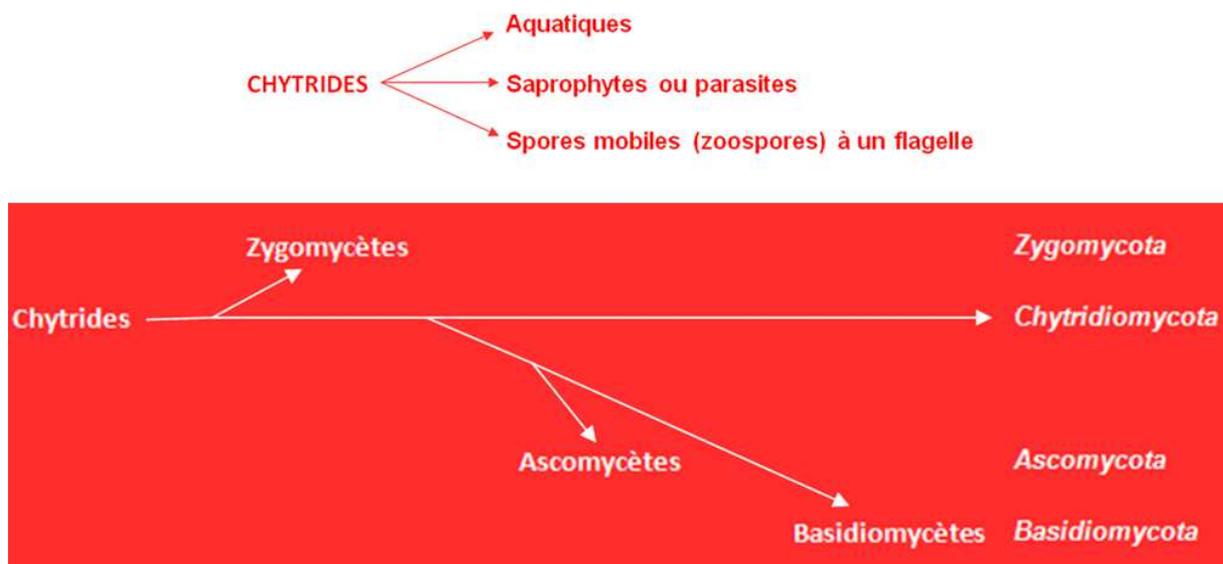


Fig. 2. Spore d'*Ourasphaira giraldae* (Photo : LORON & al. 2019)

Datant d'environ 1.000 Ma, cet organisme microscopique vivait sur la terre ferme, bien avant l'apparition des plantes terrestres. On pensait auparavant que les champignons avaient colonisé la terre pendant le Cambrien (environ 540 Ma) : la découverte d'*O. giraldae* repousse donc cette date d'un demi-milliard d'années ! Les fossiles sont très bien conservés et gardent des traces de matière organique, car ils ont été englués dans de la boue solidifiée, ce qui a empêché leur décomposition en les isolant de l'oxygène. Il a été ainsi possible d'en faire l'analyse chimique et de constater dans les parois cellulaires la présence de chitine, une substance que l'on trouve dans les champignons et dans l'exosquelette des insectes (apparus plus tard, lors du Dévonien, 400 Ma), mais jamais dans les plantes (LORON & al. 2019). L'analyse microscopique a permis d'identifier des spores sphériques de 40-80 µm, des filaments ramifiés reliant les spores et des parois cellulaires à deux couches.

3. Chytridiomycota

Dès le précambrien (Vendien, 650 Ma) apparaissent les **Chytrides**, champignons unicellulaires aquatiques, à partir de certains desquels évoluent les ancêtres des Zygomycètes, des Basidiomycètes et Ascomycètes.



Tab. 2. Évolution des Chytrides

Les Chytridiomycètes (*Chytridiomycota*) ou chytrides constituent un vaste groupe de champignons saprophytes ou parasites principalement aquatiques qui se sont perpétués jusqu'à nos jours : les fossiles trouvés dans des couches du Vendien, ressemblent à nos *Chytridiomycota* contemporains. Ils vivent surtout dans les eaux douces et décomposent la chitine et la kératine. Leur thalle ne forme pas un vrai mycélium et certaines espèces sont unicellulaires. Leur caractère le plus remarquable est de posséder des spores mobiles (zoospores) dotées d'un flagelle qui leur permet de nager. Ce sont les seuls mycètes à posséder ce type de spores, mais cette caractéristique pourrait donner à penser que les champignons auraient tous une origine aquatique plutôt que terrestre.

4. Glomeromycota



En se basant sur la technique de l'horloge moléculaire, on peut dater l'apparition des Gloméromycètes à 620–600 Ma, lors de l'Ordovicien, avant l'apparition des premières plantes terrestres. Ces champignons, dont les descendants développent des mycorhizes arbusculaires, vont jouer un rôle fondamental dans la propagation des plantes. Des fossiles ont été découverts dans le Wisconsin (USA) et datent de 460 Ma. Les spores et les hyphes sont semblables à celles des espèces actuelles de l'ordre des Glomérales, comme celles de *Glomus intraradices* (PENATI 2015).

Fig. 3. Glomérale : spore fossile (Source : PENATI 2015)

Pour rappel, les Glomérales développent des « *endomycorhizes à arbuscules et vésicules (ou arbusculaires)*. Ce nom évoque les structures hyphales qui se forment à l'intérieur des cellules, et dessinent de petits arbres. Les hyphes pénètrent les parois cellulaires de la plante, sans percer la membrane plasmique, et entretiennent des rapports d'échange très étroits avec le cytoplasme. Certains d'entre eux forment également, dans les cellules de la racine, des organes de stockage appelés vésicules. » (LECOMTE 2013).

5. *Tortotubus protuberans* (= *Ornatifilum lornensis* ?)

Ce « *n'est pas le plus ancien organisme ayant vécu sur Terre mais il en représente la plus vieille trace* » écrit Joël Ignasse pour nuancer le titre de son article dans Sciences et Avenir – voir ci-dessus : **Introduction** (IGNASSE 2016). « *A la période où cet organisme existait, la vie était presque entièrement limitée aux océans. Rien de plus complexe que des mousses ou des lichens n'avait gagné la terre.* ». Le fossile a été découvert dans un Mudstone¹⁰ et date de 420–410 Ma.

Les traces de mycélium ont été découvertes par Martin Smith dans des microfossiles (SMITH 2016). Il montre une structure en cordons secondaires enroulés autour d'un filament principal ; chez les champignons actuels, ce type de mycélium est associé aux plantes vivants dans des environnements pauvres en éléments nutritifs.

En décomposant la matière organique sur le sol (algues, bactéries, etc.), ces champignons ont contribué à en rendre la surface fertile, favorisant ainsi l'implantation et la prolifération de la végétation primitive (mousses, lichens, ...) de cette époque où la vie était presque limitée aux océans.



Fig. 4. *Tortotubus protuberans* (Photo : M. R. SMITH)

On a identifié dans ces restes des filaments tubulaires (hyphes ?) d'un diamètre de 6–10 µm avec des septa perforés, et des spores asexuées septées (conidies) ; ces caractères ne sont pas sans rappeler les actuels *Ascomycota*.

¹⁰ Roche argileuse meuble et peu stratifiée, provenant de la consolidation d'argiles par compaction.

6. Des géants ambigus : les *Prototaxites*

Contemporain des microscopiques *Tortotubus*, vivait au Québec, en Europe, en Arabie Saoudite ou en Australie un géant qui mesurait jusqu'à 8 mètres de haut : qui dit mieux ? Paradoxalement, malgré ces dimensions colossales et le fait qu'on en connaisse 14 espèces, on n'est pas sûr de l'identité des *Prototaxites*. A leur époque, 420–370 Ma, ils étaient les plus grands organismes vivant sur la terre ferme, ce qui n'était guère difficile dans un monde sans vertébrés terrestres et où la surface émergée n'était peuplée que de petits invertébrés et de plantes de quelques centimètres.

Au moment de sa découverte (1859), *Prototaxites* a été décrit comme le tronc d'un conifère du genre *Taxus* en partie décomposé par des champignons ; mais les premiers « arbres » ne sont apparus que plus tard (Dévonien). Par l'étude des isotopes du carbone, C. K. Boyce et C. Hotton ont démontré qu'il ne s'agissait pas d'une plante (algue), car ses atomes de carbone ne proviennent pas d'une source unique (l'air), comme chez les plantes, mais de très nombreux hydrocarbures, comme chez les champignons qui se nourrissent de tout ce qu'ils peuvent métaboliser dans le sol (BOYCE & HOTTON 2010). Il ne se nourrissait pas du carbone de l'air, mais d'organismes qui pratiquent la photosynthèse ; il était donc hétérotrophe. Ce pourrait dès lors être un champignon (HOBBIE & BOYCE 2010). Mais selon d'autres, il aurait été impossible qu'un tel « monstre » trouve suffisamment de nourriture dans les maigres ressources terrestres d'alors. Marc-André Selosse avait émis l'hypothèse que *Prototaxites* était une sorte de lichen, tirant ses ressources à la fois de la matière organique (hétérotrophie) et de la photosynthèse (autotrophie) (SELOSSE 2002). A moins qu'il ne s'agisse « de tapis d'hépatiques mixotrophes¹¹ partiellement dégradés, par le vent, la gravité ou l'eau, ayant des associés fongiques et cyanobactériens » et qui se seraient enroulés sur eux-mêmes (GRAHAM & al. 2010).



Fig. 5. F. Hueber devant un fossile de *Prototaxites* (Photo : C. HOTTON)

Algue ? Champignon ? Lichen ? Finalement, l'analyse au microscope électronique de fossiles découverts dans le chert de Rhynie¹² et dans le Welsh Borderland a confirmé l'opinion de A. Hobbie et C. K. Boyce : il s'agit bien d'un champignon, non pas un basidiomycète comme on l'a cru avant la découverte de restes d'hyménium, mais un ascomycète (HONEGGER & al. 2017). *Prototaxites taiti* possédait une surface hyméniale composée d'une couche épihyméniale sécrétée par des paraphyses cloison-

¹¹ Qui se nourrit par autotrophie (via la photosynthèse) aussi bien que par hétérotrophie (aux dépens de constituants organiques préexistants), consécutivement ou simultanément.

¹² Voir paragraphe et note suivants.

nées, d'asques polysporiques inoperculés et sans crochet et d'une couche sous-hyméniale formée d'hyphes à parois minces.

*

L'écosystème fossile de Rhynie

En 1910-1913, William Mackie découvre près du village de Rhynie en Écosse, à environ 50 km d'Aberdeen, un écosystème pétrifié dans une chaille¹³ datant du Dévonien inférieur (410 Ma). La description en a commencé entre 1917 et 1921. La découverte a fait sensation, car les organismes fossiles sont parfois préservés entièrement et en trois dimensions, grâce à une silicification extrêmement rapide. Celle-ci s'explique par le contexte volcanique de l'époque : l'activité géothermale a provoqué des inondations ponctuelles (éruptions de geysers, débordements de piscines en terrasses...) ; l'eau était vraisemblablement refroidie à environ 30° C quand elle a atteint la végétation environnante.

Cet écosystème comprend des arthropodes (arachnides, mites, crustacés), des nématodes, algues, lichens, plantes (avec des associations mychoriziennes) et champignons (spores, hyphes et carpophores de *Blastocladiomycota* (anciennement classés dans les *Chytridiomycota*) : *Palaeoblastocladia milleri*, *Glomeromycota* : *Glomites rhyniensis* sur tronc d'*Aglaophyton major*, *Ascomycota* : *Paleopyrenomycites devonicus*).



Fig. 6. Zoosporange de *Palaeoblastocladia milleri* sur *Aglaophyton major* (Photo in TAYLOR 2015)

7. *Palaeoblastocladia milleri*

Ce champignon se présente dans le chert de Rhynie sous la forme de touffes de 200 µm de long émergeant des stomates et entre l'épiderme et la cuticule d'*Aglaophyton major* (plante intermédiaire entre les plantes vasculaires et les mousses). Les thalles sont formés d'hyphes de 16 µm de diamètre, non cloisonnées et branchues (TAYLOR & al. 2015). Les thalles sont de deux types : sporothalle et gamétothalle. Dans le premier, les terminaisons hyphales en bulbe sont des zoosporanges qui produisent et contiennent les zoospores - spore portant un cil vibratile et mobile dans l'eau), certaines avec des zoospores à différents stades de développement. Les seconds ou gamétothalles (structures qui produisent et qui contiennent des gamètes) ont une forme de tonneau.

¹³ « Chaille » ou « chert » est le nom donné à une concrétion partiellement silicifiée au sein de masses calcaires. De teinte généralement claire, elle est constituée d'un mélange de calcédoine et de calcite. Les silex entrent dans cette catégorie, mais sont généralement considérés séparément.

Tous ces caractères sont identiques à ceux des Blastocladiomycètes actuels, à l'exception du fait qu'aucun de ces articles ne montre des papilles de décharge (sortes d'opercule) ; la libération des zoospores se faisait peut-être par la dissociation de la paroi du zoosporange.

8. *Glomites rhyniensis*

Glomites rhyniensis fournit le premier exemple incontestable de mycorhize avec arbuscules (endomycorhizes) et apporte la preuve que l'échange de nutriments entre les champignons et les plantes est très ancien et date de l'époque où celles-ci commencent à envahir la terre ferme (TAYLOR 1995).

Les hyphes extra-racinaires sont aseptées et à paroi double ; à l'intérieur de la racine, les unes, à paroi mince, abondamment branchues et parfois terminées par des vésicules, forment un réseau assez dense ; d'autres, dans les cellules de la partie externe du cortex, forment des arbuscules comme dans les endomycorhizes actuelles

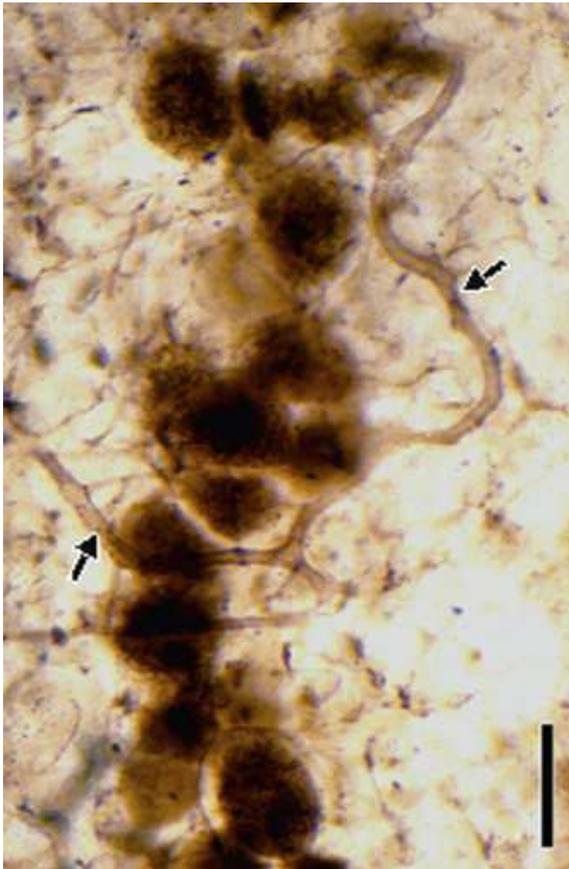


Fig. 7. Hyphes et arbuscules de *G. rhyniensis* dans *Aglaophyton major*. Échelle = 80 μm . (Photo: H. KERP)



Fig. 8. *G. rhyniensis* chlamydo-spore intercalaire. Échelle = 70 μm . (Photo in TAYLOR & al. 2009)

9. *Paleopyrenomycites devonicus*

Paleopyrenomycites devonicus est un ascomycète du Dévonien (400 Ma) : c'est le plus ancien fossile que l'on peut identifier avec certitude comme appartenant à ce groupe ; l'exemplaire se développait sur une plante vasculaire : *Asteroxylon mackiei* (rhizome nu portant des tiges), apparenté aux Ptéridophytes (TAYLOR & al. 2015). Sa morphologie est comparable à celle de nos actuels pyrénomycètes. Les périthèces sphériques, juste sous l'épiderme de l'hôte, mesurent en moyenne 400 μm et leur paroi est formée de deux couches d'hyphes. Les asques, d'une longueur d'environ 50 μm , contiennent entre seize et trente-deux ascospores, celles-ci mesurant environ 5 μm de long.

Des basidios, entre autres...

10. *Mycocarpon cinctum*

Le fossile de *Mycocarpon cinctum*, datant de 330 Ma, a été décrit par KRINGS & al. 2010. Il évoque un carpophore sphérique, mesurant $\leq 200 \mu\text{m}$ de diamètre, avec une cavité centrale et une double

paroi : la paroi externe, épaisse de 10 μm est constituée d'hyphes à paroi mince, septées, entrelacées, mesurant 3–6 μm de diamètre ; la paroi interne, épaisse de 15 μm , est formée de branches de la première couche, irrégulières, densément entrelacées, à paroi devenant brusquement plus épaisse.



Fig. 9. Périthèces de *Paleopyrenomycites*-sur *Asteroxylon* (Photo : N. T. TAYLOR)

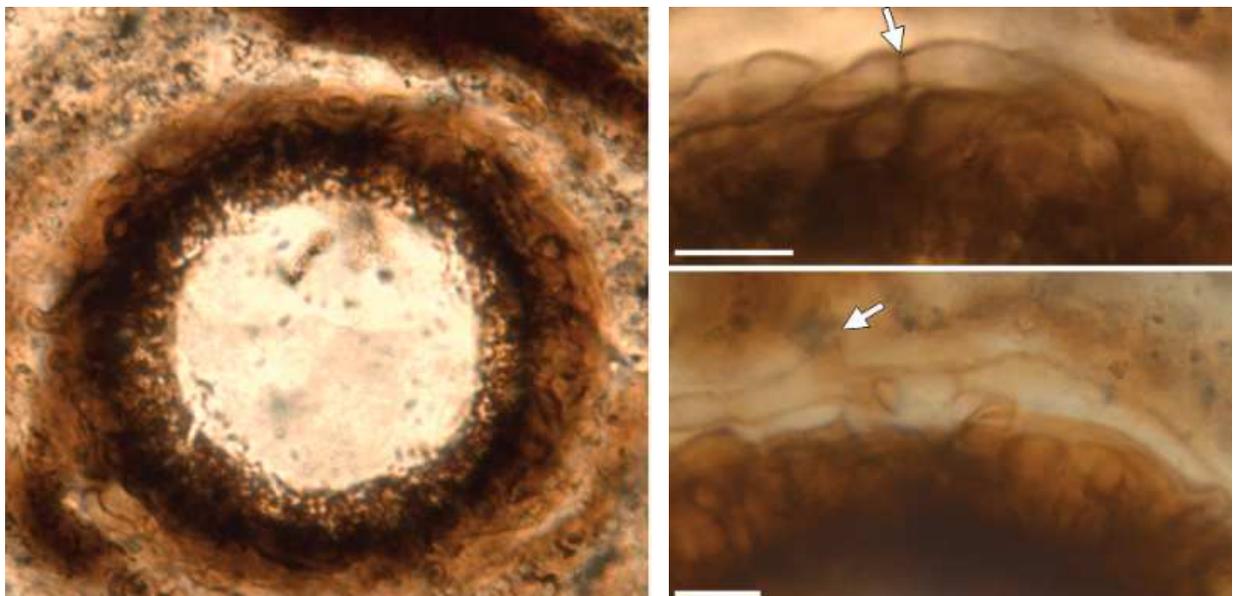


Fig. 10. *Mycocharpon cinctum*. A droite : couche externe, avec septum (flèche) au-dessus et branche (flèche) en-dessous – échelle : 10 μm . (Photos : KRINGS & al. 2010)

La cavité centrale contient de petites sphères d'abord interprétées comme étant des ascospores. Selon MEYEN 1987, ce pourrait être un ascomycète, car le fossile ressemble à une cléistothèce contenant des asques. Mais la présence d'hyphes à septa porés comme chez les basidiomycètes pose problème. On pense maintenant qu'il s'agirait plutôt d'un Zygomycète : la grande sphère étant consi-

dérée comme une zygospore et la structure entière, comme un zygosporange à manteau. Dans ce cas, les sphères plus petites parfois présentes dans la grande sphère seraient un certain type de microcycète parasite (KRINGS & al. 2013, p. 7).

11. *Palaeosclerotium pusillum*

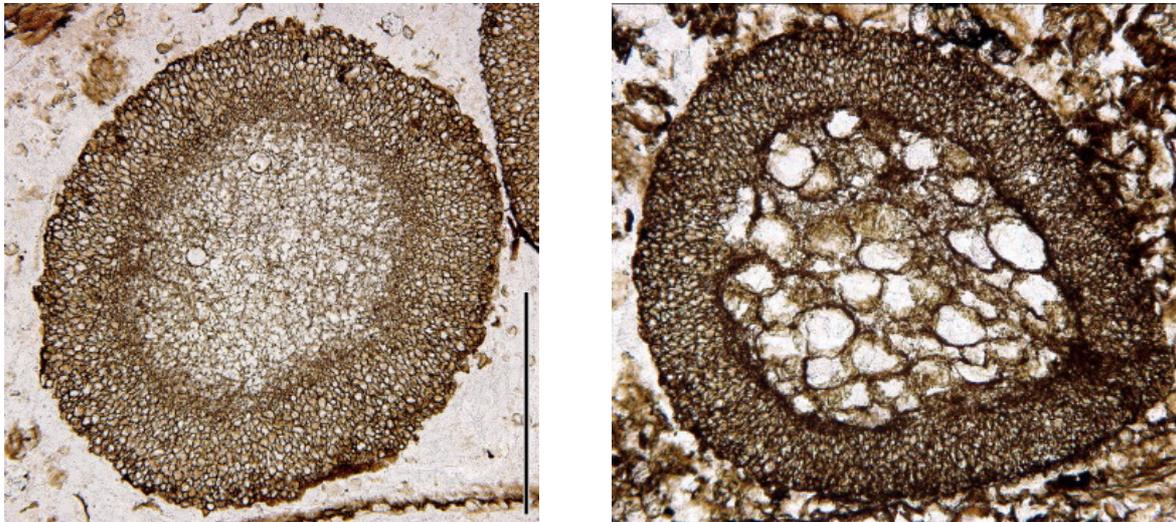


Fig. 11. *Palaeosclerotium pusillum* : sous la couche pseudoparenchymateuse, zone centrale contenant : à gauche, des hyphes branchées et septées – échelle = 500 µm ; à droite, des corps en forme de spores (Photos : *in* TAYLOR & al. 2015)

On rencontre, chez *Palaeosclerotium pusillum*, datant de 310 Ma, des difficultés d'interprétation du même type que chez le précédent : les carpophores, qui peuvent atteindre 1,2 mm de diamètre, ont d'abord été décrits comme des sclérotés (ROTHWELL 1972). Mais en réalité, ils présenteraient à la fois des structures typiques des ascomycètes : cléistothèces, et des basidiomycètes : hyphes avec septa à dolipore constituant les cléistothèces et hyphes avec boucles portant les cléistothèces (DENNIS 1976). SINGER 1977 suggère qu'il y aurait en réalité deux champignons : un ascomycète proche des Eurotiales parasité par le mycélium d'un basidiomycète. PIROZYNSKI & WERESUB 1979 contestent cette hypothèse : *P. pusillum* représenterait un type primitif de champignon dikaryote qui n'est ni ascomycète ni basidiomycète, mais plutôt un intermédiaire entre les basidiomycètes et une symbiose de type lichen. Les asques décrits dans certains spécimens seraient des cavités dans le stroma. HAWKSWORTH 1994 confirme l'hypothèse de R. L. Dennis : cléistothèces avec asques contenant de 4 à 8 spores et fixées à des hyphes bouclées ; il aurait donc existé, durant la période du Pennsylvanien moyen, un « chaînon » intermédiaire, mais entre ascos et basidios.

12. *Palaeofibulus antarticus*



Fig. 12. *Palaeofibulus antarticus* : hyphes bouclées (Photos : OSBORN & al.)

Palaeofibulus antarticus est, à ce jour, le plus ancien fossile identifié avec certitude, malgré l'absence d'articles de reproduction, comme appartenant à un basidiomycète (LI D.-W. & al. 2016). Datant de 330 Ma, il précède donc *Palaeancistrus martinii* (ci-dessous), considéré auparavant comme le plus ancien. Il a été découvert à Esnost (Autun, France) dans le rachis de *Botryopteris antiqua*, une filicale (fougère) fossile. Il est constitué d'hyphes bouclées et abondamment branchues formant des amas dans les cellules de l'hôte et d'hyphes non branchues passant de cellule en cellule ; parfois, une branche est issue d'une boucle (OSBORN & al. 1989).

13. *Palaeancistrus martinii*

C'était l'ancien lauréat de la course à la plus grande ancienneté chez les Basidiomycètes. *Palaeancistrus martinii* a été découvert aux USA, dans l'Illinois (DENNIS 1970) et vivait il y a 315–310 Ma (Pennsylvanien moyen) comme saprophyte d'une fougère fossile du genre *Zygopteris* dont il avait envahi le xylème. A l'époque de sa découverte (1969), il était le premier témoignage connu d'un champignon à hyphes bouclées, donc le plus ancien fossile incontestable d'un basidiomycète. Vingt ans plus tard, il a été relégué à la deuxième place par *P. antarticus* – voir ci-dessus (LI D.-W. & al. 2016).

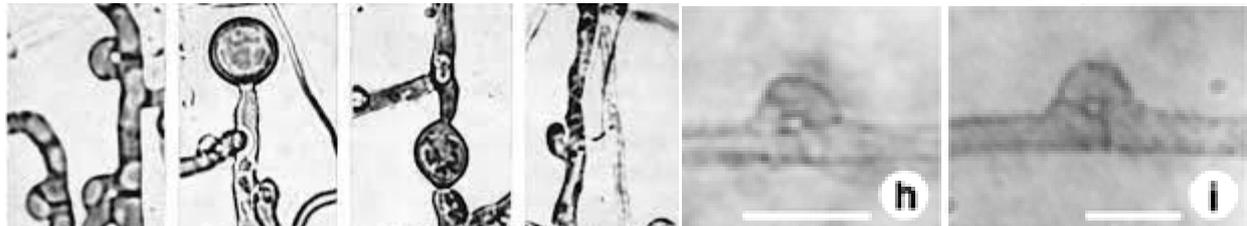


Fig. 13. *Palaeancistrus martinii* ; à gauche : boucles et chlamydospores (DENNIS 1970) – à droite : boucles (in KRINGS & a. 2011)

Les hyphes, d'un diamètre de 2,7–4,8 μm , sont cloisonnées et bouclées et se ramifient abondamment à angle droit. Des gonflements intercalaires et terminaux représenteraient, selon DENNIS 1970, des chlamydospores comparables à celles de *Lentinus tigrinus*, un lignivore de la famille des *Polyporaceae*. Tout porte donc à croire que *P. martinii* aurait été un saprophyte. Si tel est le cas, le saprophytisme est apparu très tôt chez les basidiomycètes et pourrait être leur mode de vie le plus ancien.

*

A partir de cette époque (Carbonifère supérieur), on peut affirmer que des représentants de toutes les divisions actuelles du règne des *Mycota* sont apparus sur la terre ferme. Mais à l'exception de l'ambigu *Prototaxites*, ils n'existaient encore que sous la forme d'organismes microscopiques. Peu à peu vont apparaître ce que nous appelons des « macromycètes ».

Par ailleurs, dès le Trias et surtout le Carbonifère, avec l'apparition des arbres, un nouveau genre de fossile va se former : les ambres, dans lesquels les organismes inclus restent dans un état de conservation exceptionnel. Comme exemple de ce processus de fossilisation, voici la manière dont se sont formés les ambres et lignites du bassin Comatillo, en République dominicaine :

- Un arbre laisse écouler de la résine suite à événement tel qu'une blessure, etc. (voir : **Fig. hors-texte**)
- La résine durcit au contact de l'air, devient du copal et tombe au sol.
- Le copal est entraîné le long des pentes par les eaux de ruissellement (averses,...) et est soit déposé dans un lagon côtier, mélangé avec plantes et sédiments, soit transporté par les rivières vers les bassins marins où il repose sur le fond parmi sables et graviers.
- Un enfouissement de plus en plus profond au cours des millions d'années crée des conditions spéciales de pression et de température qui transforment plantes et copal respectivement en lignite et ambre.
- Le même processus transforme les sédiments en roche.
- Un soulèvement tectonique, combiné à l'érosion, expose les roches porteuses d'ambre à fleur de sol (ITURRALDE-VINENT 2001).

*

Un attardé et des airs de famille

14. *Palaeodikaryomyces baueri*

Conservé dans de l'ambre du Schliersee (Alpes bavaroises), *Palaeodikaryomyces baueri* date du Crétacé (± 95 Ma). Ses hyphes sont principalement cénocytiques¹⁴ ou irrégulièrement cloisonnées, avec des vésicules où se développent de courtes branches qui fusionnent autour de l'hyphe principale et forment des boucles avec des cloisons. Sur ces boucles apparaissent des kystes qui ressemblent à une oogone¹⁵ (DÖRFELT & SCHÄFER 1998 et KRINGS & al. 2013). Il a conservé les caractères des *Dikaryomycetidae* primitives où il n'y avait pas de différence entre Ascomycètes et Basidiomycètes ; SCHÖNBORN & al. 1999 considèrent qu'il occupe, dans l'évolution, un point de jonction entre le groupe Ascus-Basidios et les Zygomycètes. Comme les Ascomycètes sont attestés déjà depuis des centaines de millions d'années (p. ex. : *Paleopyrenomycites devonicus*, 400 Ma) et les Basidiomycètes, depuis 200 Ma (p. ex. : *Palaeancistrus martinii*, 310 Ma), SCHMIDT et al. 2001 ont émis l'hypothèse que *P. baueri* était un champignon archaïque qui avait perduré jusqu'à la fin du Mésozoïque.

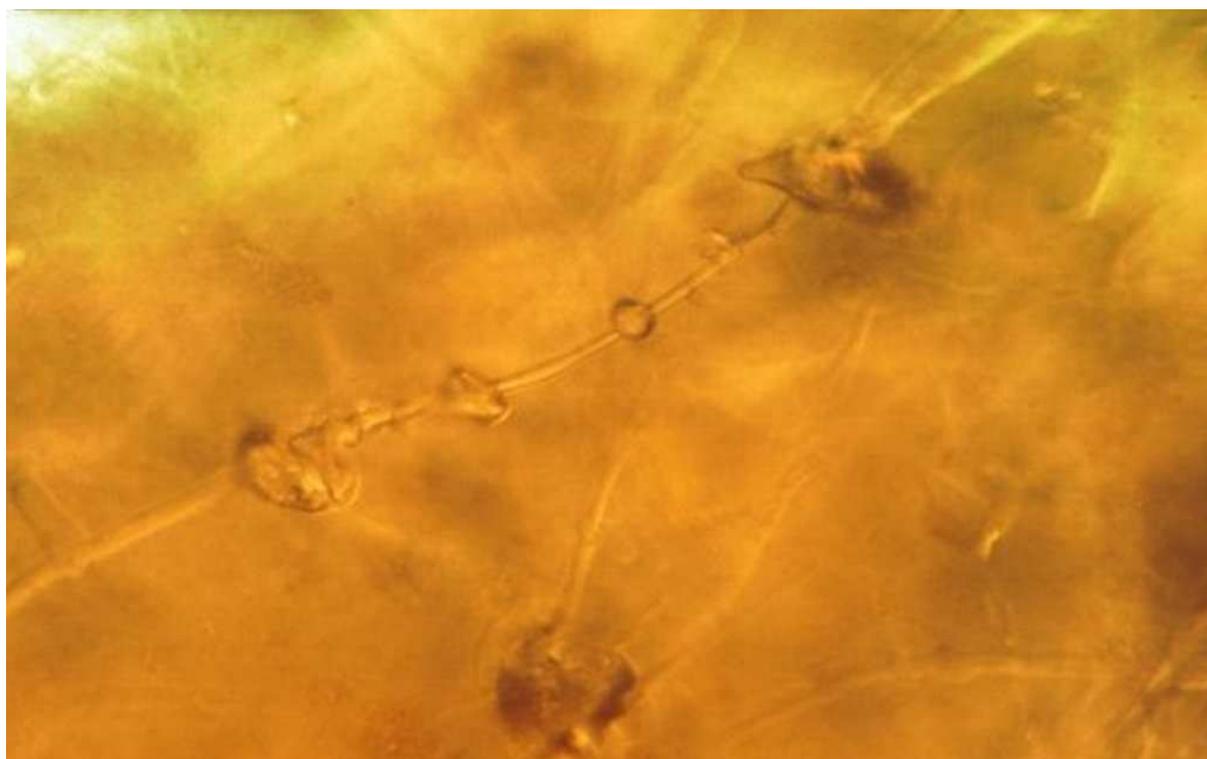


Fig. 14. *Palaeodikaryomyces baueri* : boucles et kystes (Photo : SCHÖNBORN & al. 1999)

15. *Jimwithea circumtecta*

Jimwithea circumtecta est un représentant des zygomycètes du Trias (245–228 Ma) trouvé dans de la tourbe perminéralisée de l'Antarctique. Il appartient à la famille des Endogonacées, espèces symbiotiques à endomycorhizes (KRINGS & al. 2013). Ce type de symbiose est déjà attesté depuis l'Ordovicien (voir ci-dessus : 4. *Glomeromycota*). Les structures reproductrices sont comparables à celles que l'on trouve dans l'actuel genre *Endogone* : zygosporange (cellule à paroi épaisse où se forme la zygospore) et gamétanges (microgamétange où se forment les gamètes mâles – microgamètes (spermatozoïdes) – et macrogamétange où se forment les gamètes femelles – macrogamètes (ovule)).

Le zygosporange globuleux à subglobuleux-ellipsoïde mesure 70–90 μm de diamètre (manteau compris), avec un manteau à une couche de 20 μm d'hyphe sans cloisons, irrégulièrement gonflées, étroitement entrelacées. Les gamétanges sont issus d'hyphe du même type constituant une gléba : macrogamétange fixé par un macrosuspendeur en forme de sac et microgamétange fixé par un microsuspendeur en forme d'hyphe (KRINGS & al. 2012).

¹⁴ Ou « siphonnées », c'est-à-dire : sans cloison ; ces hyphes sont multinucléées et leurs noyaux ne sont donc pas séparés par des septa. Chez les *Mycota*, ce type d'hyphe est caractéristique des Zygomycètes.

¹⁵ Organe dans lequel se forment les cellules femelles (oosphère), chez les algues et certains champignons.

16. *Quatsinoporites cranhamii*

Le premier fossile de la famille des *Hymenochaetaceae* est un fragment pétrifié d'hyménophore poroïde de *Quatsinoporites cranhamii* datant de 118–113 Ma et découvert en Colombie britannique (Canada) (HIBBETT & MATHENY 2009). Le fragment abrasé a été transporté par l'eau avant d'être englobé dans un nodule calcaire. Malgré ses dimensions minuscules (5 x 2 x 3 mm) et l'absence de basides et de spores, sa classification a pu être confirmée par ses caractères spécifiques : absence de boucles, pores et soies (SMITH & al. 2004).

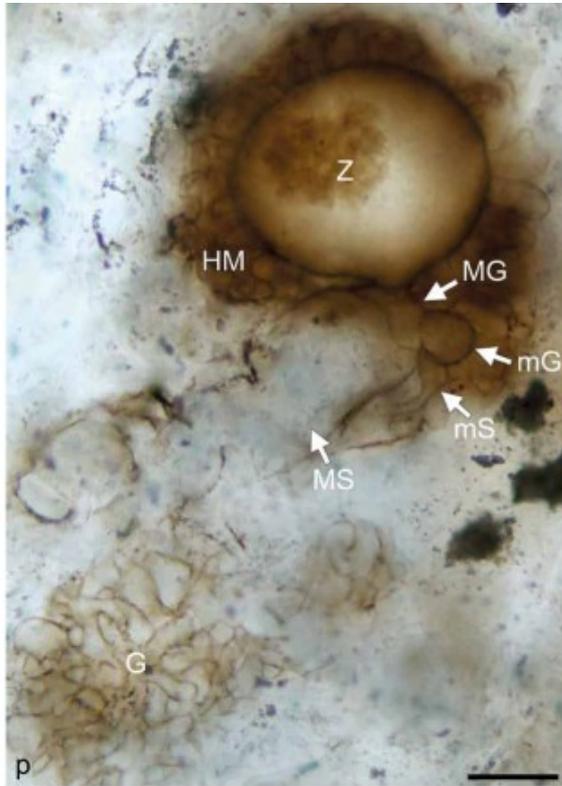


Fig. 15. *Jimwithea circumtecta* : zygospore(Z), macrogamétange(MG), microgamétange (mG), macrosuspenseur (MS), micro-suspenseur (mS), manteau hyphal (HM), gléba (G) – échelle = 20 μ m (Photo : KRINGS & al. 2013)



Fig. 16. *Quatsinoporites cranhamii* : pores (en haut) – échelle = 1,0 mm et cystide (en bas, flèche) – échelle = 50 μ m (Photos : SMITH & al. 2004)

*

Le plus ancien ?

Avec la mise au jour de fossiles dont la morphologie évoque l'image que le grand public se fait d'un champignon, inévitablement, s'est posée la question du « plus ancien » du monde, les nouvelles découvertes faisant l'objet de scoops dans la presse généraliste (voir **INTRODUCTION**).

Jusqu'il y a peu, la palme revenait à *Palaeoagaricites antiquus* datant du Crétacé moyen. Il l'avait emporté sur *Archaeomarasmius leggettii*, datant du Crétacé supérieur. Plus récemment, *Gondwanagaricites magnificus*, Crétacé inférieur, a mis tout le monde d'accord (HEADS & al. 2017).

Pour citer d'autres candidats, *Aureofungus yaniguaensis*, *Coprinites dominicana* et *Protomyцена electra*, datant tous du Miocène, étaient aussi sur les listes.

17. *Gondwanagaricites magnificus*

Comme dit plus haut, *Gondwanagaricites magnificus* (115 Ma) remporte le titre de plus ancien champignon à lamelles connu : il a l'intérêt de confirmer la présence d'Agaricales dans le Gondwana¹⁶ au

¹⁶ Le **Gondwana** est le méga-continent qui réunissait, à la fin de l'ère primaire, l'Amérique du sud, l'Antarctique, l'Afrique, l'Inde et l'Australie. Il était issu de la fracture de la Pangée, l'ancien continent unique qui rassemblait l'ensemble des terres émergées.

cours du Crétacé inférieur et il reste à ce jour l'unique fossile minéral connu d'une Agaricale. Le remarquable état de conservation résulte des conditions dans lesquelles il a été recouvert par les sédiments : probablement entraîné par le ruissellement dans un lagon à l'eau légèrement salée et très pauvre en oxygène, il a mis longtemps à se décomposer et ses tissus ont laissé leur empreinte dans la couche sédimentaire (HEADS & al. 2017).



Fig. 17. *Gondwanagaricites magnificus* (Photo : HEADS & al. 2017)

De tels gisements, particulièrement remarquables, portent le nom de *Konservat-Lagerstätten* « dépôts de fossiles préservés ». Celui de *G. magnificus* est la « Crato Formation » au Nord-est du Brésil.

Le chapeau, de forme circulaire, convexe, glabre et strié, mesure 10 mm de diamètre, avec une marge légèrement incurvée ; voile absent ; contexte épais de 3,0 mm. Les lamelles largement adnées ont une marge entière et mesurent jusqu'à 4,5 mm de large. Le stipe droit, cylindrique, légèrement bulbeux à la base, mesure 34 x 6,5 mm ; il est marqué de stries longitudinales et ne porte pas d'anneau.

En l'absence de spores, on ne peut le classer avec certitude dans une famille, mais son habitus général rappelle celui des *Strophariaceae*.

18. *Palaeoagaricites antiquus*

Les restes du carpophore en partie décomposé de *Palaeoagaricites antiquus* ont été conservés dans les ambres fossiles du nord-est birman (Myanmar) datant de 105 Ma. Ces gisements sont très riches, puisque les champignons y voisinent avec de nombreux autres organismes : plantes, insectes...

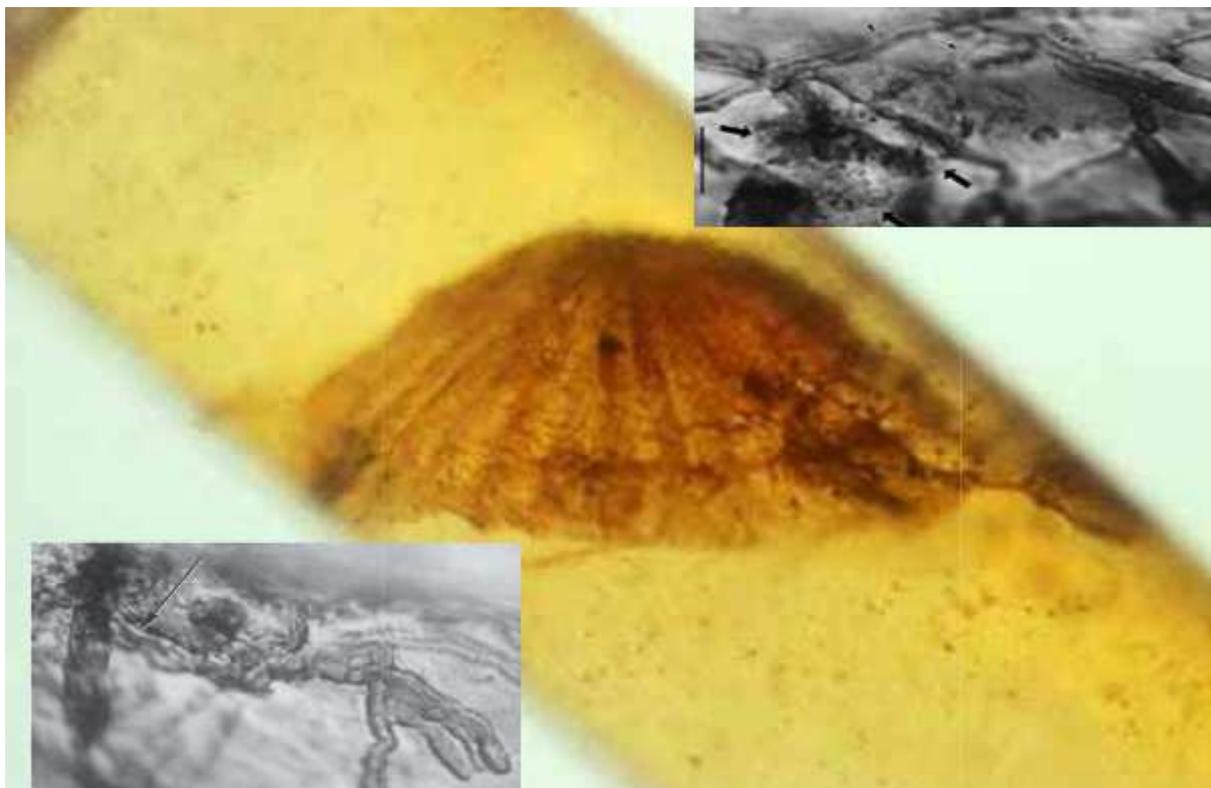


Fig. 18. *Palaeoagaricites antiquus* (Photo : BLOCK 2014) **et en haut : *Mycetophagites atrebora*** ; **en bas : *Entropezites patricii*** (Photo : BOUCOT & POINAR 2010)

Le pied manque, mais il subsiste un chapeau convexe de 2,2 mm, à marge un peu réfléchie. Sur les lames ont été observées des spores lisses et ovales de 3-5 μm (BOUCOT & POINAR 2010).

P. antiquus a été longtemps considéré comme le fossile du plus ancien champignon à lamelles connu avant d'être détrôné par *A. leggettii*, et plus récemment par *G. magnificus* (voir ci-dessus). Mais l'intérêt de cette découverte réside ailleurs : en effet, on y a décelé le premier cas connu de parasitisme et d'hyper parasitisme (BLOCK 2014). Avant d'être englué dans la résine, *P. antiquus* avait été attaqué par *Mycetophagites atrebora*. Le mycélium de ce dernier couvrait le chapeau de son hôte et avait en partie pénétré ses tissus ; la présence d'une substance toxique provoquant l'éclatement des cellules serait, selon POINAR 2007, la preuve que *M. atrebora* était une espèce nécrotrophe (organisme qui parasite et tue son hôte).

Mais le plus inattendu, c'est que le parasite était lui-même parasité ! Un troisième larron, *Entropezites patricii*, nécrotrophe lui aussi, avait envahi et détruisait le mycélium de *M. atrebora* : l'arroseur arrosé !

19. *Archaeomarasmius leggettii*

Un autre candidat malchanceux, *Archaeomarasmius leggettii*, découvert dans l'ambre du New Jersey (94–90 Ma) présente des caractères des actuelles espèces de la famille des *Marasmiaceae* et ressemble aux *Marasmius* ou *Marasmiellus*. Un des fossiles est un chapeau complet de 3,2 mm de diamètre avec le stipe, l'autre est un fragment de chapeau. *A. leggettii* vivait vraisemblablement en saprophyte sur des débris de plantes ou d'arbres. Même si les études anatomiques et moléculaires ont suggéré qu'il y a eu convergence et parallélisme dans l'évolution des carpophores des homobasidiomycètes, HIBBETT & al. 1997 estiment que l'âge de ces fossiles conforte l'hypothèse selon laquelle la distribution cosmopolite de certains champignons serait due à la fragmentation de leur aire de répartition provoquée par la dérive des continents (fracturation du Gondwana). De plus, la similitude frappante de ces fossiles avec les formes existantes suggère que, pendant de longues périodes, les homobasidiomycètes ont subi peu de changements morphologiques.



Fig. 19. *Archaeomarasmius leggettii* (American Museum of Natural History)

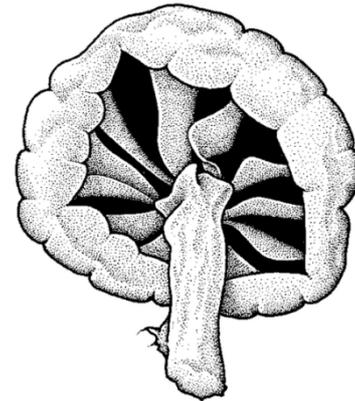


Fig. 19a. *A. leggettii* (Reconstitution par D. S. HIBBETT)

*

Comme nos contemporains

À partir du Crétacé inférieur, les champignons « supérieurs » ont acquis les formes que nous leur connaissons aujourd'hui. Il devient donc souvent possible de les classer dans une famille, voire un genre actuels, comme nous l'avons déjà vu pour *Q. cranhamii* et *A. leggettii*. Une exception (?) dans les taxons cités ci-dessous : *Aureofungus*.

20. *Palaeoclavaria burmitis*



G. O. Poinar et A. E. Brown, les auteurs du nom, écrivent : « *Palaeoclavaria burmitis* *gen. et sp. nov.* (*Palaeoclavariaceae* *fam. nov.*, Hymenomycetes) is ... the first fossil record of the Aphyllophorales » (POINAR & BROWN 2003). Mais peu après, on découvrait *Q. cranhamii* – voir plus haut –, une autre Aphyllophorale qui le précède d'environ 10 Ma. En paléontologie, le titre de « plus ancien » est sans cesse remis en jeu ! Quoi qu'il en soit, à ce jour, *P. burmitis* est le plus ancien fossile de champignon clavarioïde (*Basidiomycota*, Gomphales). Une série de carpophores et d'hyphes en ont été mis à jour dans les ambres du Myanmar (voir : *P. antiquus*), et date donc de 105 Ma. Le champignon rappelle *Clavariadelphus*, mais mesure seulement quelques mm. Le nom *burmitis* vient de *Burma*, forme anglicisée de « Birmanie ».

Fig. 20. *Palaeoclavaria burmitis* (Photo in POINAR 2016)

21. *Coprinites dominicanus*

Autre champignon conservé dans l'ambre, *Coprinites dominicanus* provient de la mine de La Toca (République dominicaine) dont les dépôts datent de 35–40 Ma (ITURRALDE-VINENT 2001). Le fossile consiste en un chapeau rose brunâtre complet de 3,5 mm de diamètre, convexe avec une petite dépression centrale ; la chair est mince et la surface légèrement squamuleuse. Le stipe (x 0,4mm) est cassé : une partie adhère encore au chapeau et le reste repose à côté. Sous le chapeau, une quinzaine de lames adnées et espacées, mêlées à des lamellules, portent des basides avec des spores ; celles-ci sont brun clair, lisses, ellipsoïdes à oblongues, longues de 6 à 7 µm, avec un pore germinatif. L'habitat était apparemment sur le bois.



Fig. 21 *Coprinites dominicanus* (Photo in POINAR & SINGER 1990)

Cette espèce fossile diffère des taxons actuels par ses spores relativement petites, par l'absence de boucles et d'auto-déliquescence, mais les autres caractères morphologiques, déjà très proches des formes d'aujourd'hui, donnent à penser que les Agaricacées sont apparues beaucoup plus tôt que le début du Tertiaire (POINAR & SINGER 1990).

22. *Xylaria antiqua*

Xylaria antiqua est décrit des ambres dominicaines de la Cordillera Septentrional, datant du Tertiaire (20–15 Ma). Son état de conservation est excellent : les hyphes et les spores sont inaltérées et les caractères morphologiques des *Xylariaceae* et du genre *Xylaria* ont pu être observés : stroma, périthèces, ascospores et une poussière blanche de cellules conidiogènes portant conidiophores et conidies (POINAR 2014). Les carpophores mesurent 15 mm de haut et les spores, 15–18 x 7–11 µm, avec la fente longitudinale typique chez les *Xylaria*. C'est la première trace d'un carpophore de *Xylariaceae*, avec déjà tous les caractères du groupe.

23. *Protomyцена electra*

Protomyцена electra a été également découvert dans les ambres dominicaines. Un seul spécimen complet est connu, le deuxième étant un fragment de chapeau (HIBBETT & al. 1997 et TAYLOR & al. 2015). Le chapeau, convexe, un peu umboné, mesure 5 mm de diamètre. Les lames adnées, anastomosées et distantes sont mêlées à des lamellules. Le pied, nu, cylindrique, courbe, mesure 10 mm de long. Ce champignon, très semblable aux espèces actuelles de *Mycena*, était sans doute saprophyte de litière et débris ligneux.

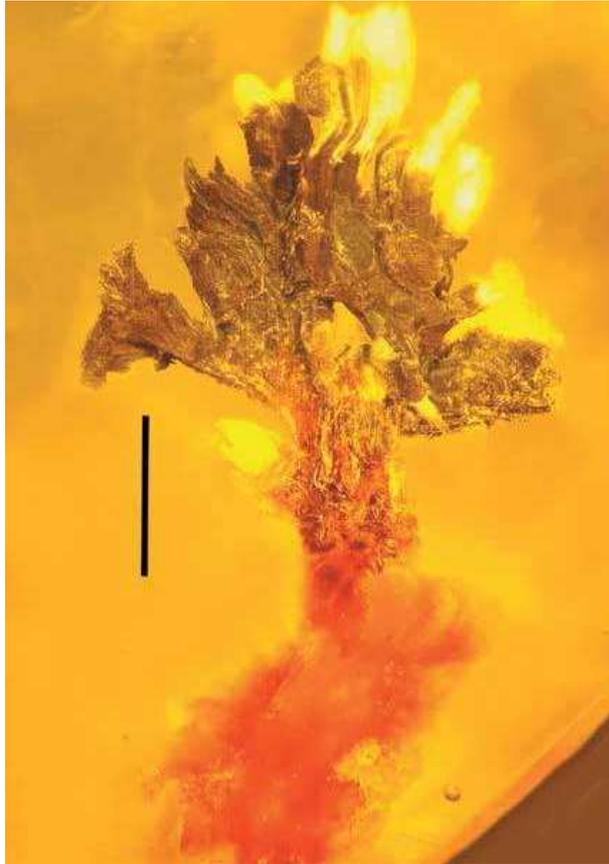
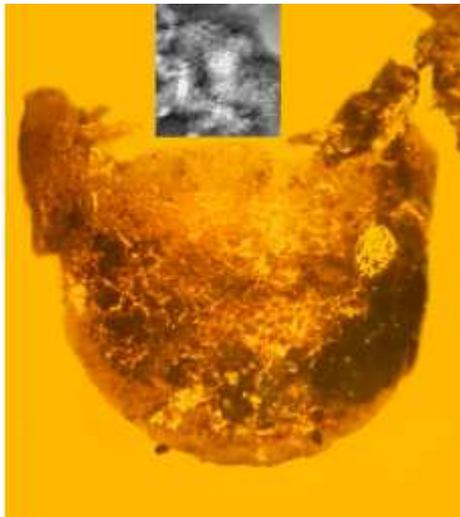


Fig. 22. *Xylaria antiqua* ; échelle : 24 mm (Photo in POINAR G. O., 2014)



Fig. 23. *Protomyцена electra* (Photo in HIBBETT & al. 1997)

24. *Ganoderma* sp.



Provenant des mêmes gisements que le précédent, un petit polypore a été provisoirement déterminé comme un *Ganoderma* sp. Il a été en partie dévoré par un agent non identifié, mais on peut reconnaître les petits pores de l'hyménophore et la marge arrondie typiques du genre (POINAR 2016).

D'autres polypores fossiles présentent aussi des similitudes évidentes avec les taxons actuels, comme leur nom générique le suggère, par exemple : *Trametites eocenicus* : Eocène (56–34 Ma) ; *Lenzites gastaldii*, *Ganodermites libycus* et *Archeterobasidium syrtae* : Miocène moyen (16–12 Ma) ; *Fomes idahoensis* : Pliocène (5,3–2,6 Ma).

Fig. 24. *Ganoderma* sp. (Photo in POINAR 2016)

25. « Sans famille »

Malgré son excellent état de conservation, *Aureofungus yaniguaensis* (République dominicaine, mines de Yanigua, 20–15 Ma.), n'a pu être classé dans une famille actuelle d'Agaricales : les caractères anatomiques distinctifs n'ont pas pu être observés. En effet, l'épaisseur de l'ambre n'a pas permis d'utiliser un objectif supérieur à x 10 pour l'analyse de l'ornementation des spores et des structures de la cuticule du chapeau et du stipe. Les spores semblent être pigmentées, mais cela pourrait être un artefact ou un effet optique. Le chapeau, convexe avec un large umbon, mesure 3 mm de diamètre ; il est jaune-brun, glabre avec une marge incurvée et striée. L'hyménophore lamellé ne

comporte pas de lamellules. Le stipe, central, cylindrique, lisse et sans anneau ni volve, mesure 0,8 x 7 mm. Les spores sont largement elliptiques : 3,5–4,4 x 3,0–3,5 μm .

La forme et la taille du carpophore suggèrent qu'*A. yaniguaensis* pourrait être apparenté aux *Tricholomataceae* ou peut-être à certains taxons à spores sombres comme *Coprinellus disseminatus* (HIBBETT & al. 2003).

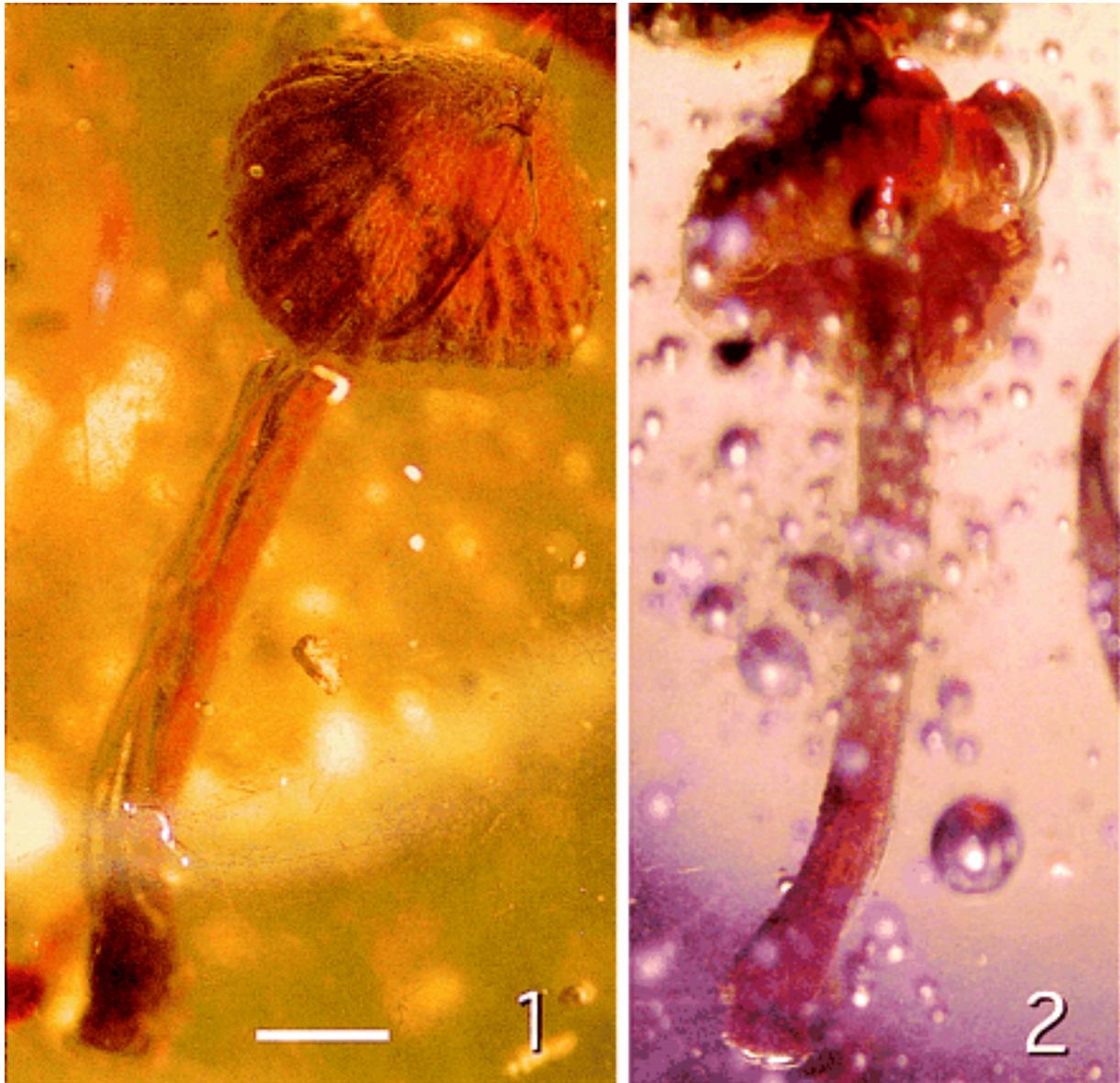


Fig. 25. *Aureofungus yaniguaensis* (Photo in HIBBETT & al. 2003)

CONCLUSION

La ligne du temps nous a dévoilé des périodes d'une longueur presque inconcevable où *Homo sapiens* peut à peine laisser sa trace, tant son existence est brève dans l'histoire de notre Terre. Et à l'inverse, comment ne pas rester muet devant l'incroyable longévité des mycètes dont certains sont parvenus jusqu'à nous presque inchangés depuis leur apparition.

Ils étaient là, invisibles et microscopiques, parasitant les organismes marins, puis colonisant la terre ferme et travaillant avec patience et discrétion à la rendre accueillante aux plantes qui allaient quitter les océans. Dès l'installation de celles-ci, les uns se sont associés à elles, leur permettant de profiter

des maigres ressources nutritives d'un sol encore à demi stérile, tandis que d'autres, devenus saprophytes, ont commencé à recycler les matières organiques.

Alors que les Glomérales se maintenaient sans beaucoup évoluer, les Chytrides se répartissaient en « conservateurs » et « progressistes » : les premiers, à l'instar des Glomérales, poursuivaient leur route, imperturbables, jusqu'à nous ; les autres, au gré des mutations, gardaient leurs hyphes siphonnées et devenaient Zygomycètes ou se cloisonnaient pour donner les Ascomycètes d'abord, les Basidiomycètes ensuite, lorsqu'ils ajouteront un dolipore à leurs cloisons.

Ce long cheminement est ponctué par des étapes où l'on peut reconnaître les proches parents de nos contemporains : une hyménochétacée, un xylaire ou un marasme datant de 100 millions d'années sont parfaitement identifiables !

Mais le plus fascinant n'est-il pas que la mise à jour de nouveaux fossiles nous amène sans cesse à faire des bonds vertigineux dans le passé, jusqu'à 500 millions d'années, comme la découverte d'*Ourasphairia giraldae* ?

INDEX DES TAXONS CITÉS

Nomenclature et classification

En gras: les taxons commentés

Archaeomarasmius leggettii Hibbett, D. Grimaldi & Donoghue 1997 (Fossil *Basidiomycota*, *Agaricomycetes*, *Agaricales*, *incertae sedis*) : n° 19

Archeterobasidium syrtae Koeniguer & Locq. 1979 (Fossil *Basidiomycota*, *incertae sedis*) : n° 24

Aureofungus yaniguaensis Hibbett, Manfr. Binder & K.D. Wang 2003 (Fossil *Basidiomycota*, *Agaricomycetes*, *Agaricales*, *incertae sedis*) : n° 25

Chytridiomycota Doweld 2001 : n° 3

Coprinites dominicanus Poinar & Singer 1990 (Fossil *Basidiomycota*, *Agaricomycetes*, *Agaricales*, *Agaricaceae*) : n° 21

Entropezites patricii Poinar & R. Buckley 2007 (Fossil *Ascomycota*, *Sordariomycetes*, *Hypocreales*, *incertae sedis*) n° 18b

Fomes idahoensis R.W. Br. 1940 (Fossil *Basidiomycota*, *Agaricomycetes*, *Polyporales*, *Polyporaceae*) : n° 24

***Ganoderma* sp** (Fossil *Basidiomycota*, *Agaricomycetes*, *Polyporales*, *Polyporaceae*) : n° 24

Ganodermites libycus A. Fleischm., M. Krings, H. Mayr & Agerer 2007 (Fossil, *Basidiomycota*, *Agaricomycetes*, *Polyporales*, *Polyporaceae*) : n° 24

Glomeromycota C. Walker & A. Schüßler 2001 : n° 4

Glomites rhyniensis T.N. Taylor, W. Remy, Hass & Kerp 1995 (Fossil *Glomeromycota*, *Glomeromycetes*, *Glomerales*, *Glomeraceae*) : n° 8

Gondwanagaricites magnificus Heads, A.N. Mill. & J.L. Crane 2017 (Fossil *Basidiomycota*, *Agaricomycetes*, *Agaricales*, *incertae sedis*) : n° 17

Jimwithia circumtecta M. Krings & T.N. Taylor 2012 (Fossil *Ascomycota*) : n° 15

Lenzites gastaldii (Heer) Mesch. 1892 (Fossil *Basidiomycota*, *Agaricomycetes*, *Polyporales*, *Polyporaceae*) : n°24

Mycetophagites atrebora Poinar & R. Buckley 2007 (Fossil *Ascomycota*, *Sordariomycetes*, *Hypocreales*, *incertae sedis*) n° 18a

Mycocarpon cinctum M. Krings, Dotzler, T.N. Taylor & Galtier 2010 (Fossil *Ascomycota*) : n° 10

Ornatifilum lornensis = ***Tortotubus protuberans*** ???

Ourasphaira giraldae Loron, Corentin, François, Rainbird, Turner, Borensztajn & Javaux, 2019 (Fossil *Fungi*) : n° 2

Palaeancistrus martinii R.L. Dennis, 1970 (Fossil *Basidiomycota*) : n° 13

Palaeoagaricites antiquus Poinar & R. Buckley 2007, Fossil *Basidiomycota*, *Agaricomycetes*, *Agaricales*, *incertae sedis*) : n° 18

Palaeoblastocladia milleri W. Remy, T.N. Taylor & Hass 1994 (Fossil *Fungi*) : n° 7

Palaeoclavaria burmitis Poinar & A.E. Br. 2003 (Fossil *Basidiomycota*, *Agaricomycetes*, *Gomphales*, *Palaeoclavariaceae*) : n° 20

Palaeodikaryomyces baueri Dörfelt 1998 (Fossil *Fungi*) : n° 14

Palaeofibulus antarcticus Osborn, Taylor & White 1989 (Fossil *Basidiomycota*) : n° 12

Palaeosclerotium pusillum G.W. Rothwell 1972 (Fossil *Ascomycota*, *Ascomycetes*, *Hélotiales* ?) : n°

- Paleopyrenomycites devonicus*** Taylor, Hass, Kerp, M. Krings & Hanlin 2004 (Fossil Ascomycota) : n° 9
- Protomyцена electra*** Hibbett, D. Grimaldi & Donoghue 1997 (Fossil Basidiomycota, Agaricomycetes, Agaricales, Mycenaceae) : n° 23
- Prototaxites*** Dawson 1859 (Fossil Fungi) : n° 6
- Quatsinoporites cranhamii*** S.Y. Sm., Currah & Stockey 2004 (Fossil Basidiomycota, Agaricomycetes, Hymenochaetales, Hymenochaetaceae) : n° 16
- Tappania*** Yin ??? : n° 1
- Tortotubus protuberans*** Johnson 1985 (Fossil Fungi) : n° 5
- Trametites eocenicus*** Erw. Knobloch & Kotl. 1994 (Fossil Basidiomycota, Agaricomycetes, Polyporales, Polyporaceae) : n° 24
- Xylaria antiqua*** Poinar 2014 (Fossil Ascomycota, Sordariomycetes, Xylariales, Xylariaceae) : n° 22

BIBLIOGRAPHIE

Outre des ouvrages généraux tels que...

- BENTON M.J.**, 1993 – *The Fossil Record 2*. Chapman & Hall, London.
- BOUCOT A. J. & POINAR G. O.**, 2010 – *Fossil behavior compendium*. CFC Press.
- KALGUTKAR R. M. & JANSONIUS J.**; 2000 – *Synopsis of fossil fungal spores, mycelia and fructifications*. Am. Assoc. Stratigraphic Palynologists Contributions Series 39 pp. 1-423. Web version : [The Kalgutkar and Jansonius Database of Fossil Fungi : avance.science.sfu.ca/fungi/fossils/Kalgutkar and Jansonius](http://TheKalgutkarandJansoniusDatabaseofFossilFungi:avance.science.sfu.ca/fungi/fossils/KalgutkarandJansonius)
- LECOMTE M.**, 2013 – *Plantes et Gloméromycètes : les endomycorhizes*. Bull. AMFB, pp 29-34.
- LI D.-W. & al.**, 2016 – *Biology of microfungi*. Ed. Springer.
- MARTIN F.**, 2014 – *Tous les champignons portent-ils un chapeau ? 90 clés pour comprendre les champignons*. Ed. Quae. Versailles : art. n° 14.
- MEYEN S. V.**, 1987 – *Fundamentals of Paleobotany*. Chapman and Hall.
- PENATI F.**, 2015 ? – *Funghi fossili* : slideplayer.it/slide/995259/
- TAYLOR T. N., KRINGS M. & TAYLOR E. L.**, 2015 – *Fossil fungi*. Elsevier.
- TAYLOR T. N., TAYLOR E. L. & KRINGS M.**, 2009 – *Paleobotany. The Biology and Evolution of Fossil Plants*. 2e éd. Elsevier.
- WIKIPÉDIA** – *Échelle des temps géologiques* : [fr.wikipedia.org/wiki/Échelle des temps géologiques](http://fr.wikipedia.org/wiki/Échelle_des_temps_géologiques)
- WIKIPÉDIA** – *Évolution des champignons* : [fr.qaz.wiki/wiki/Evolution of fungi](http://fr.qaz.wiki/wiki/Evolution_of_fungi)

... ont été également consultés :

- ANDERSON N.**, 2017 – *Paleontologists find oldest fossil mushroom : Gondwanagaricites magnificus*. SCI NEWS : sci-news.com/paleontology/gondwanaricites-magnificus-oldest-fossil-mushroom
- BLOCK S.**, 2014 – *A very tiny, very old fungus*. The Fungal Kingdom.
- BOYCE C. K. & HOTTON C.**, 2010 – *Prototaxites was not a taphonomic artefact*. American Journal of Botany 97(7), p.1073
- BUTTERFIELD N. J.**, 2005 – *Probable Proterozoic fungi*. Paleobiology, 31,1, pp. 165-182
- DENNIS R. L.**, 1970 – *A middle Pennsylvanian basidiomycete mycelium with clamp connections*. Mycologia 62, pp. 578–584.
- DENNIS R. L.**, 1976 - *Palaeosclerotium, a pennsylvanian age fungus combining features of modern ascomycetes and basidiomycetes*. Science. 1976 Apr. 2; 192(4234), pp. 66-68.
- DÖRFELT H. & SCHÄFER U.**, 1998 – *Fossile Pilzen in Bernstein der alpinischen Trias*. Zeitschrift für Mykologie, band 64/2, pp 141-145.
- DUPUIS M. & FERREIRA P.**, 2017 – *Les écosystèmes terrestres au Paléozoïque : origine, dynamique évolutive et modernité*. lfé : acces.ens-lyon.fr/acces/thematiques/limites/paleobiodiversite
- GRAHAM L. E., COOK M. E., HANSON D. T., B. PIGG K. B. & GRAHAM J. M.**, 2010 – *Structural, physiological, and stable carbon isotopic evidence that the enigmatic Paleozoic fossil Prototaxites formed from rolled liverwort mats*. American Journal of Botany, vol. 97, 2.
- HAWKSWORTH D. L.**, 1994 – *Ascomycetes Systematics. Problems and Perspectives in the Nineties*. NATO ASI Series, vol. 269. Plenum Press, New York.

- HEADS S.W., MILLER A.N., CRANE J.L., THOMAS M.J., RUFFATTO D.M., METHVEN A.S. & al.**, 2017 – *The oldest fossil mushroom*. PLoS ONE 12(6) : e0178327.
- HIBBETT D. S. & MATHENY P. B.**, 2009 – *The relative ages of ectomycorrhizal mushrooms and their plant hosts estimated using Bayesian relaxed molecular clock analyses*. BMC Biology, 2009, 7, p.13.
- HIBBETT D. S., GRIMALDI D., DONOGHUE M.J.**, 1997 – *Fossil mushrooms from Miocene and Cretaceous ambers and the evolution of Homobasidiomycetes*. American Journal of Botany. 84 (8), pp. 981–991.
- HIBBETT D. S., BINDER M., WANG Z. & GOLDMAN Y.**, 2003 – *Another fossil agaric from Dominican amber*. Mycologia 95 (4), pp. 685-687.
- HOBBIE E. A. & BOYCE C. K.**, 2010 – *Carbon sources for the palaeozoic giant fungus Prototaxites inferred from modern analogues*. Royal Society Publishing, 277(No. 1691), pp. 2149-2156.
- HONEGGER R., EDWARDS D., AXE L. & STRULLU-DERRIEN C.**, 2017 – *Fertile Prototaxites taiti: a basal ascomycete with inoperculate, polysporous asci lacking croziers*. Phil. Trans. R. Soc. B 373 : 20170146.
- HUEBER F. M.**, 2001 – *Rotted wood-alga-fungus : the history and life of Prototaxites Dawson 1859*. Review of Palaeobotany and Palynology 116, pp. 123-158.
- IGNASSE J.**, 2016 – *Le plus ancien fossile terrestre*. Sciences et Avenir Archéo & paléo Paléontologie.
- ITURRALDE-VINENT M. A.** 2001 – *Geology of the Amber-Bearing Deposits of the Greater Antilles*. Caribbean Journal of Science, January 2001, pp. 141–167.
- KRINGS M., DOTZLER N., TAYLOR T. N. & GALTIER J.**, 2010 – *Microfungi from the upper Visean (Mississippian) of central France: Structure and development of the sporocarp Mycoarpon cinctum nov. sp.* Zitteliana A50, pp. 127-135.
- KRINGS M., DOTZLER N., GALTIER J. & TAYLOR M.**, 2011 – *Oldest fossil basidiomycete clamp connections*. Mycoscience, Springer Verlag 52 (1), pp 18-23.
- KRINGS M., TAYLOR T. N., DOTZLER N. & PERSICHINI G.**, 2012 – *Fossil fungi with suggested affinities to the Endogonaceae from the Middle Triassic of Antarctica*. Mycologia 104 (4), pp. 835-844.
- KRINGS M., TAYLOR T. N. & DOTZLER N.**, 2013 – *Fossil evidence of the zygomycetous fungi*. Per-sonia 30, pp 1-10.
- LE SOIR**, 1996 – *Le champignon le plus vieux du monde*. lesoir.be, 6/04/1996.
- LIBE 2017** *Un champignon du temps des dinosaures découvert au Brésil*. LIBERATION, avec AFP, 10 juin 2017 : liberation.fr/sciences/2017/06/10/un-champignon-du-temps-des-dinosaures-decouvert-au-bresil
- LORON C.C., FRANÇOIS C., RAINBIRD R. H., TURNER E. C., BORENSZTAJN S. & JAVAUX E. J.**, 2019 – *Early fungi from the Proterozoic era in Arctic Canada*. Nature vol. 570, pp 232–235.
- MOCZYDŁOWSKA M., LANDING E., ZANG W. & PALACIOS T.**, 2011 – *Proterozoic phytoplankton and timing of Chlorophyte algae origins*. Paleontology, Vol.54 (4).
- OSBORN J.M., TAYLOR T.N. & WHITE J.F.**, 1989 – *Palaeofibulus gen. nov., a clamp-bearing fungus from the Triassic of Antarctica*. Mycologia 81 (4), pp. 622-626.
- PEREZ R.** (1997) – *Ces algues qui nous entourent. Conception actuelle, rôle dans la biosphère, culture*. Éditions Quae.
- PIRLOT J.-M.**, 1999 – *Champignons fossiles sur le Net, et ailleurs*. Myco' 2, pp. 35-38.
- PIROZYNSKI K. A. & WERESUB L. K.**, 1979 – *A biogeographic view of the history of ascomycetes and the development of their pleomorphism*. In: Kendrick WB (ed.), *The whole fungus*. Vol. 1, pp.93–123. National Museum of Natural Sciences, Ottawa.
- POINAR G. O.**, 2014 - *Xylaria antiqua (Ascomycota: Xylariaceae) in Dominican amber*. Journal of the Botanical Research Institute of Texas. January 2014.
- POINAR G. O.**, 2016 – *Fossil Fleshy Fungi (“Mushrooms”) in Amber*. Fungal Genom Biol 6, p. 142.
- POINAR G. O. & BROWN A. E.**, 2003 – *A non-gilled hymenomycete in Cretaceous amber*. Mycological Research. 107(6):763-768
- POINAR G. O. & SINGER R.**, 1990 – *Upper Eocene Gilled Mushroom from the Dominican Republic*. Science, New Series, Vol. 248, N° 4959, pp. 1099-1101.
- ROTHWELL G. W.**, 1972 – *Palaeosclerotium pusillum gen. et sp. nov., a fossil eumycete from the Pennsylvanian of Illinois*. Can. J. Bot. 50, pp. 2353-2356.
- SCHMIDT A. R., VON EYNATTEN H. & WAGREICH M.**, 2001 – *The Mesozoic amber of Schliersee (southern Germany) is Cretaceous in age*. Elsevier, Cretaceous Research, vol. 22 (4), pp. 423-428.
- SCHÖNBORN H., DÖRFELT H., FOISSNER W., KRIENITZ L. & SCHÄFER U.**, 1999 – *A Fossilized Microcenosis in Triassic Amber*. J. Eukaryot. Microbiol. 46 (6), pp 571-584.

- SELOSSE M.-A.**, 2002 – *Prototaxites, a giant devonian fungus ?* Mycological Research 106, pp. 642-644.
- SINGER R.**, 1977 – *An interpretation of Palaeosclerotium.* Mycologia 69, pp. 850-854.
- SMITH M. R.**, 2016 – *Cord-forming Palaeozoic fungi in terrestrial assemblages.* Botanical Journal of the Linnean Society, doi : 10.1111/boj.12389.
- SMITH S. Y., CURRAH R. S. & STOCKEY R. A.**, 2004 – *Cretaceous and Eocene poroid hymenophores from Vancouver Island, British Columbia.* Mycologia 96 (1), pp. 180-186.
- TAYLOR T. N.**, 1995 – *Fossil arbuscular mycorrhizae from the Early Devonian* Mycologia, 87 (4), pp. 560-573.