



L'hybridation interspécifique chez les champignons phytopathogènes à l'origine de nouvelles maladies

Pascal Frey

► To cite this version:

Pascal Frey. L'hybridation interspécifique chez les champignons phytopathogènes à l'origine de nouvelles maladies. Biofutur, 2009, 28 (296), pp.36-39. hal-02664559

HAL Id: hal-02664559

<https://hal.inrae.fr/hal-02664559>

Submitted on 31 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

L'hybridation interspécifique chez les champignons phytopathogènes à l'origine de nouvelles maladies

Mécanisme évolutif bien connu chez les plantes, l'hybridation interspécifique a été relativement peu étudiée dans certains groupes taxonomiques, comme les champignons. Chez les champignons phytopathogènes, l'hybridation entre une espèce indigène et une espèce exotique peut pourtant conduire à l'émergence de nouvelles maladies des plantes.

Pascal FREY

INRA, Nancy-Université
UMR 1136, Interactions
arbres-microorganismes
IFR 110, Génomique,
écophysiologie et écologie
fonctionnelles
54280 Champenoux
frey@nancy.inra.fr

Longtemps considérés comme des champignons, les oomycètes sont actuellement classés dans le groupe des Straménopiles, avec les algues brunes et les diatomées, et non plus dans le groupe des *Mycota*. Cependant, les champignons et les oomycètes phytopathogènes présentent de nombreuses similitudes (voir p26). Ces deux groupes taxonomiques sont donc, généralement, étudiés conjointement.

Des champignons phytopathogènes qui voyagent beaucoup... trop

Les champignons et les oomycètes phytopathogènes ont des capacités de dispersion très importantes, parfois sur de très longues distances (1). Cette dissémination longue distance peut être naturelle (spores disséminées par le vent) ou d'origine anthropique (transport de personnes, de marchandises, de matériel végétal, de bois,...). L'introduction d'un agent pathogène exotique dans une nouvelle aire géographique peut avoir des conséquences dramatiques pour les écosystèmes agricoles et naturels car elle se traduit souvent par l'émergence d'une maladie jusque-là absente de cette région (2). On peut distinguer deux situations.

Dans certains cas, l'agent pathogène attaque une plante, cultivée ou sauvage, différente mais botaniquement proche de son hôte habituel dans sa région d'origine. Ce phénomène est qualifié de « saut d'hôte ». Dans la région d'introduction, la plante « naïve », qui n'a pas co-évolué avec l'agent pathogène, peut se révéler particulièrement sensible à ce nouveau parasite. Contrairement à la plante-hôte originelle, en effet, cette plante ne développe pas de mécanismes de résistance contre un agent pathogène qu'elle n'a jamais rencontré. Ce fut le cas, par exemple, pour la graphiose de l'orme en Europe et en Amérique du Nord. Les deux épidémies successives causées par les champignons ascomycètes *Ophiostoma ulmi* vers 1920 et *Ophiostoma novo-ulmi* vers 1970, tous deux originaires d'Asie, ont tué des millions d'ormes sur les deux continents (3). De manière analogue, le champignon ascomycète *Cryphonectria parasitica*, agent du chancre du châtaignier, a été introduit aux États-Unis depuis la Chine ou le Japon vers 1904, entraînant la quasi-disparition du châtaignier américain (*Castanea dentata*) et modifiant profondément les écosystèmes forestiers dans l'est des États-Unis (4). *C. parasitica* a ensuite été introduit en Italie en 1938, décimant de nombreux châtaigniers européens (*Castanea sativa*), l'épidémie

- (1) Brown JKM, Hovmøller MS (2002) *Science* 297, 537-41
- (2) Desprez-Loustau ML *et al.* (2007) *Trends Ecol Evol* 22, 472-80
- (3) Brasier CM (2001) *BioScience* 51, 123-33
- (4) Milgroom MG *et al.* (2008) *Mol Ecol* 17, 4446-58

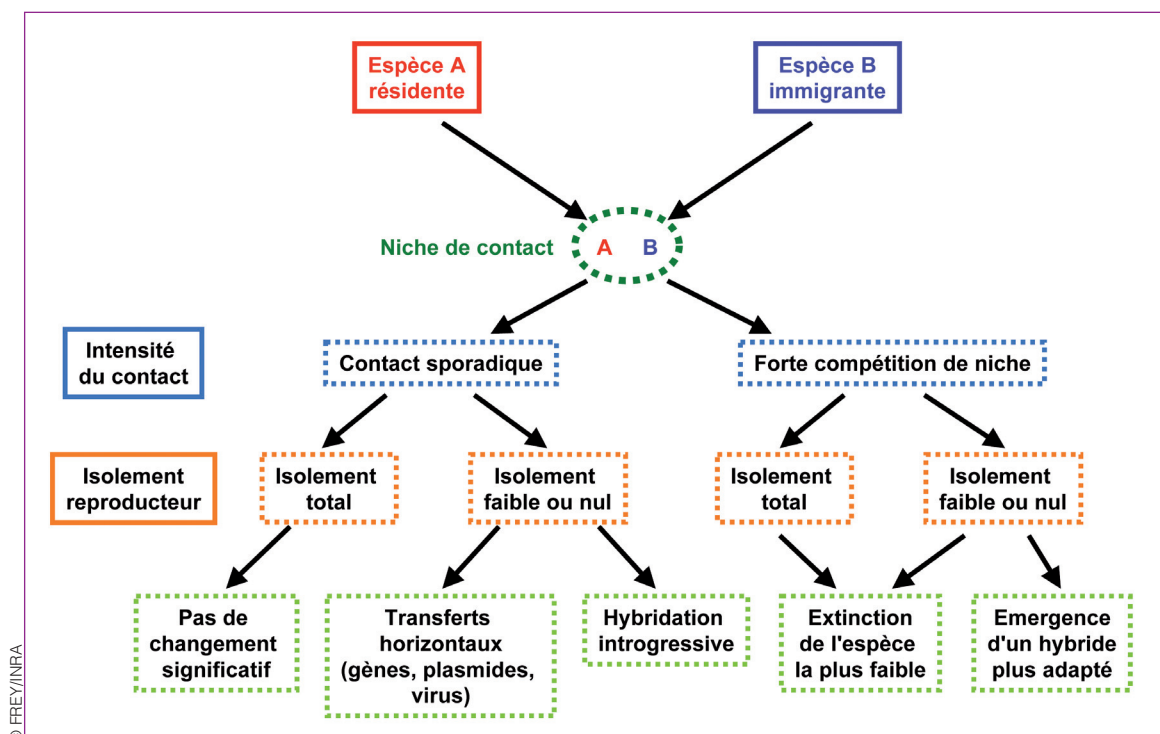


Figure 1 Scénarii évolutifs suite à la rencontre de deux agents pathogènes allopatriques

Le résultat (cases vertes), qui peut aller d'une absence de changement à l'émergence d'un hybride interspécifique, dépend de nombreux facteurs, dont l'intensité du contact (cases bleues) et l'isolement reproducteur (cases orange).

A : espèce résidente, B : espèce immigrante. D'après (3).

européenne ayant toutefois été moins sévère qu'aux États-Unis.

Dans d'autres cas, une plante d'intérêt agronomique peut être introduite et cultivée sur plusieurs continents sans son cortège de parasites pendant des décennies ou des siècles. Une nouvelle maladie risque alors d'apparaître lorsqu'un de ses parasites, présent dans la zone d'origine de la plante, est disséminé involontairement par l'homme dans une aire géographique de culture jusque-là indemne. Le cas le plus connu est celui de l'introduction en Europe, vers 1845, de l'oomycète *Phytophthora infestans*, l'agent du mildiou de la pomme de terre. Alors que l'on connaît l'origine andine de cette dernière, introduite en Europe vers 1570, celle de *P. infestans* fait encore débat aujourd'hui et se situe soit au Mexique, soit dans les Andes (5). Le mildiou provoqua la grande famine irlandaise, de 1845 à 1852, qui fit près d'un million de morts et poussa deux millions d'Irlandais à émigrer en Grande-Bretagne, aux États-Unis, au Canada, en Australie et en Nouvelle-Zélande.

Durant tout le XX^e siècle et le début du XXI^e siècle, l'intensité des échanges commerciaux mondiaux et des mouvements de personnes n'a cessé d'augmenter. Cette amplification des échanges s'est accompagnée d'un accroissement significatif du nombre d'introductions d'agents phytopathogènes dans de nouvelles zones géographiques (2).

Un risque supplémentaire : l'hybridation interspécifique

Au-delà des conséquences déjà dramatiques de l'introduction d'un agent phytopathogène dans une nouvelle aire, il existe un risque supplémentaire pour la santé des plantes, celui d'une hybridation interspécifique entre une espèce indigène de l'agent pathogène et une espèce introduite (3). Il faut savoir que deux espèces – de champignons phytopathogènes par

exemple – phylogénétiquement proches et vivant en sympatrie*¹ ont, en général, élaboré au cours de leur évolution des barrières reproductives qui empêchent leur hybridation interspécifique. Deux espèces phylogénétiquement proches mais allopatriques*¹ peuvent, en revanche, avoir perdu leurs barrières reproductives. En conséquence, la rencontre de deux espèces allopatriques peut conduire, selon l'intensité des contacts et de l'isolement reproducteur, à des échanges génétiques (transfert horizontal, introgression*²) qui peuvent aller jusqu'à l'hybridation interspécifique (figure 1). L'introgression de gènes d'une espèce dans une autre peut ainsi conférer à cette dernière une pathogénicité accrue ou modifier sa gamme d'hôtes. Dans le cas de la graphiose de l'orme, le remplacement des populations d'*Ophiostoma ulmi* par *Ophiostoma novo-ulmi* lors de la seconde pandémie de graphiose s'est accompagné d'échanges génétiques entre les deux espèces, notamment pour les gènes de pathogénicité (3). Lorsque la rencontre entre deux espèces allopatriques conduit à la formation d'un hybride interspécifique, celui-ci peut résulter d'un processus de reproduction sexuée partielle ou complète si les deux espèces sont interfertiles, ou d'un processus de parasexualité, par échange de noyaux (6). L'hybride interspécifique peut présenter des modifications de pathogénicité et/ou de gamme d'hôtes par rapport aux espèces parentales.

Avant 1994, moins de dix cas d'hybridation interspécifique avaient été décrits chez les champignons et les oomycètes phytopathogènes. Depuis, environ une vingtaine d'hybrides interspécifiques naturels ont été décrits (6-8).

Deux *Melampsora* hybrides découverts dans les années 1990

La rouille du peuplier, causée par plusieurs espèces de *Melampsora*, est actuellement la maladie la plus

*¹Sym-/allopatrique : dans la même zone géographique / dans des zones séparées

*²Mouvement des gènes d'un individu à un autre par hybridation, contrairement au transfert horizontal qui est un échange direct

(5) Fry W (2008) *Mol Plant Pathol* 9, 385-402

(6) Schardl CL, Craven KD (2003) *Mol Ecol* 12, 2861-73

(7) Brasier CM (2000) *Nature* 405, 134-5

(8) Olson A, Stenlid J (2002) *Microbes Infect* 4, 1353-9

- (9) Frey P, Pinon J (2004) *Biofutur* 247, 28-32
 (10) Barrès B *et al.* (2008) *Infect Genet Evol* 8, 577-87
 (11) Spiers AG, Hopcroft DH (1994) *Mycol Res* 98, 889-903
 (12) Frey P *et al.* (2005) in Pei MH, McCracken AR, eds. *Rust diseases of Willow and Poplar*. CABI Publishing, Wallingford, UK, 63-72
 (13) Newcombe G *et al.* (2000) *Mycol Res* 104, 261-74
 (14) Brasier CM *et al.* (1999) *Proc Natl Acad Sci USA* 96, 5878-83

dommageable pour la populi-culture à l'échelle mondiale (9). Les *Melampsora* spp. sont des parasites foliaires qui perturbent la photosynthèse, induisent une diminution de la croissance des arbres et causent parfois la mortalité de jeunes plantations de peupliers. Les deux espèces causant les plus fortes pertes économiques sont *M. larici-populina*, originaire d'Eurasie, et *M. medusae* f. sp. *deltoideae*, originaire d'Amérique du Nord. Les agents de rouille, champignons basidiomycètes de la classe des *Pucciniales* (ou *Uredinales*), ont des capacités de dissémination aérienne exceptionnelles (1). Au cours du XX^e siècle, *M. larici-populina* et *M. medusae* f. sp. *deltoideae* se sont disséminés sur tous les continents, soit de façon naturelle, soit grâce à l'homme, colonisant progressivement toutes les régions où le peuplier avait été introduit (10). Ces deux espèces allopatriques se sont donc retrouvées dans la même niche écologique, la feuille de peuplier, dans plusieurs régions du monde (figure 2).

M. medusae f. sp. *deltoideae* et *M. larici-populina* ont été involontairement introduits en Australie, respectivement en 1972 et 1973. Puis, toujours en 1973, les deux espèces ont été disséminées par le vent en Nouvelle-Zélande. En 1991, un hybride interspécifique de ces deux espèces, baptisé *M. medusae-populina*, a été découvert en Nouvelle-Zélande (11). Cet hybride présente des caractéristiques morphologiques intermédiaires entre les deux espèces parentales (figure 3). Les auteurs néo-zélandais ont émis l'hypothèse que l'hybridation se serait produite en Australie. Deux théories tentent d'expliquer l'apparition de cet hybride : soit l'hybride s'est formé par anastomose*³ de noyaux au stade asexué (dicaryotique) dans une feuille de peuplier co-infectée par les deux espèces parentales, soit il résulte d'un mécanisme de reproduction sexuée par

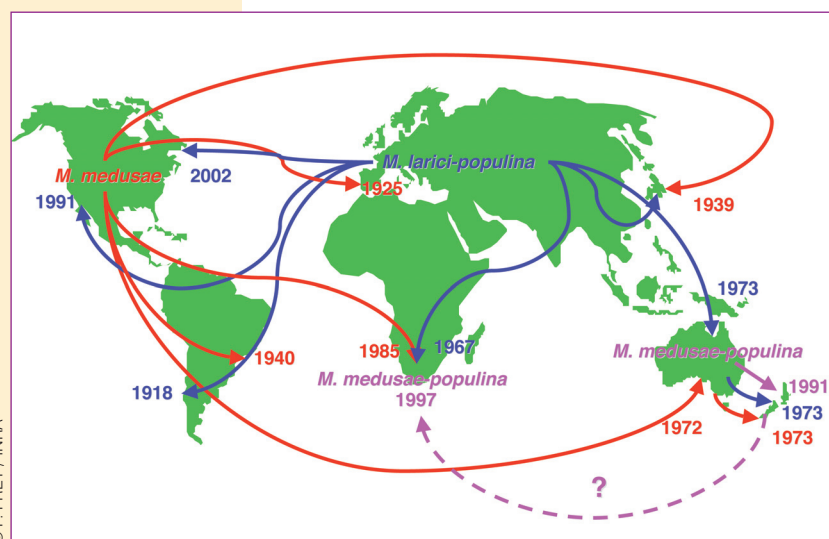
plasmogamie*⁴ hétérologue au stade écédien*⁵. Les deux espèces parentales possèdent, en effet, le même hôte écédien, le mélèze, sur lequel a lieu la reproduction sexuée (9). *M. medusae-populina* a été « redécouvert » indépendamment en 1997 en Afrique du Sud, une autre région dans laquelle les deux espèces parentales avaient été introduites (12). Dans ce cas, on ignore s'il s'agit d'un nouvel événement d'hybridation ou de la dissémination de l'hybride d'Australie ou de Nouvelle-Zélande vers l'Afrique du Sud.

En Amérique du Nord, deux espèces allopatriques de *Melampsora* attaquent les peupliers d'intérêt agronomique : *M. medusae* f. sp. *deltoideae*, principalement inféodé au peuplier *P. deltoides* à l'est des Montagnes Rocheuses, et *M. occidentalis*, principalement inféodé à *P. trichocarpa* à l'ouest des Rocheuses. En 1991, *M. medusae* f. sp. *deltoideae* est apparu à l'ouest des Rocheuses, dans le nord-ouest des États-Unis. Quatre ans plus tard, l'hybride interspécifique *M. x columbiana* a été découvert dans cette région, résultat de l'hybridation de *M. medusae* f. sp. *deltoideae* et *M. occidentalis* (13). Comme dans le cas de *M. medusae-populina*, ce deuxième *Melampsora* hybride présente des caractéristiques morphologiques intermédiaires entre les deux espèces parentales. Ces deux hybrides combinent, de plus, la gamme d'hôtes des espèces parentales. *M. x columbiana* est ainsi pathogène sur *P. deltoides*, sur *P. trichocarpa* et sur les peupliers hybrides interaméricains (*P. deltoides* x *P. trichocarpa* et *P. trichocarpa* x *P. deltoides*) très utilisés en populi-culture. Depuis l'apparition de *M. x columbiana*, cet hybride a remplacé *M. medusae* f. sp. *deltoideae* dans le nord-ouest des États-Unis, causant des pertes économiques importantes dans les plantations de peupliers jusque-là résistants à *M. medusae* f. sp. *deltoideae*.

- *³ Fusion de deux cellules et de leurs noyaux
 *⁴ Fusion du cytoplasme de deux cellules
 *⁵ Stade de production des spores issues de la reproduction sexuée chez les rouilles

Figure 2 Chronologie de la dissémination de deux espèces responsables de la rouille du peuplier

En bleu, l'espèce eurasiatique *Melampsora larici-populina*, en rouge, l'espèce Nord-Américaine *M. medusae* f. sp. *deltoideae*. L'hybride interspécifique *M. medusae-populina* (en mauve) a été découvert en 1991 en Nouvelle-Zélande mais pourrait être originaire d'Australie (9). Il a ensuite été retrouvé en Afrique du Sud en 1997. Les dates correspondent aux premières mentions dans une nouvelle zone géographique.



Phytophthora alni, un « superpathogène » ?

Dans les années 1990, une nouvelle maladie est apparue sur les aulnes dans plusieurs pays européens. Les aulnes ont une importance économique relativement faible mais ils ont un rôle écologique très important : stabilisation des berges des cours d'eau, épuration des eaux, niches à poissons, fixation de l'azote atmosphérique via une association symbiotique avec des bactéries filamenteuses du genre *Frankia*,... Les mortalités importantes observées dans les ripisylves (forêts alluviales) en Europe ont incité les phytopathologistes à se pencher sur cette maladie émergente (figure 4). Une équipe britannique a rapidement montré que l'agent causal était un oomycète du genre *Phytophthora* et qu'il s'agissait d'un hybride interspécifique, baptisé *Phytophthora alni* (14). Cette équipe a émis l'hypothèse que les espèces parentales de cet hybride seraient deux espèces de *Phytophthora* d'origine exotique, non pathogènes de l'aulne : *P. cambivora*, pathogène de nombreux arbres et arbustes, et un taxon proche de *P. fragariae*, pathogène du fraisier et de la ronce. L'hybride *P. alni* aurait donc acquis un hôte nouveau, l'aulne, sur lequel les espèces parentales ne sont pas pathogènes, et devrait être considéré comme un « superpathogène » (3). Cette équipe a également montré que l'hybride présentait des « variants » génétiques, considérés comme des sous-espèces, baptisés *P. alni* subsp. *multiformis* et *P. alni* subsp. *uniformis*, qui diffèrent de la forme standard

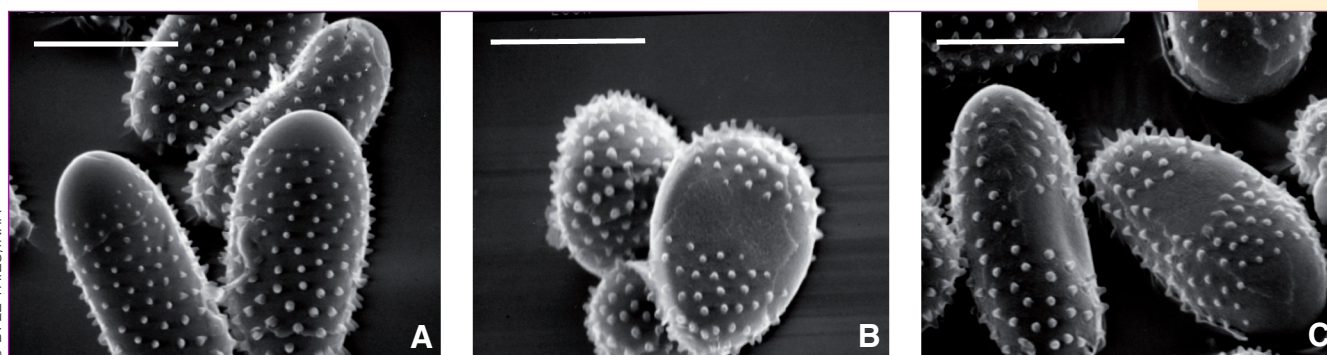


Figure 3 Urédospores

Urédospores de *Melampsora larici-populina* (A), de *M. medusae* f. sp. *deltoidea* (B) et de l'hybride interspécifique *M. medusae-populina* (C) observées en microscopie électronique à balayage. On observe une zone lisse sans échinulations (protubérances) en position apicale pour *M. larici-populina*, équatoriale pour *M. medusae* f. sp. *deltoidea* et en position apicale et équatoriale pour *M. medusae-populina*. Échelle (barre) : 10 µm

(*P. alni* subsp. *alni*) par leur ploïdie, leur morphologie et leur agressivité sur l'aulne (15).

Des travaux récents, basés sur l'étude de quatre gènes nucléaires et deux gènes mitochondriaux, ont permis de proposer un scénario alternatif d'hybridation : *P. cambivora* et *P. fragariae* ne seraient pas impliqués dans l'hybridation, *P. alni* résultant de l'hybridation entre *P. alni* subsp. *multiformis* et *P. alni* subsp. *uniformis* (16). Ces résultats ont été confirmés par l'étude des gènes codant les élicitines (voir p26), des protéines spécifiques des *Phytophthora* (17), ainsi que par l'étude de marqueurs génétiques neutres, les microsatellites (18). Les espèces parentales, qui mériteraient d'être renommées car désignées à tort comme des sous-espèces de *P. alni*, sont toutes deux pathogènes de l'aulne, bien que leur agressivité soit plus faible. On ne peut donc pas considérer que l'hybride *P. alni* soit un « superpathogène » puisqu'il ne possède pas une gamme d'hôtes plus large que celle de ses espèces parentales. Il reste maintenant à déterminer l'origine géographique et la gamme d'hôtes originelle des deux espèces parentales. Deux hypothèses sont là encore envisagées. Compte tenu de la théorie développée plus haut, on peut supposer qu'une des deux espèces parentales, voire les deux, soit exotique. Si tel est le cas, leur réunion sur le continent européen aurait permis leur hybridation et, par conséquent, l'émergence de cette nouvelle maladie. On peut également supposer que les deux espèces parentales soient indigènes en Europe et que des facteurs anthropiques ou environnementaux, tels que les changements climatiques, aient facilité leur hybridation et l'émergence de la maladie.

Hybridations et conséquences

L'hybridation interspécifique est un mécanisme évolutif majeur qui permet l'apparition de nouveaux taxons. Très bien étudié chez les plantes, ce phénomène est encore relativement peu documenté chez les champignons. Au cours de la dernière décennie, la découverte chez les champignons et oomycètes phytopathogènes de plusieurs hybrides interspécifiques, potentiellement générateurs de nouvelles maladies, a suscité un regain d'intérêt des phytopathologistes pour cette question. La prise en compte du risque

d'hybridation interspécifique lié à l'introduction d'espèces exotiques renforce également l'intérêt des mesures de quarantaine contre les agents pathogènes qui existent déjà dans de nombreux pays. Au vu des quelques exemples rencontrés, on peut supposer que de nombreux hybrides de champignons phytopathogènes apparaissent régulièrement. Cependant, si ces hybrides ne se distinguent pas des espèces parentales sur le plan morphologique ou de leur pathogénicité, ils auront peu de chances d'être détectés. De plus, dans de nombreux cas, les hybrides formés vont disparaître très rapidement car leur *fitness**6 peut être plus faible que celle des espèces parentales.

Les connaissances acquises sur l'hybridation interspécifique chez les champignons phytopathogènes peuvent également être transposées dans d'autres disciplines, telles que la pathologie humaine ou animale. Des hybrides ont, par exemple, été décrits chez le champignon pathogène de l'homme *Cryptococcus neoformans* (19). ●

- (15) Brasier CM *et al.* (2004) *Mycol Res* 108, 1172-84
- (16) Iosif R *et al.* (2006) *Fungal Genet Biol* 43, 511-29
- (17) Iosif R *et al.* (2007) *Appl Environ Microbiol* 73, 5587-97
- (18) Iosif R *et al.* (2007) *Mol Ecol Notes* 7, 133-7
- (19) Litvincheva AP *et al.* (2007) *PLoS Pathog* 3, e114

*6 Valeur sélective ou succès reproducteur

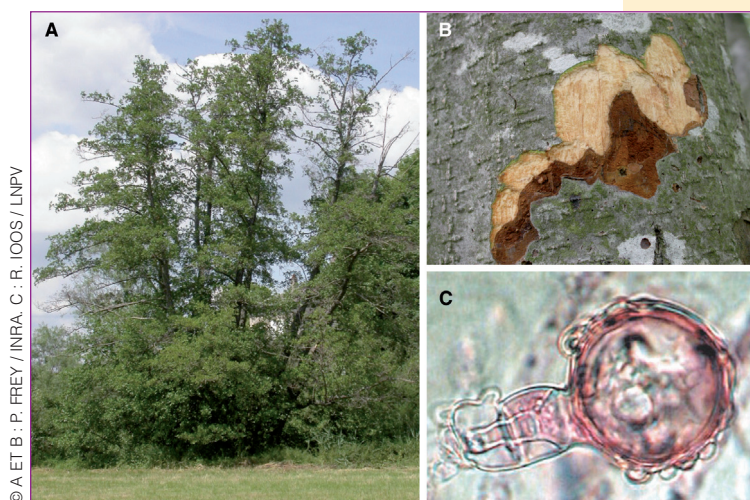


Figure 4 Dépérissement de l'aulne causé par l'hybride interspécifique *Phytophthora alni*

- A : symptômes de dépérissement et de mortalité dans une cèpée d'aulne glutineux.
- B : coloration brune typique d'une nécrose sous-corticale, après ablation d'un fragment d'écorce de l'arbre.
- C : spore sexuée (oospore) de *P. alni* (grossissement x 400).