

Les Oomycètes

Jean-Jacques Sanglier jj.sanglier.esperanza@gmail.com



Figure 1 : Plant de tomate infecté par *Phytophthora infestans* (mildiou)/ Sporanges de *Phytophthora infestans* (mildiou) ((Jean B. Ristaino)

1. Introduction

Vous avez entendu parler des mildious, de la vigne, de la pomme de terre, des terribles *Phytophthora* qui ravagent les arbres, ou encore de la saprolégirose des poissons. Il s'agit d'Oomycètes, des pseudo-mycètes.

Les Oomycètes constituent une classe de microorganismes eucaryotes anciens et diversifiés ressemblant à des champignons d'un côté et à des algues de l'autre. On compte plusieurs centaines d'espèces, environ 1.700 décrites, réparties en plus de 100 genres, dont plus de la moitié pour les « mildious duveteux ». On estime ce chiffre largement sous-évalué ; ainsi on peut facilement isoler de nouvelles espèces dans divers environnements. Une grande partie de ces organismes sont d'importants pathogènes de plantes, ou d'animaux, les autres sont saprophytes. Ils constituent une menace grave pour l'agriculture, l'horticulture, la sylviculture, l'aquaculture, et les écosystèmes. Ils peuvent être de spécificité étroite ou large selon les espèces et le type de pathogénicité. Les saprophytes jouent un rôle clé dans le cycle de la matière en particulier dans les milieux aquatiques ou gorgés d'eau. Par rapport aux champignons existent des différences dans leurs spores, structure, composition et cycle de vie. Ils forment une classe éloignée des eumycètes, comme établi par phylogénie moléculaire. Il n'en reste pas moins que ce sont des mycologues qui s'en occupent en premier lieu.

Dès 1858, Pringsheim reconnut que les structures reproductive des Oomycètes offrent des similitudes avec celles d'algues, comme *Vaucheria*. Ainsi ont-ils été dénommés « Phycomycètes ». Le terme Oomycètes a été formé à partir du grec *wo-*, de *wov* (ôon) « œuf, en relation avec l'oospore, résultat de la reproduction sexuée et organe de résistance.

Depuis environ 1980, les problèmes causés par les oomycètes s'accroissent. Ces dernières années ont été marquées par l'apparition de nouvelles souches émergentes en Europe, notamment, dont certaines sont particulièrement virulentes. Depuis un quart de siècle, les recherches à leur sujet s'intensifient. En recherchant « *Phytophthora* », le genre le plus important, sur le site scientifique ScienceDirect, on obtient plus de 16.000 réponses, beaucoup d'articles consacrées aux relations hôte-pathogène.

Cette revue a pour objectif de donner des informations de base sur la biologie, la classification, la détection, les modes d'attaque, sur l'importance de ces organismes, aussi de montrer leur capacité d'adaptation, la fluidité de leur génome, les relations avec leurs hôtes, de découvrir un monde complexe, d'avertir sur des risques de propagation des espèces pathogènes. Ce texte est loin d'être exhaustif. La réalité est beaucoup plus complexe.

2. Qu'est-ce un Oomycète ?

Les **Oomycètes** sont des microorganismes eucaryotes, non chlorophylliens, filamentueux, formant un mycélium plus ou moins important. Ils vivent dans des environnements aquatiques et terrestres (humides ou gorgés d'eau à certaines périodes). Beaucoup occasionnent d'importants dégâts sur les plantes (légumes, baies, arbres) ou les animaux (poissons, arthropodes), les autres sont saprophytes. Les oomycètes digèrent la matière organique morte ou vivante en sécrétant des enzymes qui la dissolvent, comme les Fungi. Ils absorbent ensuite les nutriments dissous à travers leur membrane cellulaire (osmotrophie).

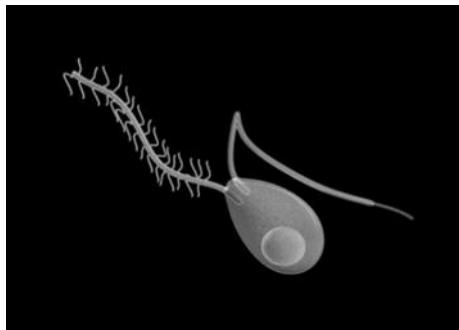


Figure 2 : Zoospore biflagellée d'un oomycète (Cronodon.com)

Les Oomycètes sont phylogénétiquement distincts des Fungi et en sont fort éloignés. Les champignons et les Oomycètes partagent des caractéristiques communes, telles que le mode de croissance (développement de mycélium), de nutrition (absorption), de reproduction/propagation (via des spores) ou, pour les espèces pathogènes, le processus d'invasion. Les différences se situent à d'autres niveaux et sont résumées dans le tableau 1 dont tous les aspects ne seront pas décrits par après. Une différence essentielle est la formation de zoospores mobiles à deux flagelles dissemblables. Sur les cellules mobiles, le flagelle antérieur est couvert de poils tubulaires tripartites (mastigонème) alors que le flagelle postérieur est lisse. Certains biotrophes ont toutefois perdu la capacité de former des zoospores. Les champignons sont haploïdes (Ascomycètes et Basidiomycètes ont une phase dicaryotique dans leur cycle de vie), avec des hyphes septées et une paroi cellulaire composée principalement de chitine. Les Oomycètes sont des organismes diploïdes (parfois polyploïdes ou aneuploïdes), avec des hyphes siphonnés (coenocytiques) sans septum (ou très peu, à la base d'organes de reproduction), ce qui facilite le transport des métabolites au travers du mycélium, parfois très réduits, dont les parois sont principalement composées de 1,3- β -glucanes, 1,6- β -glucanes et 1,4- β -glucanes, de cellulose, en lieu de la chitine (sauf en quantité minime dans des cas rares) et de l'hydroxyproline

caractéristique	Oomycètes	Fungi
appartenance	straménoplies	opisthocontes
origine	400 millions d'années	1 milliard
groupes taxonomiques proches	algues brunes, diatomées	animaux
structure des hyphes	aseptées, multinucléées	cellules isolées ou hyphes septées à un ou plusieurs noyaux par compartiment
polyploidie de la phase végétative	diploïde	haploïde / dicaryotique
taille du génome	37 à 280 Mb	9 à 178 Mb
nutrition	osmotrophie	osmotrophie
composition des parois	cellulose et glucanes	chitine et glucanes
pigmentation	généralement pas	courante
synthèse des stérols	rare	oui
lipides	grande variété	normal
réserve principale	laminarine	glycogène
synthèse lysine	voie DAP	voie AAA
mitochondries	tubulaires	lamellaires
métabolites secondaires	rares, peu étudiés	fréquents et diversifiés
spores asexuées	à deux flagelles	sans flagelle, sauf les Chytrides (un)
spores sexuées	oospores	divers types

Tableau 1 : caractères des Oomycètes et des Fungi

Les mitochondries (centre des réactions énergétiques d'une cellule) d'oomycètes ont des crêtes tubulaires. (et non lamellaires). L'appareil de Golgi (sa fonction est de stocker les lipides et les protéines produites par le réticulum) des oomycètes est peu développé. Le polysaccharide de réserve principal est la mycolaminarine, un composé soluble dans l'eau, (1,3)- β -glucane, situé dans le cytoplasme. Les chaînes métaboliques de la lysine (via le DAP) et des stérols (beaucoup de souches sont auxotrophes) sont aussi différentes de celles des eumycètes.

Les Oomycètes biotrophes (strictement dépendant d'un hôte pour vivre) ne peuvent synthétiser les stérols (composants de la membrane cellulaire, en réglant la fluidité et la perméabilité d'une part, importants pour le développement et la reproduction d'autre part), ni certaines vitamines dont la thiamine (ou vitamine B1, cofacteur de diverses étapes métaboliques importantes), peuvent avoir d'autre déficience, et pompent toute une série de métabolites à l'hôte.

Les relations évolutives entre les Oomycètes et les Fungi sont parmi les plus distantes au sein des eucaryotes. Les analyses de phylogénie moléculaire ont permis de positionner les Oomycètes dans l'ordre des Hétérokontes avec pour plus proches voisins les diatomées et les algues brunes. Les HETEROCONTES s.l. (ou STRAMENOPILES) est un groupe comprenant des hétérotrophes unicellulaires et filamentueux et des autotrophes unicellulaires ou multicellulaires. La taille typique du génome des oomycètes est de 50 à 250 mégabases (Mb), grande comparée à celle des champignons, qui est de 10 à 40 Mb.

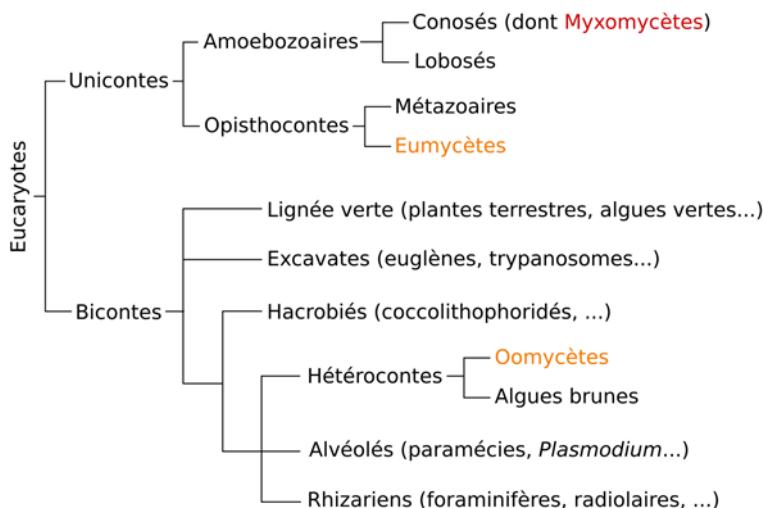


Tableau 2 : Arbre phylogénétique simplifié des Eucaryotes (Schneider-Maunoury L)

3. Ecologie, distribution et nutrition

Les Oomycètes vivent littéralement partout. Ils font partie des formes de vie eucaryotiques les plus répandues et prospèrent sur tous les continents, y compris l'Antarctique, et se trouvent dans des écosystèmes aussi divers que la toundra, les forêts tropicales, les océans et les déserts. Il faut cependant de l'eau libre, mers, rivières, étangs, eau des sols, eau de pluie sur des végétaux.

Les Oomycètes saprophytes - c'est-à-dire les espèces qui utilisent la matière organique morte pour se nourrir - sont souvent les premiers à s'installer sur les restes d'autres organismes dans l'eau et jouent un rôle important dans le cycle de décomposition, en rendant la matière organique accessible aux colonisateurs secondaires, comme des espèces des genres *Halophytophthora* et *Salisapilia*. Ces saprophytes ont des capacités enzymatiques étendues, capables de dégrader un large éventail de substrats organiques d'origine végétale ou animale, la kératine, la chitine, la cellulose, la lignine. Beaucoup de Saprolegnales ont ce mode de vie. Diverses espèces de *Phytophthora* (et sans doute d'autres genres) ne semblent pas pathogènes. Citons aussi, les espèces de l'ordre des Rhipidiales (*Salisapilia*, *Rhipidium*, *Halophytophthora*), des estuaires et des mangroves., jouant un rôle important dans le cycle des nutriments dans ces écosystèmes. Les Oomycètes saprophytiques ont été beaucoup moins étudiés que les pathogènes. Leur nombre est sous-estimé.

Cependant, la plupart des espèces d'oomycètes connues sont des pathogènes d'eucaryotes, affectant les animaux, les diatomées, les dinoflagellés, les champignons, les plantes, les algues marines et même d'autres oomycètes. La propagation des maladies dues aux Oomycètes repose principalement sur la dispersion rapide d'un hôte à l'autre par des zoospores nageant librement. Les maladies qu'ils causent sont la brûlure des semis, la pourriture des racines, la brûlure des feuilles et le mildiou. Les caractéristiques de la pathogénicité seront présentées plus loin. . D'autres, dont des *Pythium*, sont des parasites facultatifs, opportunistes.

En ce qui concerne les pathogènes, trois modes existent.

3.1. Les **biotrophes** sont des organismes pathogènes qui nécessitent un hôte vivant pour leur survie et leur reproduction. Ils vivent sur un hôte mais ne le tuent pas.

Les biotrophes, comme *Hyaloperonospora arabidopsis* et les espèces d'*Albugo*, présentent une réduction du nombre de gènes impliqués dans les voies métaboliques, notamment ceux nécessaires à l'assimilation de l'azote et du soufre. Cela reflète leur dépendance à l'hôte pour ces nutriments. Ils synthétisent un nombre réduit de protéines effectrices, comme les RxLR, Crinklers (CRN), élicitines et protéines induisant la nécrose (NLPs). Cela indique une stratégie d'infection moins agressive et plus spécialisée. Les biotrophes modulent les réponses immunitaires de l'hôte et maintiennent les cellules vivantes pour extraire les nutriments nécessaires à leur croissance. Contrairement aux nécrotrophes et aux hémibiotrophes, qui sont souvent capables d'infester un large éventail de plantes éloignées sur le plan taxonomique, les Oomycètes biotrophes ont généralement un spectre d'hôtes très étroit au niveau du genre ou même de l'espèce.

Contrairement à d'autres Oomycètes, des biotrophes comme *Hyaloperonospora arabidopsis* ne produisent pas de zoospores, ce qui reflète une évolution vers une infection directe des tissus de l'hôte.

3.2. Les **nécrotrophes** sont des pathogènes qui tuent les cellules de leur hôte pour en tirer des nutriments.

Contrairement aux biotrophes, les nécrotrophes induisent rapidement la mort des cellules de l'hôte après l'infection. Par exemple, *Pythium ultimum* est un nécrotrophe qui provoque immédiatement la mort des cellules végétales. Ils possèdent un grand nombre d'enzymes, comme les protéases et celles modifiant les composés carbonés (CAZymes), qui facilitent la dégradation des parois cellulaires de l'hôte pour accéder aux nutriments. Les Oomycètes nécrotrophes produisent diverses toxines qui jouent un rôle crucial dans la pathogenèse des plantes. Notamment, les protéines apparentées à la nécrose et au peptide 1 (Nep1) induisant l'éthylène (NLP) d'espèces telles que *Pythium aphanidermatum* et *Phytophthora parasitica* sont des facteurs de virulence clés qui induisent la mort cellulaire. *Phytophthora capsici* sécrète des protéines induisant la nécrose (NPP) qui déclenchent également la mort cellulaire des plantes et sont essentielles pour la pathogénicité. L'Oomycète nécrotrophe *Pyrenophora tritici-repentis* produit les toxines sélectives Ptr ToxA et Ptr ToxB. Les nécrotrophes, comme *Pythium ultimum*, ont peu ou pas d'effecteurs cytoplasmiques tels que les RxLR, ce qui reflète leur stratégie d'infection basée sur la destruction externe des cellules. Comparés aux hémibiotrophes, les nécrotrophes montrent moins de remodelage transcriptionnel au cours de l'infection. Par exemple, *Pythium ultimum* présente une expression génétique relativement constante entre les phases précoces et tardives de l'infection.

3.3. Les **hémibiotrophes** sont des pathogènes qui combinent des phases biotrophes et nécrotrophes au cours de leur cycle d'infection. Leur cycle d'infection se déroule en deux phases :

- Phase biotrophe : Les hémibiotrophes commencent par une phase biotrophe. Durant cette phase, les hémibiotrophes utilisent des mécanismes métaboliques pour maintenir les cellules de l'hôte vivantes.
- Phase nécrotrophe : Ils passent ensuite à une phase nécrotrophe où ils activent des enzymes pour décomposer les parois cellulaires et accéder aux nutriments.

Les stratégies pour les effecteurs sont étroitement liées au mode de vie : les biotrophes se concentrent sur la suppression des défenses des plantes, les nécrotrophes sur la destruction des cellules hôtes, et les

hémibiotrophes combinent les deux approches dans une séquence régulée. Les hémibiotrophes possèdent un grand nombre d'effecteurs cytoplasmiques (RxLR, CRN) et apoplastiques (NLPs, PcFs) pour moduler les réponses de l'hôte et faciliter la transition entre les phases. Ces effecteurs sont souvent exprimés à des moments spécifiques de l'infection. Les hémibiotrophes, comme *Phytophthora infestans*, montrent des changements transcriptionnels significatifs entre les phases biotrophes et nécrotrophes. Certaines espèces sont spécialisées vis-à-vis d'un hôte, tels *Phytophthora sojae* et *P. lateralis* (*Chamaecyparis lawsoniana* aux USA). D'autres sont généralistes ainsi *P. cinnamomi* avec plus de 3.000 hôtes ou *P. ramorum*, plus de 100

4. Cycles de vie

4.1. Les étapes



Figure 3: Anton de Bary (Phytopathologists of the world)

C'est Anton de Bary qui décrivit le premier le cycle de vie d'un Oomycète, *Phytophthora infestans*, en 1863. Il fut chirurgien, botaniste, microbiogiste et mycologue allemand (1831 – 1888). Il est considéré comme le fondateur de l'étude des maladies des végétaux ou phytopathologie.

Comme tous les Stramenopila, les Oomycètes sont hétérocontes, ce qui signifie qu'ils ont un stade mobile de leur cycle de vie (appelé zoospore) qui possède deux flagelles différents. Le flagelle le plus long est couvert de mastigonèmes. L'autre flagelle est en forme de fouet et généralement plus court ou très réduit. Les flagelles s'insèrent antérieurement près de l'apex (subapical) ou latéralement. Les **zoospores** sont des mitospores (spores asexuées) capables de se déplacer par leurs propres moyens dans l'eau pour se disperser vers un nouvel hôte. Comme les zoospores sont dépourvues de paroi cellulaire, elles ont besoin d'être dans l'eau. On trouve zoospores dans les pores remplis d'eau d'un sol saturé, dans un cours d'eau ou dans l'eau libre à la surface d'une plante après une pluie. D'où le nom de « moisissures aquatiques ». Les zoospores font preuve de chimiotaxie, c'est-à-dire qu'elles ont la capacité de se déplacer dans une direction donnée en réponse à un gradient chimique. Par exemple, les zoospores se déplacent dans le sol vers les racines des plantes, en remontant un gradient de concentration de source carbonée.

Lorsqu'une zoospore atteint un hôte, ou qu'elle se trouve dans des conditions défavorables (le sol se dessèche par exemple), elle forme un **kyste**. Le processus d'enkystement exige que la spore génère les matériaux de la paroi cellulaire. Les zoospores excrètent de petites vacuoles remplies de précurseurs de la paroi cellulaire de cellulose à travers la membrane cellulaire, s'auto-assemblent autour de la zoospore, tandis que la spore résorbe ou perd ses flagelles.

Le kyste n'est plus mobile et adhère souvent à la racine ou aux particules de sol. Une paroi cellulaire le protège. Une zoospore n'a généralement que quelques heures pour nager avant de s'enkyster ou de mourir. En revanche, un kyste peut survivre des jours ou des semaines.



Figure 4: germination de kystes de *Phythospora*, sur une feuille. (.Florance et J. Parke) et chlamydospores de *Phytophthora* dans une feuille de rhododendron (E. Oh)

Sous des bonnes conditions d'humidité et de nutriments, le kyste peut germer et produire un hyphe. Les hyphes peuvent se développer à travers le substrat et, s'ils se trouvent à proximité d'un hôte, peuvent l'infecter. Si un Oomycète est confronté à des conditions défavorables, il peut produire des **chlamydospores**, dotées d'une paroi cellulaire épaisse et capables de survivre pendant une longue période. Les chlamydospores peuvent être produites sur les branches latérales du mycélium ou même au milieu d'un hyphe. Lorsque l'humidité est abondante, les oomycètes produisent **des sporanges asexués**. Les sporanges sont des structures ballonnées, remplies de cytoplasme et d'un grand nombre de noyaux (en tant qu'organismes coenocytiques, les oomycètes peuvent facilement déplacer un grand nombre de noyaux vers un autre endroit). Les sporanges peuvent servir à la dispersion, en se détachant de l'hyphe et être emporté par la pluie ou par un cours d'eau. Le sporange est idéal pour une distribution à longue distance. Ils peuvent ensuite germer directement pour produire d'autres hyphes, infecter un nouvel hôte, ou se développer à travers d'autres substrats. Mais lorsque les sporanges sont produits avec beaucoup d'eau libre, la véritable magie de l'oomycète se produit directement. Des membranes commencent à se former dans le cytoplasme, cloisonnant chacun des dizaines de noyaux en petits paquets de cytoplasme. et d'organites. Chacun d'entre eux produit alors deux flagelles et devient une zoospore. Le sporange éclate s'ouvre et les zoospores mobiles nagent dans l'eau libre ! La zoospore peut s'enkyster et le kyste produire une nouvelle zoospore qui peut aussi s'enkyster.

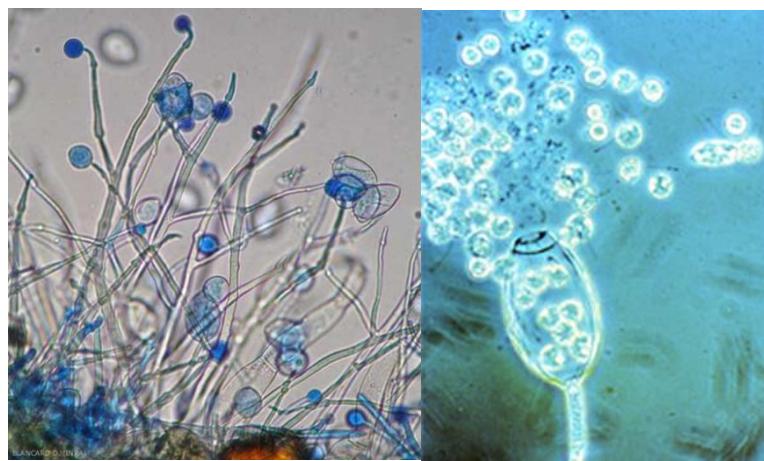


Figure 5: *Phytophthora infestans* produit des sporanges en forme de citron, à la surface des organes infectés. Ces sporanges mesurent 21-38 X 12-23 µm (Ephytia) et zoospores s'échappant d'un sporange (F. Schwenk).

Les Oomycètes sont également capables de **se reproduire sexuellement**. L'Oomycète forme d'abord deux structures complémentaires propres à la reproduction sexuée, plus ou moins différenciées : une **anthéridie** étroite et une oogone large et ronde. Un septum sépare ces cellules du reste du mycélium, isolant ainsi leurs

noyaux. Les noyaux des Oomycètes sont diploïdes pendant la quasi-totalité de leur cycle de vie (dans le mycélium, les zoospores, les sporanges et les chlamydospores). Les noyaux de l'anthéridie et de l'oogone subissent la méiose, réduisant les noyaux diploïdes (2N) en haploïdes (1N). Ensuite, l'anthéridie et l'oogone fusionnent. Chez certaines espèces, les anthéridies et les oogones doivent être produites par des individus génétiquement différents pour fusionner ; ces espèces sont hétérothalliques. D'autres espèces peuvent se reproduire sexuellement à partir d'un seul génotype ; elles sont homothalliques. Dans les deux cas, à l'intérieur de l'ovule fécondé, les noyaux fusionnent pour produire à nouveau un noyau diploïde. L'oogone forme alors une épaisse paroi, avec un noyau diploïde à l'intérieur, créant ainsi une **oospore**. Les oospores sont souvent produites à l'intérieur des hôtes infectés, lorsque l'hôte est en voie de sénescence ou de mourir. Elles peuvent résister à la dessication, à l'ingestion, à l'attaque bactérienne, etc. et survivre jusqu'à plusieurs dizaines d'années ! Sous des conditions appropriées l'oospore peut germer, entraînant la croissance d'hypothèses coenocytiques avec des noyaux diploïdes, recommençant ainsi le cycle.

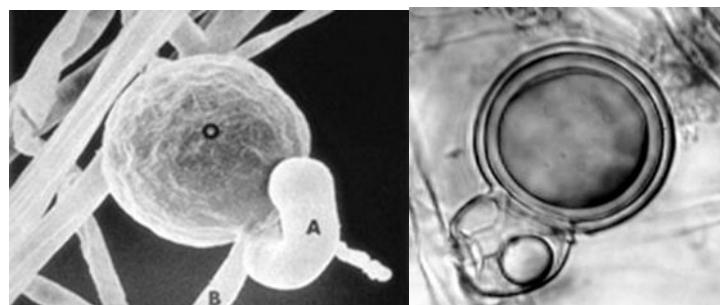


Figure 6: organes sexuels et oospore de *Phytophthora* (P. Reeser)

4.2. Cycle de vie d'un *Phytophthora*

P.infestans se manifeste surtout dans les zones de production qui connaissent les périodes prolongées d'humidité (pluies, irrigation par aspersion, brouillards, rosée....) et de temps frais. La sporulation asexuée est abondante durant les périodes humides et fraîches, optimales entre 16 et 22°C et inhibée par les périodes chaudes et sèches.

On distingue trois périodes dans le cycle global du mildiou des solanacées durant une année: la survie hivernale, l'installation de l'inoculum primaire au printemps et la multiplication des cycles avec extension de la maladie en été. Les *P.infestans* ont un cycle biologique diploïde majoritairement aérien. Le cycle de la maladie (monocycle) correspond à la période qui s'écoule entre deux générations de spores, de l'infection à la production d'une nouvelle génération de spores. La dispersion des spores forme le point de départ d'une épidémie. La brièveté du cycle, de 5 à 7 jours, permet une distribution répétée de millions de zoospores. La maladie se propage.

La plupart du temps, le cycle de *P. infestans* est végétatif. Pendant l'hiver, *P. infestans* se conserve habituellement sous forme de mycélium asexué, de chlamydospores dans les tubercules laissés au champ, les tas de déchets, les repousses ou dans les tubercules conservés en stockage. Au printemps, le mycélium survivant produit des sporanges qui sont disséminés par le vent et la pluie, et qui infectent de nouvelles plantes et cultures. Après l'infection primaire, des cycles de contamination secondaire peuvent se succéder et causer une épidémie avec une destruction très rapide du feuillage. Par la suite, au champ, les tubercules nouvellement formés peuvent être infectés par les sporanges transportés par l'eau de pluie dans le sol, ou par les zoospores. En automne se déroule la reproduction sexuée donnant naissance à des oospores, organes de résistance.

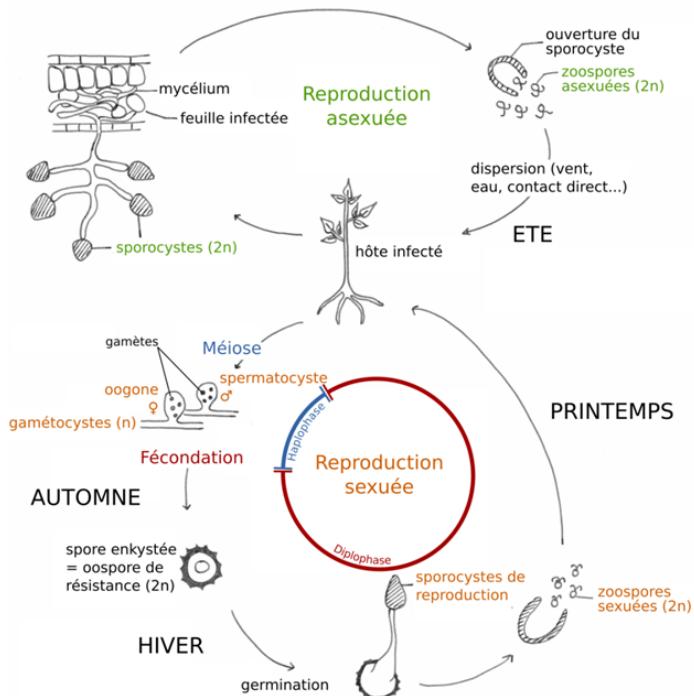


Figure 7 : Cycle de vie de *Phytophthora infestans* (Schneider-Maunoury L)

5. Phylogénie

Les Oomycètes auraient émergé il y a environ 430 à 400 millions d'années, selon des analyses de l'horloge moléculaire. De ce groupe initial ont émergés des ordres dits « de divergence précoce ». Les deux branches principales, Péronosporales et Saprolégniales, auraient divergé il y a environ 225 à 190 millions d'années. Les relations phylogénétiques des Oomycètes à divergence précoce sont principalement établies à partir de données moléculaires, notamment les séquences de l'unité ribosomale nucléaire petite sous-unité (18S/SSU) et des sous-unités mitochondrielles du cytochrome c oxydase (cox1 et cox2). Ces analyses révèlent que ces Oomycètes forment des lignées distinctes au sein du phylum Oomycota. Les lignées à divergence précoce se situent avant la séparation principale entre les sous-classes Saprolégniomycètes et Péronosporomycètes.

Les Oomycètes à divergence précoce produisent des thalles holocarpiques endobiotiques, qui se développent entièrement à l'intérieur de leur hôte. Le thalle mature se différencie en sporange.

Les Oomycètes à divergence précoce sont classés en huit ordres et familles sur la base de la phylogénie moléculaire, de la morphologie et de la gamme d'hôtes. Ces ordres sont les suivants

Miraculales, parasites biotrophes obligatoires de diatomées. Il est considéré comme la lignée la plus ancienne parmi les oomycètes, représentant une divergence précoce.

Olpidiopsidales, parasites endobiotiques obligatoires d'Oomycètes aquatiques.

Eurychasmatales, parasites biotrophes d'algues brunes.

Haptoglossales, parasites obligatoires de nématodes et de rotifères.

Anisopliales, parasites d'algues brunes marines et de diatomées.

Pontismatales, parasites d'algues rouges marines.

Haliphthorales, parasites de crustacés.

Leptomitales : Auparavant, on pensait qu'elles appartenaient aux oomycètes à divergence précoce, mais elles sont désormais considérées comme faisant partie d'une lignée précoce des Saprolégniomycètes.

A cours du temps, diverses classifications ont été proposées pour les **Oomycètes supérieurs**, voici une des dernières :

Sous-classe: Péronosporomycetidae

Ordre: Péronosporales Ex: *Albugo* (rouille blanche)

Ordre: Pythiales Ex: *Pythium*, (ex agent de la fonte des semis), *Phytophthora* (ex. mildiou de la pomme de terre)

Sous-classe: Saprolégniomycétidae

Ordre: Saprolégniales Ex: *Aphanomyces* (pathogènes de légumes), *Saprolegnia* (parasites de poissons)

Ordre Sclérosporales Ex: mildious des Poaceae, comme *Sclerospora*, *Peronosclerospora*, *Sclerophthora*.

Ordre: Salilagénidiales Ex: *Lagenidium* (parasites d'animaux marins)

6. Caractères génétiques

Le génome des Oomycètes est long (en moyenne 75 millions de base). Ils sont diploïdes. Un ensemble de mécanismes rend le génome plus ou moins flexible. Il démontre une forte adaptabilité. Les analyses génomiques comparatives révèlent une évolution accélérée et une expansion des familles de gènes liés à la pathogénicité, en particulier chez les isolats les plus agressifs. Les génomes des Oomycètes présentent souvent une structure « à deux vitesses », avec des régions riches en gènes contenant des gènes conservés pour la physiologie générale et des régions pauvres en gènes enrichies en ADN répétitif et en gènes liés à la virulence qui évoluent rapidement. Cette organisation génomique facilite l'adaptation rapide aux réponses immunitaires de l'hôte et contribue au succès des agents pathogènes.

- Les pathogènes filamentueux possèdent des **génomes importants**. Le génome des Oomycètes est long d'environ 75 millions de paires de bases en moyenne, 33 Mbp pour *Al. laibachii* à 240 Mbp pour *Ph. Infestans*.

Le génome le plus grand, actuellement, est celui de *Sclerospora graminicola* (mildiou du millet) avec 360 Mbp . D'autres espèces du genre *Phytophthora* possèdent un ADN de taille moindre ; *Phytophthora sojae* a un génome de 95 Mbp et *Phytophthora ramorum* de 65 Mbp. En comparaison la moyenne chez les Ascomycètes est de 37 Mbp et de 47 chez les Basidiomycètes.

Ce matériel génétique est distribué généralement dans 11 à 13 chromosomes. Ce nombre est souvent difficile à déterminer car les noyaux sont petits et il y a des possibilités d'autopolyploidie, polysomie et polymorphisme chromosomique.

- **Le nombre de gènes et le mode de vie** des Oomycètes sont étroitement liés. Les analyses génomiques montrent que les oomycètes avec des modes de vie différents (biotrophes, nécrotrophes, saprotrophes) présentent des variations significatives dans leur contenu génétique.

Les Oomycètes biotrophes, comme *Hyaloperonospora arabidopsis* et les espèces du genre *Albugo*, ont des génomes plus compacts et un nombre réduit de gènes. Ils possèdent moins d'enzymes de dégradation des

parois cellulaires et des voies métaboliques simplifiées, reflétant leur dépendance à des hôtes vivants pour leur nutrition. Par exemple, *Albugo laibachii* possède environ 35-37 Mb de génome avec une densité génique élevée.

Les nécrotrophes, comme *Pythium ultimum*, ont des génomes plus grands et un arsenal étendu d'enzymes de dégradation des parois cellulaires, leur permettant de tuer rapidement les cellules hôtes et de les décomposer. *Pythium ultimum* possède un génome de 43 Mb, avec une expansion des gènes liés à la protéolyse.

Les hémibiotrophes, comme *Phytophthora infestans*, combinent des phases biotrophes et nécrotrophes. Leur génome est souvent plus grand et contient des régions riches en répétitions et en effecteurs. *Phytophthora infestans* possède un génome de 240 Mb, avec une proportion élevée de répétitions et un grand nombre d'effecteurs RxLR.

Les saprotrophes, comme *Salisapilia sapeloensis*, ont des génomes plus petits et un répertoire réduit d'effecteurs.

- les Oomycètes sont généralement hétérozygotes, c.à.d. l'organisme a reçu des deux parents une forme différente de gènes. Les espèces du genre *Pythium* sont toutefois homozygotes.

- Le génome contient des informations impératives au métabolisme de base (« core ») (protéines, DNA, hydrates de carbone, lipides) et des zones à fortes répétitions codant pour des protéines impliqués dans les interactions hôte-pathogène (génome accessoire). Dans l'ensemble, le génome s'est avéré avoir un contenu de répétitions extrêmement élevé et avoir une distribution génétique inhabituelle dans la mesure où certaines zones contiennent de nombreux gènes alors que d'autres en contiennent très peu. Il contient une grande variété de transposons et de nombreuses familles de gènes codant pour des protéines effectrices qui sont impliqués dans l'apparition de la pathogénicité. Une grande partie des séquences répétées codent pour des facteurs de pathogénicité. Le génome présente un haut polymorphisme généré par mutations, recombinaisons, transposons, processus épigénétiques, transfert horizontal de gènes et même de chromosomes.

- Le **transfert horizontal de gènes** (HGT) ou transfert latéral de gènes (LGT) implique la transmission de matériel génétique entre des lignées évolutives distinctes et constitue une source importante d'innovation biologique. Par exemple, l'acquisition de gènes étrangers peut permettre aux organismes récepteurs de s'adapter à de nouveaux modes de vie ou d'exploiter une nouvelle niche écologique. Le transfert de matériel génétique a joué un rôle dans l'évolution des caractères pathogènes chez les eucaryotes. L'HGT est un facteur important dans l'évolution des Oomycètes, à partir de champignons et de bactéries. Des gènes codant des enzymes comme les endopolygalacturonases, les chitinases et les cellulases ont été transférés des champignons ou des bactéries (actinomycètes) aux Oomycètes. Les Oomycètes pathogènes des plantes ont acquis des gènes pour la dégradation des polysaccharides végétaux. Les protéines NLP (inductrices de nécrose), ont été acquis par HT depuis des bactéries. Ces gènes ont ensuite été dupliqués, avec 16 copies dans le génome de *Phytophthora sojae*. Les gènes transférés ont enrichi les répertoires d'effecteurs, des protéines qui modulent les réponses immunitaires des plantes et facilitent l'infection. Par exemple, les effecteurs RxLR et CRN, bien que principalement endogènes, ont été influencés par des gènes acquis via HG. Le HGT a permis aux Oomycètes de s'adapter à une large gamme d'hôtes, en leur fournissant des outils génétiques pour surmonter les barrières immunitaires spécifiques des plantes. Les pathogènes animaux, comme *Saprolegnia parasitica*, ont acquis des gènes pour la dégradation de la chitine, présente dans les exosquelettes des crustacés.

Le HGT a contribué à la convergence évolutive entre les Oomycètes et les champignons, notamment dans les traits liés à l'osmotrophie (absorption des nutriments par osmose) et à la croissance filamentueuse. Par exemple, des gènes transférés des champignons aux Oomycètes sont impliqués dans l'acquisition de nutriments et la dégradation des composants de l'environnement et le transfert de nutriments.

- **Le transfert de gènes endosymbiotiques** (TGE) désigne le transfert d'ADN d'un symbiose englobé (comme une bactérie, une algue ou un virus) vers le noyau de l'organisme hôte. Le TGE, en complément du transfert horizontal de gènes, a profondément façonné les capacités métaboliques et l'évolution des Oomycètes. Par exemple, la voie de biosynthèse des pyrimidines chez les Oomycètes est un mélange de gènes acquis par TGE provenant de protéobactéries combinés à des gènes hérités par descendance normale. La voie des pentoses phosphates utilise une gluconolactonase acquise des champignons.

Une **plasticité des régions répétées** (donc en relation avec la pathogénicité) est observée : séquences de gènes modifiées, ou inactivées, composition de nouveaux gènes. .

- **Les éléments transposables** (ET) sont des moteurs essentiels de l'évolution du génome des Oomycètes. Dans les génomes à deux vitesses, les gènes des effecteurs résident souvent à proximité ou à l'intérieur de régions riches en ET, et les expansions d'ET alimentent l'innovation génétique. Par exemple, la distinction entre les compartiments à évolution rapide et ceux à évolution lente serait déterminée par les expansions de rétrotransposons Gypsy LTR. En cas de situation de stress, des salves de transposons jouent un rôle clé : créer des variations du nombre de copies de gènes, des changements dans des promoteurs et de nouvelles fusions de gènes ; alimenter la « naissance/mort » des familles d'effecteurs.

- **Le flux génétique entre les espèces** d'Oomycètes crée de nouvelles combinaisons pathogéniques. Des études génomiques récentes ont mis en évidence de nombreux hybrides naturels : dans le clade 2 de *Phytophthora* (par exemple, les pathogènes des forêts tropicales), jusqu'à ~38 % des taxons semblent être des hybrides interspécifiques ou des introgressants.

- **La régulation épigénétique** ajoute une autre couche de plasticité aux génomes des Oomycètes. Des travaux récents sur *Phytophthora sojae* démontrent que les modifications de la chromatine influencent directement l'expression des gènes effecteurs. Une découverte importante est que la méthylation de l'histone H3K36 par PsKMT3 régit l'activation des gènes effecteurs chez *P. sojae* : la perte de cette marque entraîne une mauvaise régulation généralisée des effecteurs. Cela révèle un commutateur épigénétique pour la virulence. Parallèlement, des études transcriptomiques montrent que les Oomycètes peuvent reprogrammer l'expression en réponse à leurs hôtes : *P. cinnamomi* utilise des ensembles d'effecteurs communs et spécifiques à l'hôte. Ces mécanismes (méthylation des histones, probablement acétylation/désacétylation des histones, et éventuellement petits ARN) permettent aux Oomycètes d'ajuster leurs génomes de manière flexible pour s'adapter.

- **Les génomes mitochondriaux** des Oomycètes sont généralement compacts et riches en gènes codant pour des protéines impliquées dans la respiration cellulaire, la synthèse des protéines et le transport. Ils contiennent des gènes pour les protéines de la chaîne respiratoire (comme NADH déshydrogénase, cytochrome c oxydase, ATP synthase), des ribosomes, des ARN de transfert (tRNA), et parfois des régions répétées inversées.

La taille des génomes mitochondriaux varie selon les espèces : *Saprolegnia ferax*, 47 kb avec des répétitions inversées, *Phytophthora infestans*, 38 kb, riche en A+T (76 %), *Pythium ultimum*, 60 kb, avec une grande répétition inversée de 22 kb.

Le génome mitochondrial est essentiel pour la production d'énergie via la respiration cellulaire, particulièrement dans les stades de vie nécessitant une forte activité métabolique (comme les zoospores et les kystes germinants). Il contribue également à la régulation de la croissance et au développement des structures infectieuses.

Ils aident à distinguer les espèces et clarifier les relations phylogénétiques au sein des ordres.

-Les Oomycètes ont évolués en des espèces divergentes qui varient en mode de vie et substrat de croissance. Ils ont la capacité de s'adapter à leur environnement pour contrer la résistance d'un hôte ou pour développer une résistance à des produits organiques anti-oomycètes.

Les populations d'Oomycètes montrent une **grande diversité génétique**, ce qui leur permet de s'adapter à différentes conditions environnementales et hôtes. Répétons, leur génome présente une architecture à deux vitesses, avec des régions riches en répétitions et sous forte pression sélective, favorisant l'évolution rapide des gènes liés à l'adaptation. Les **variations génétiques** chez les espèces de *Phytophthora* contribuent de manière significative à leur virulence et stratégies d'infection de l'hôte. Les analyses génomiques comparatives révèlent une expansion des gènes codant pour des effecteurs sécrétés et des enzymes dégradant les parois cellulaires des plantes chez les espèces de *Phytophthora*, ce qui renforce leur pathogénicité. Le suppresseur d'ARN silencieux PSR2, conservé dans toutes les espèces de *Phytophthora*, joue un rôle crucial dans l'infection précoce et la virulence, son expression atteignant son maximum pendant la phase biotrophique. *Phytophthora* utilise diverses stratégies d'infection pour les racines, les troncs et les feuilles, les élicitines jouant un rôle important dans les interactions hôte-pathogène. Des mécanismes épigénétiques, y compris des modifications covalentes de la chromatine telles que la méthylation de l'ADN et l'acétylation/méthylation des histones, régulent l'expression des gènes au cours du développement de *Phytophthora* et de l'infection des plantes, contribuant à leur adaptabilité à différents hôtes et aux changements environnementaux.

Les génomes de *Pythium* montrent une surreprésentation des gènes impliqués dans la dégradation protéolytique et la transduction des signaux.

Plusieurs espèces de *Saprolegnia* peuvent coexister sur un même site, affectant différemment les œufs d'amphibiens par exemple. Des différences intraspécifiques de pathogénicité ont été observées. La diversité génétique parmi les isolats de *Saprolegnia* de diverses origines géographiques est en corrélation avec la pathogénicité et la diversité moléculaire. Les différentes espèces utilisent des stratégies d'infection distinctes : *S. diclina* utilise une approche nécrotrophe, détruisant le chorion de l'œuf, tandis que *S. parasitica* adopte une stratégie biotrophe facultative, pénétrant dans le chorion intact.

Ces variations génétiques soulignent l'adaptabilité et le potentiel d'évolution des Oomycètes en tant qu'agents pathogènes. Cette variabilité permettant l'adaptation rapide des Oomycètes posent des problèmes pour la lutte contre les maladies et nécessitent une surveillance continue des phénotypes de virulence

Une espèce peut contenir plusieurs variants. C'est le cas pour *P. infestans*. Différentes formes de *P. infestans* varient dans leur agressivité sur pomme de terre ou tomate, dans le taux de sporulation et la sensibilité aux fongicides. On peut ainsi parler de « complexe » d'espèces, comme pour *Pythium irregularare*.

7. Identification et caractérisation des Oomycètes

Les recherches dans ce domaine ont deux objectifs majeurs : connaissance de la biodiversité et détection rapide d'épidémie.

La fluidité génétique des Oomycètes implique des variations génétiques et phénotypiques, rendant la définition d'une espèce malaisée.

La taxonomie est basée

- Sur des **caractères morphologiques**, qui présentent une certaine variabilité, qui ne sont pas tous facilement observables. Des espèces peuvent être cultivées et on obtient ainsi des observations assez complètes et standardisées. C'est le cas pour les espèces saprophytiques, nécrotropes et hémibiotropes, biotropes occasionnelles, ce n'est pas le cas pour les biotropes strictes. Ces caractères sont décrits par ailleurs dans ce document.

- Sur des **caractères écologiques** dont l'hôte. Par exemple sur la tomate se développe essentiellement *Phytophthora infestans*, mais il peut s'y observer d'autres espèces de *Phytophthora* et certains de *Pythium*. Certains Oomycètes ont un spectre d'hôte très limité, comme les espèces d'*Albugo* attaquant les Brassicaceae ou *Hyaloperonospora parasitica* exclusivement sur *Arabidopsis thaliana*, d'autres très large, tels *Phytophthora infestans* et *Pythium ultimum*. Certains croisement peuvent s'opérer et donner naissance à un pathogène plus agressif (cas du ... de l'aulne). Les caractéristiques de l'infection (nécrose, chlorose, cancres, mildiou, ...) aident à la détermination.
- Les **méthodes génétiques** pour la détection et la détermination des espèces d'Oomycètes incluent principalement l'utilisation de marqueurs génétiques conservés et des bases de données spécialisées. Les régions hautement conservées telles que l'ITS (Internal Transcribed Spacer), région située entre les gènes codant pour l'ARN ribosomal, les gènes nucléaires (ex. β -tubuline, facteur d'elongation de la traduction EF1 α) et les gènes mitochondriaux (ex. *cox1*, *cox2*, *nad1*) sont couramment utilisés pour la phylogénie et l'identification des espèces d'Oomycètes. Le gène mitochondrial *cox2* est la référence, habituellement utilisé avec un autre marqueur, principalement ITS et parfois la β -tubuline.
- Outre les banques de données généralistes, comme Fungi DB, il existe des banques spécialisées :
 - Phytophthora-ID : Une base de données dédiée à l'identification des espèces de *Phytophthora*.
 - OomyceteDB : Une base de données contenant des séquences de marqueurs génétiques pour l'identification des Oomycètes. (<http://oomycetedb.cgrb.oregonstate.edu>)

Le séquençage du métagénomique entier d'extraits d'ADN est devenu une alternative intéressante pour disséquer les communautés microbiennes complexes. Le séquençage par shotgun fournit des informations sur le contenu total de l'ADN des micro-organismes plutôt que sur un locus spécifique, ce qui permet en principe la caractérisation fonctionnelle des lectures, l'assemblage de novo des gènes et, dans les meilleurs cas, la récupération de génomes entiers assemblés par métagénomique. Avec la disponibilité de génomes complets, plus de 65 (NCBI GenBank), des analyses phylogénétiques basées sur des familles de gènes conservés (ex. BUSCOs) permettent une identification plus précise des espèces et des relations évolutives. Le navigateur Oomycete Gene Order Browser (OGOB) facilite l'analyse comparative des génomes et l'identification des orthologues entre espèces.

L'ADN mitochondrial (ADNmt) joue un rôle crucial dans la pathogenèse et l'identification des Oomycètes. Son nombre élevé de copies en fait une cible attrayante pour le développement de tests diagnostiques sensibles.

- **Tests LAMP sur site** Des tests d'amplification ont été mis au point pour la détection rapide, sensible et spécifique sur site de diverses espèces de *Phytophthora*. Ces tests ciblent les régions de l'ADN ribosomique et peuvent détecter aussi peu que 50-100 fg d'ADN. Les tests LAMP ont été appliqués avec succès pour détecter *P. infestans* dans les feuilles de pomme de terre, *P. capsici* dans les tissus végétaux infectés, ainsi que *P. ramorum* et *P. kernoviae* à l'aide d'une méthode simple d'extraction de l'ADN en deux minutes. Récemment, des tests LAMP ciblant le gène du facteur d'elongation 1- α ont été optimisés pour détecter *Phytophthora spp.* et *P. cactorum* dans les champs de fraises, démontrant leur efficacité dans divers échantillons environnementaux. Ces méthodes de détection sont adaptées à une utilisation sur site, nécessitant un équipement minimal et fournissant des résultats en moins d'une heure, ce qui en fait des outils précieux pour la détection précoce des agents pathogènes et la gestion rapide des maladies en milieu agricole.
- La grande variabilité génétique et l'adaptabilité des Oomycètes pathogènes amène à l'émergence de nouveaux « **pathotypes** » capables de survivre à certains traitements chimiques ou à contrecarrer les mécanismes de résistance des plantes hôtes sélectionnées. Des essais biologiques sont effectués pour

caractériser les pathotypes des principaux pathogènes. Des recherches sont effectuées pour découvrir des gènes marqueurs correspondant à une pathogénicité déterminée, essentiellement des gènes codant pour des effecteurs (voir la section « effecteurs »). La pathogénomique, qui se base sur l'utilisation des approches omiques (génomique, protéomique, transcriptomique) pour étudier les facteurs moléculaires de la pathogénicité et leur évolution, est en plein développement

A titre d'exemple, il y a aux USA 200 pathotypes *de P. sojae* identifiées.

- Des **tests immunologiques** permettent de détecter les principales espèces des genres les plus pathogènes, permettant de montrer des débuts d'épidémie. Cela va de tests ELISA, d'autres à flux latéral, à des immuno-dipsicks (attirance des zoospores vivantes puis coloration immunologique spécifique), aux immuno-tests de piégeage (capturer les propagules, les faire germer, les soumettre à une coloration immunologique spécifique).
- Une **approche holistique**, combinant morphologie fonctionnelle, distribution, mode de vie, données biochimiques et génétiques, permet de définir clairement une espèce.

8. Caractères morphologiques

Les caractères morphologiques demeurent essentiels à la description d'une espèce d'Oomycètes, à la taxonomie, et à la phylogénie. La détermination d'une espèce ne peut être effectuée que par une combinaison de caractères dont la morphologie et l'écologie, même en cette époque de génomique.

Certains caractères sont difficiles à observer (par exemple l'ouverture des sporanges), d'autres sont plus évidents (nombre d'oospores). Il n'existe souvent pas d'exemplaires de référence. Beaucoup de descriptions se montrent insuffisantes et certaines espèces se retrouvent avec plus d'un nom.

Une description soignée reste un prérequis indispensable à toute étude.

- Thalle :

- Holocarpique (Leptomytales et des lignées primitives de position phylogénique incertaines, parasites biotrophes d'algues et phytoplanctons) le thalle de taille réduite se transforme entièrement en spores

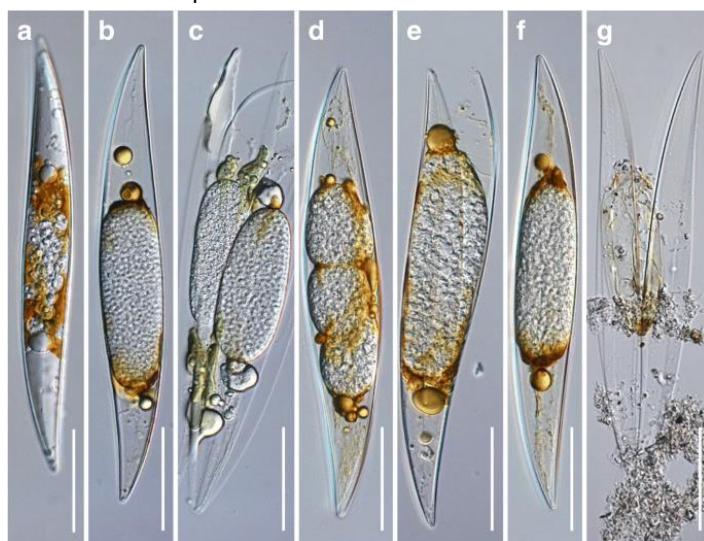


Figure 8 : *Diatomophthora perforans* à des stades différents du cycle dans *Pleurosigma intermedium*. a début de l'infection ; b thalle mûr ; c, d infections multiples; e, f différentiation du thalle en sporange; g sporange vide. barre= 50 µm (Buaya et al.)

- Eucarpique : différentié en parties reproductrices et végétatives

- **Mycélium** : développement, ramifications, présence de rhizoïdes, diamètre (généralement fins mais jusqu'à 200 microns), présence de renflements ou de rétrécissements.



Figure 9 : *Phytophthora tentaculata* A:et . B: renflements d'hyphes, C: chlamydospore. D: sporange et hyphes irréguliers, coralloïdiens de *P. cambivora* (forestphytophthoras.org)

- **Chlamydospores** (spore de multiplication végétative et de survie à paroi épaisse) position (aux extrémités, intercalaire, latérale) ; forme, ornementation, taille , ...



Figure 10 : chlamydospores de *P. ramorum* (forestphytophthoras.org)

- **Appressorium et haustorium** (présence, forme, taille,...)

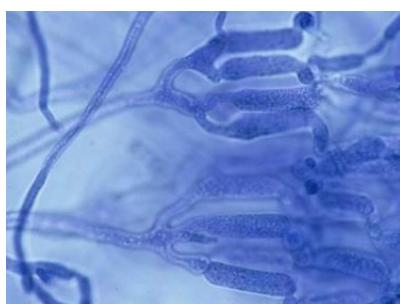


Figure 11 : Appressorium de *Pythium myriotylum* (Epiphyta)

- **Reproduction asexuée**

- o Sporanges : forme ovoïde, allongée, peu différenciée, ramifié,), dimension, position (interne aux tissus de l'hôte ou du matériel organique, ou externe), type d'ouverture, de projection des zoospores
- o Sporophore : simple ou ramifié, type de ramification (sympodiale,...), épaisseur, longueur (clavée chez *Albugo*,...)

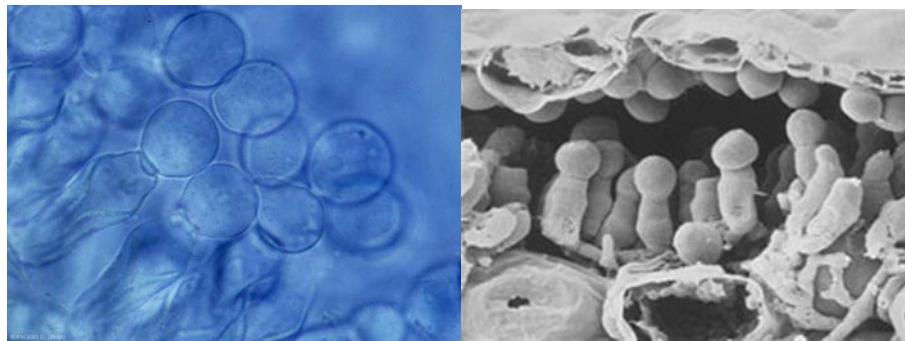


Figure 12 : Sporanges d'*Albugo candida* (Epiphyta)



Figure 13 : sporanges de *Phytophthora cryptogea* et de *Perenospora sp.* (Epiphyta)

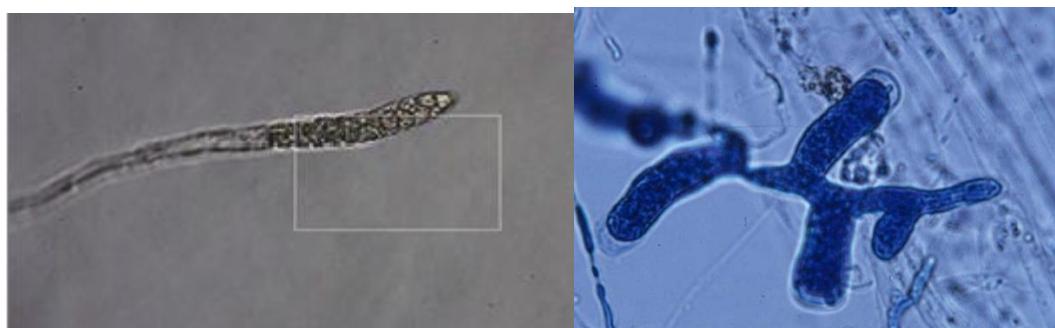


Figure 14 : Sporange de *Saprolegnia* (Hyoung et al) et sporange terminal et ramifié, filamenteux, enflé de *Pythium aphanidermatum* (Epiphyta)

- **Zoospores** : taille, nombre de types/ périodes de formation (1, 2 ou plusieurs= monoplanétypie, ex. *Phytiopsis* ; diplanétypie, ex : *Saprolegnia* ; polyplanétypie ex. *Dictyochus*), localisation de la maturation finale (à l'intérieur des sporanges ? *Phytophthora* ; à l'extérieur, *Pythium*)
- Kystes (taille, ornementation, ...)

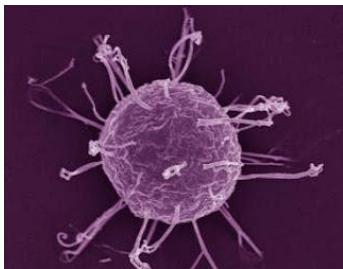


Figure 15 : kyste secondaire de *Saprolegnia parasitica* (Diéguez-Uribeondo, CSIC)

- Reproduction sexuée

Les caractéristiques des organes sexuels et ceux des oospores constituent des éléments clé. **Anthéridie** : position, nombre et forme, taille. **Oogone** : position, taille, forme, ornementation, nombre d'oospores.



Figure 17 : Oogone lisse fécondée par une anthéridie et renflement intercalaire, *Pythium sp.* (Epiphyta)

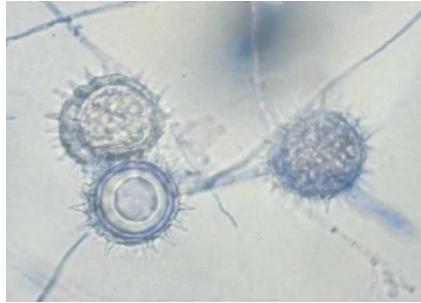


Figure 18 : *Pythium spinosum* forme des oogones plus ou moins ornementées qui sont à l'origine des oospores (Epiphyta)

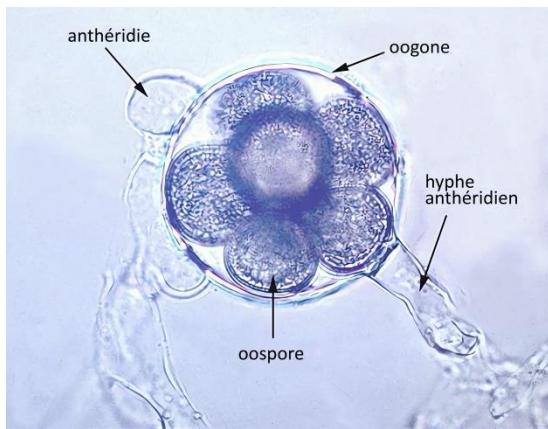


Figure 19 : organes sexuels d'un *Saprolegnia* (Plantleff) et oospores

9. Effecteurs

Les pathogènes ont développés une série de stratagèmes pour contrer les défenses de l'hôte attaqué. Les Oomycètes exploitent une combinaison de stratégies moléculaires pour neutraliser, manipuler ou contourner les défenses immunitaires de leurs hôtes, que ce soit chez les plantes ou les animaux. Ce sont les effecteurs. Ces effecteurs sont généralement des protéines sécrétées, à évolution rapide, souvent spécifiques de certaines races de pathogènes et qui présentent des rôles divers. En réponse à ces effecteurs, les plantes déploient des récepteurs capables de les reconnaître, induisant ainsi une réaction de défense forte. L'expression des gènes codant pour les effecteurs est hautement dynamique et strictement régulée pendant les différents stades de développement de l'agent pathogène et pendant la phase de l'interaction avec l'hôte.

Les répertoires d'effecteurs chez les Oomycètes sont très dynamiques et présentent une diversification rapide, une variation du nombre de copies et une spécificité de lignée. Des études comparatives à grande échelle le soulignent : dans 128 génomes de *Phytophthora*, les effecteurs RxLR ont divergé si rapidement qu'aucun ensemble universel « de base » n'a été trouvé entre les espèces. Les gènes effecteurs évoluent fréquemment par gain, perte, duplication et mutation.

9.1. Dans l'invasion de végétaux

Il existe deux types principaux d'effecteurs. Les effecteurs apoplastiques agissent en neutralisant les mécanismes de défense extracellulaires de l'hôte, tandis que les effecteurs cytoplasmiques modifient les processus intracellulaires pour favoriser l'infection. Ils peuvent inhiber les enzymes de défense, manipuler les voies de signalisation immunitaire, ou perturber la stabilité des protéines de l'hôte. L'hôte va, de son côté, se défendre, aspect que nous n'aborderons pas. Les gènes codant pour ces effecteurs sont souvent situés dans des zones génomiques "riches en transposons", favorisant leur évolution rapide. On observe une forte régulation différentielle selon les stades de développement et les interactions hôte-pathogène.

- **Effecteurs apoplastiques** : Les effecteurs apoplastiques sont sécrétés et accomplissent leur rôle dans l'espace extracellulaire délimité par les parois pectocellulosiques et formé par les espaces vides entre les cellules végétales, appelé l'apoplasm. Ils jouent des rôles variés pour l'agent pathogène incluant la modification des parois cellulaires de l'hôte, la protection contre les protéines de défense de l'hôte et l'acquisition de molécules indispensables à la croissance. Ils agissent pour inhiber les enzymes de défense de l'hôte, comme les glucanases et les protéases. Les enzymes hydrolytiques dégradent les macromolécules de l'hôte, comme les sucres et les protéines, pour faciliter l'invasion. Les protéines riches en cystéines (SCR) sont stables dans l'environnement extracellulaire et facilitent l'infection, bien que leur fonction exacte reste souvent inconnue. Des effecteurs apoplastiques neutralisent les récepteurs de reconnaissance des motifs moléculaires associés aux pathogènes (MAMPs). Par exemple, les protéines NLP perturbent les membranes cellulaires pour éviter la détection. Les élicitines, ces protéines SCR spécifiques aux Oomycètes extraient des stérols des membranes de l'hôte, contribuant à la survie et à la reproduction des pathogènes. Les Oomycètes nécrotrophes et hémibiotrophes (en phase tardive d'interaction) sécrètent des effecteurs qui provoquent la lyse des cellules végétales et l'apparition de nécroses des tissus végétaux. Les protéines NLP (Necrosis-and ethylene-inducing peptide-like proteins) induisent la mort cellulaire en perturbant les membranes cellulaires de l'hôte

- **Effecteurs cytoplasmiques** : Ces protéines pénètrent dans les cellules hôtes pour manipuler les processus intracellulaires. Les effecteurs CRN (Cringling and Necrosis) ciblent principalement le noyau de l'hôte pour manipuler les processus liés à l'ADN et à la transcription. Ils reprogramment l'expression des gènes de l'hôte en ciblant les promoteurs ou en dégradant des protéines clés. Par exemple, CRN78 phosphoryle et dégrade les aquaporines pour inhiber les réponses immunitaires. Les effecteurs RxLR ciblent divers compartiments subcellulaires (membrane plasmique, noyau, cytoplasme, etc.) pour inhiber les réponses immunitaires de l'hôte, stabiliser ou dégrader des protéines clés, et perturber les complexes protéiques, tels

que les protéases SUMO, les protéines 14-3-3 et les ATPases H⁺ de la membrane plasmique. Certains effecteurs cytoplasmiques inhibent les récepteurs intracellulaires (NLR) qui détectent les protéines effectrices. D'autres perturbent la transcription des gènes de défense en ciblant des facteurs de transcription ou en modifiant la stabilité des protéines. Ceux de type PsAVH238, dégradent des enzymes clés impliquées dans la biosynthèse de l'éthylène, une hormone essentielle à la réponse immunitaire. Les inhibiteurs de protéases (comme EPI1 et EPIC2B) bloquent les protéases de l'hôte qui dégradent les protéines pathogènes. D'autres effecteurs, comme AVR3a, stabilisent des protéines de l'hôte pour empêcher la mort cellulaire, dans les cas de biotrophie ou hémibiotrophie (phase initiale).

- Les Oomycètes adaptent leurs effecteurs pour éviter la reconnaissance par les récepteurs de l'hôte. Par exemple, les effecteurs RxLR évoluent rapidement pour contourner les résistances génétiques des plantes.

9.2. Dans l'invasion d'animaux

La pathogénicité des Oomycètes sur les animaux repose sur des mécanismes enzymatiques et effecteurs sophistiqués. Bien que leur impact soit moins étudié que celui des pathogènes végétaux, ils représentent une menace importante pour la santé animale.

- Protéases : Les Oomycètes pathogènes des animaux sécrètent des protéases en grande quantité pour dégrader les tissus de l'hôte et faciliter l'infection.
- Chitinases : Enzymes qui dégradent la chitine, essentielle pour infecter les crustacés et les insectes.
- Autres effecteurs : Certains Oomycètes produisent des protéines effectrices qui modulent les réponses immunitaires de l'hôte ou induisent la nécrose des tissus.
- Adaptation thermique : Les espèces, comme *Pythium insidiosum*, sont capables de survivre à des températures corporelles élevées, ce qui leur permet d'infecter les mammifères.

Des parasites tel *Saprolegnia parasitica* ont développé un large répertoire d'enzymes, tout en perdant les voies d'assimilation de l'azote inorganique et du soufre, comme les pathogènes obligatoires des plantes.

10. L'attaque

10.1. Attraction

Diverses Oomycètes sont attirées par des signaux spécifiques. Les zoospores du pathogène du soya, *Phytophthora sojae*, sont très sensibles à la daïdzéine et à la génistéine, deux isoflavones, à des doses extrêmement faibles (10 nM). L'isovaléraldéhyde, la valéraldéhyde et l'anti-isovaléraldéhyde sont des chémoattractants des zoospores de *Ph. palmivora* (1mM). La prunétine est un puissant attractant (10 nM) des zoospores d'*Aphanomyces uteiches* alors que celles *Aphanomyces cochlioides* sont attirées par la cochliophiline A (1 nM) synthétisée par les racines de son hôte, l'épinard. Ce ne sont que des exemples.

10.2. Stimulation de la germination

Si de l'eau suffit à la germination de sporanges, celle-ci peut être stimulée par des signaux. Ainsi les zoospores de *Pl. viticola* sont libérées plus rapidement sur des feuilles de vigne que dans un système abiotique. Certains acides aminés, sucres ou composés volatils accélèrent la germination des zoospores de divers *Pythium*. Des exsudats racinaires de pommes de terre stimulent la germination d'oospores de *P. infestans*, qui restent dormantes en l'absence de l'hôte. La situation est similaire dans la majorité des cas étudiés. La mobilité et l'attraction des zoospores leur permettent d'atteindre les sites d'entrée de l'hôte.

10.3. Pénétration

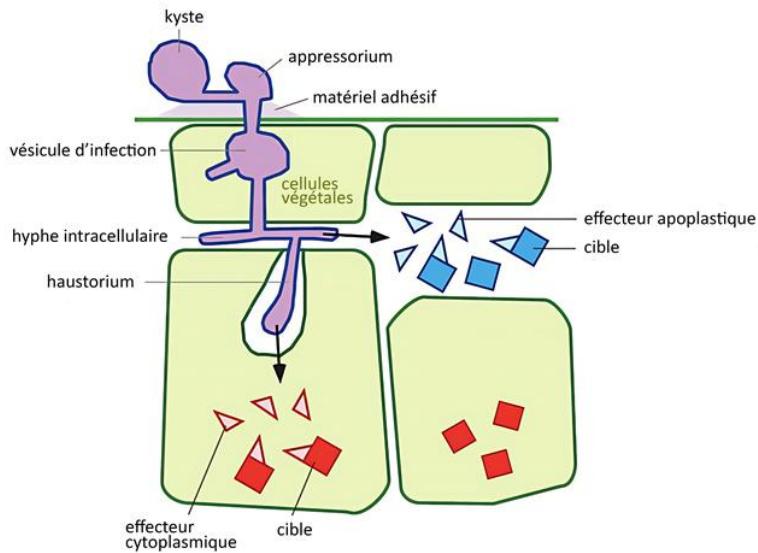


Figure 20 : schéma de la pénétration de *Phytophthora* dans une plante (Kamoun S.)

La zoospore se fixe sur l'hôte, perd ses flagelles et s'enkyste. Le kyste secrète des substances adhésives (protéines à haut poids moléculaire) et d'autres protectrices (type de mucilage). Il va germer et former un hyphe. Celui-ci dégrade enzymatiquement la paroi végétale et va pénétrer dans l'hôte, soit par une blessure, par un stomate ou lenticelle, ou par rupture de la paroi (cas surtout des nécrotrophes). Chez des Oomycètes tels *P. infestans*, l'appressorium génère une pression mécanique élevée, grâce à la réorganisation de l'actine et à l'accumulation de turgor ; un mécanisme basé sur des structures d'actine appelées "asters" permet de maintenir la pointe hyphale aiguisée. Une "peg de pénétration" (pointe de pénétration) émerge de l'appressorium et agit comme un couteau microscopique pour trancher la cuticule et la paroi cellulaire de la plante. L'Oomycète va se développer soit simplement par des hyphes, soit par appressorium-hyphes, soit appressorium- haustorium, soit hyphe-haustorium. Un haustorium est une structure ramifiée permettant un accroissement de la surface d'échanges avec l'organisme hôte ; hyphe spécialisés dans l'échange de substances entre l'hôte et le pathogène. Certains forment une vésicule d'infection pour faciliter la colonisation, impliquée dans la prise de nutriments et la distribution d'effecteurs

Dès ce moment, se mettent en place des systèmes de défense et de contre-défenses. Les agents pathogènes secrètent des molécules que la plante est capable de détecter, grâce à l'action de récepteurs PRR ou « Pattern Recognition Receptor » qui sont de deux types. La perception du pathogène par la plante induit plusieurs étapes de signalisation nécessaires pour le déclenchement des défenses de la plante. En réponse, les pathogènes se sont adaptés et ont développé des outils afin de réduire ou d'annuler l'effet de ces barrières et permettre leur entrée et leur développement au sein des tissus internes de leur hôte

Les effecteurs d'un côté comme de l'autre font leur travail. L'expression génétique est différente selon le type de pathogénicité et le stade.

Toute souche pathogène ne provoque toutefois une infection, la réponse de l'hôte par formation de callose, d'arabinogalactane ou autres substances ou même le « suicide » de la première cellule végétale peuvent enrayer l'invasion.

11. Les dégâts

De nombreuses épidémies d'Oomycètes présentent de nouveaux pathotypes tous les 2 ou 3 ans, ce qui est beaucoup plus rapide que la plupart des champignons pathogènes. Le séquençage en lecture longue et le

reséquençage des populations permettent aujourd'hui de surveiller les événements liés au nombre de copies des effecteurs et aux remodelages génétiques en temps quasi réel, ce qui permet de détecter les menaces émergentes avant qu'elles n'explosent.

11.1. Les plantes

Les maladies des plantes causées par les Oomycètes sont de deux types.

- Le premier type comprend les maladies qui affectent seulement ou principalement les **parties aériennes** de la plante, particulièrement les feuilles, les jeunes tiges et les fruits. Ces maladies sont causées par certaines espèces de *Phytophthora*, par les *Albugo* (rouille blanche des crucifères) et par toutes les Péronosporacées
- Le deuxième type de maladies des plantes causé par les Oomycètes comprend les maladies qui affectent **les parties de la plante en contact avec le sol**, tels que les racines, la partie basse de la tige, les tubercules, les semences et les fruits qui touchent le sol. Ces maladies peuvent être causées par des *Pythium*, *Aphanomyces* (agent responsable des pourritures racinaires du pois, du haricot et du radis) ainsi que par quelques espèces de *Phytophthora*. Certains, enfin, peuvent attaquer les diverses parties d'une plante.

Pour se propager et infecter les plantes, les Oomycètes ont besoin d'eau. De l'eau libre à la surface des feuilles dans le cas des Mildious et des Péronosporacées. De sols saturés en eau pour ce qui est des Oomycètes qui vivent dans le sol. *Phytophthora capsicia* en est le plus bel exemple.

11.1.1. plantes maraîchères, horticoles et céréales

Bremia lactucae est l'agent pathogène responsable du mildiou de la laitue et de l'artichaut, *Phytophthora infestans* agent du mildiou de la pomme de terre et de la tomate. Le genre *Phytophthora* doit son nom au grec et signifie « destructeur des plantes ». Il comporte plus de 150 espèces décrites. Certaines espèces du genre *Phytiuum* sont des parasites destructeurs de diverses plantes.



Figure 21 : attaque par *Bremia lactucae* (AgroLink) et sporanges de *Bremia lactucae* (B. Watt)



Figure 22 : mildiou de la pomme de terre (5agryco) et Mémorial de la "Grande Famine" en Irlande, sculpté par Rowan Gillepsie, Dublin (Fotolia)

En ce qui concerne le mildiou de la pomme de terre, le feuillage commence par présenter des taches brunes ou noires. Elles vont s'agrandissant et forment des lésions, ou plages nécrosées, bordées de vert pâle. Le pourtour des plages paraît saturé d'eau et, par temps pluvieux, les spores forment un duvet blanchâtre à la face inférieure des feuilles. Les symptômes s'étendent rapidement à la feuille entière, envahissent les tiges et entraînent la mort du plant. En cas d'attaque grave, les champs infestés dégagent une mauvaise odeur caractéristique perceptible à de grandes distances. Les tubercules infectés présentent des plages brun violacé, et la pourriture qui s'y forme par la suite prend généralement un aspect dur et sec. En ambiance humide, des aigrettes de spores blanches apparaissent à la surface des parties infectées. La récolte de champs entiers est rapidement attaquée. C'est l'un des rares phytopathogènes capable de détruire un champ en l'espace d'une à deux semaines.

L'Irlande compte 8,5 millions d'habitants en 1845, lorsque la « Grande Famine » s'abat sur le pays, provoque la mort d'un million de personnes et l'émigration de deux millions d'Irlandais, en moins d'une décennie. La cause en est *Phytophthora infestans*, parfois en plus un actinomycète, *Streptomyces scabiae*, les grandes surfaces consacrées à la pomme de terre, l'importance capitale de la patate dans l'alimentation des Irlandais et la politique anglaise. Parmi les émigrants, la famille Kennedy... Pendant la Première Guerre mondiale, tout le cuivre en Allemagne a été utilisé pour les douilles et les fils électriques et, par conséquent, aucun n'était disponible pour fabriquer du sulfate de cuivre pour protéger les pommes de terre contre *P. infestans*. Une importante épidémie de mildiou sur pomme de terre en Allemagne n'a donc pas pu être traitée, et la pénurie qui en a résulté, a entraîné la mort de 700 000 civils allemands. La perte économique annuelle causée par *P. infestans* sur la production mondiale de pommes de terre et de tomates est estimée à plus de 7 milliards de dollars. Le mildiou de la pomme de terre constitue toujours une menace à la sécurité alimentaire mondiale.

En Amérique du Nord, les pertes annuelles de rendements de production de soya dues à *P. sojae* sont supérieures à 1 million de tonnes.

Les *Phytophthora* attaquent de nombreuses plantes-hôtes, comme les bulbes de fleurs, les chrysanthèmes, le concombre, le maïs, le gazon, le radis, la tomate et aussi le cannabis. Une attaque de *Pythium* va tout d'abord se remarquer au niveau des racines.

Pour les légumineuses, *Aphanomyces euteiches*, l'agent responsable de la pourriture des racines, représente l'un des principaux problèmes dans la production de pois dans le monde entier.



Figure 23 : attaque d'un gazon par *Pythium sp.* (Syngenta)

Pythium graminicola et *P. ultimum* sont responsables de la pourriture du gazon, plages irrégulières, parfois étendues, comme lors de dégâts dus à la sécheresse.

Les Oomycètes peuvent également poser des problèmes dans les cultures hors-sol.

11.1.2. les arbres

Des problèmes sévères liés à ces « champignons d'eau » existent dans la sylviculture et d'autres plantations arboricoles principalement sous les tropiques mais aussi en Europe. En Europe, les maladies causées par des *Phytophthora*, par exemple, *P. citricola* (hôtes multiples dont *Abies*, *Pinus* ...), divers *Phytophthora* attaquant le hêtre (*Fagus sylvatica*), depuis un peu plus d'un quart de siècle, le chêne (*Quercus robur*) en Pologne et *Pythium* (attaquant notamment les cèdres) sont parmi les plus importants, économiquement, en sylviculture



Figure 24: attaque par *P. cinnamomi*
d'un sapin de Fraser et l'Encre du chêne rouge, *Phytophthora cinnamomi*, (Ephytia)

Phytophthora cinnamomi est un des pathogènes les plus dévastateurs, pouvant infecter plus de 5.000 espèces de plantes. Son introduction par inadvertance dans des écosystèmes, dont des régions reconnues comme des points importants de la biodiversité, a des effets désastreux. Comme exemple citons les forêts de châtaigniers et de chênesverts dans certaines parties d'Europe. Ce pathogène, actif au niveau du cambium, a été découvert pour la première fois, en France, sur chêne rouge en 1948 dans les Pyrénées Atlantiques. La plupart des cas recensés se trouvent dans le Sud-Ouest de la France, à l'exception de quelques identifications sur chêne liège dans le midi. Espèce thermophile, sa propagation est favorisée par les hivers de plus en plus doux. Son aire de présence en France semble être sous la dépendance du froid hivernal. *Phytophthora cinnamomi* est l'espèce la plus fréquente dans les jardins et s'attaque notamment à la famille des Ericacées (*Rhododendron*, *Bruyères* *callunes*, *Azalée*, *Myrtillier*, *Argousier*...) ainsi qu'aux Conifères comme les *Abies*, *l'If* et le *Faux-cyprès*. Ce parasite pénètre par les blessures au niveau du collet ou par les racines superficielles du végétal puis il se développe à la fois dans les racines et les tiges. Sa conservation dans le sol et dans les plantes malades favorise

sa dissémination par l'eau d'arrosage ou de pluie ainsi que par l'homme (bottes sales, outils non désinfectés, vente de plants contaminés).

Capable d'infecter plus de 120 espèces, *Phytophthora ramorum*, nouvelle espèce décrite en 2001, est la plus redoutée pour les forêts. Détectée en 2002 pour la première fois en France en pépinières de Bretagne et Pays-de-la-Loire sur rhododendron et viorne, elle apparaît en 2007 en sous-étage forestier en Bretagne et Normandie. C'est une espèce en expansion. Il existe pour ce pseudo-champignon des hôtes foliaires comme le rhododendron, le myrtillier et de nombreuses plantes ornementales. Ces hôtes sont sensibles à la maladie mais n'en meurent pas. En revanche ils permettent au pathogène de se propager en provoquant une sporulation importante diffusée par le vent et la pluie qui crée des ravages sur les hôtes dits « terminaux » comme le Chêne rouge (*Quercus rubra*), le Hêtre, le Marronnier ou le Mélèze du Japon. Le Mélèze est à la fois hôte foliaire et terminal et a connu un important déclin en 2009 en Grande-Bretagne. Un peuplement du Finistère a dévoilé la présence de la maladie en 2017. Parmi les hôtes européens de *Phytophthora ramorum* identifiés figurent viorne, érable, marronnier, bouleau, noisetier, frêne, houx, saule marsault, sorbier des oiseleurs, cyprès de Lawson, sapin (*Abies*) et plantes ornementales ligneuses.

Ces infections se produisent dans les pépinières forestières, les écosystèmes forestiers naturels et aménagés. Les impacts sur l'arbre comprennent la pourriture des racines, les chancres des tiges, le dépérissement des pousses et la brûlure foliaire. En cas de maladie, il peut se passer que les semis de pépinière et/ou les terreaux infestés soient déplacés vers de nouvelles zones, ce qui peut devenir source de nouvelles infections sur d'autres hôtes.

Le dépérissement de l'aulne causé par *Phytophthora alni* est une maladie d'apparition récente et très alarmante



Figure 25 symptômes de la mort soudaine du chêne par *Phytophthora ramorum* (E. Hansen)

P. cactorum affecte une vaste gamme d'hôtes comprenant, entre autres, les arbres fruitiers (cerisier, pommier, poirier), les plantes ornementales (azalée, noisetier, rhododendron) et le fraisier. La maladie a diminué, pour les arbres fruitiers, à la suite du développement de porte-greffes et de greffons résistants. La pourriture des racines et du collet est occasionnelle, mais demeure sévère lors des saisons pluvieuses, et avec des sols gorgés d'eau.

Phytophthora palmivora attaque plus de 200 espèces végétales sous les tropiques, dont certaines d'importance économique, cacao, noix de coco, durian, citronnier, papayer, ananas, hévéa.

Et la liste est loin d'être close, et la situation pour certaines plantations sous les tropiques, comme pour le cacaoyer, se montre parfois dramatique, toujours alarmante.

11.1.3. La vigne

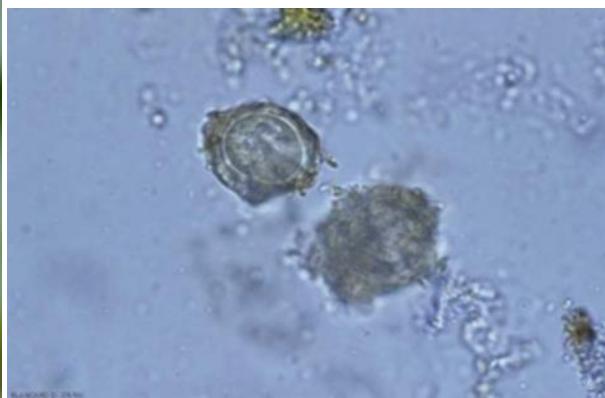


Figure 26 : Infections par le mildiou de la vigne et oospores du mildiou de la vigne (25 - 40 μm) (Epiphytia)

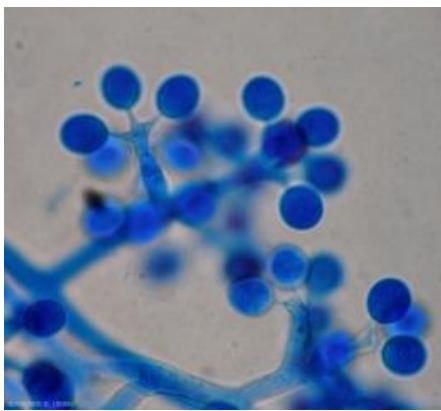


Figure 27 sporangiophores avec sporanges du mildiou de la vigne)
(10-16 x 15-25 μm) (Epiphytia)

Ce pathogène est une maladie endémique des espèces natives de *Vitis* dans le nord de l'Amérique. Il a été introduit en Europe, fin des années 1870, avec des boutures de vigne américaines utilisées pour replanter les vignobles français détruits par le phylloxéra. Durant l'hiver, le mildiou survit sous forme d'oospores. Ces structures résistantes se trouvent généralement dans les feuilles tombées et autres débris végétaux. Elles sont capables de survivre aux conditions climatiques rigoureuses jusqu'à la saison suivante. Lorsque les conditions climatiques deviennent favorables au printemps, les oospores germent. Ce processus se produit généralement à des températures autour de 11°C et en présence d'eau. Les oospores libèrent des zoospores biflagellées dans l'eau. Ces zoospores sont mobiles et peuvent nager vers les plantes hôtes où elles initient la contamination primaire. Les contaminations secondaires sont aussi assurées par des zoospores, mais issues cette fois-ci de sporanges. La durée d'incubation pourra être plus courte, et ne durer que 4 à 5 jours en conditions particulièrement favorables. Les oospores se développeront dans les tissus des feuilles malades en fin de saison et assureront la conservation du champignon pendant l'hiver. Les oospores supportent bien des températures pouvant atteindre -20°C, ce qui leur permet de se pérenniser durant l'hiver sans problème.

11.2. Algues, champignons

Le genre *Olpidiopsis*, est le plus important d'Oomycètes holocarpiques (qui se transforment entièrement en zoospores). Ils parasitent des groupes: Chlorophyta, Rhodophyta, Phaeophyta, Bacillariophyta, Dinoflagellata, Chytridiomycota.



Figure 27 : *Coscinodiscus wailesii* (diatomée) infectée par *Lagenisma coscinodisci* (Oomycète) (O. Larink)

En Chine et au Japon, consommateurs d’algues, il y a régulièrement des problèmes, surtout pour les *Porphyra* alimentaires (« nori »), dus à des Oomycètes, notamment avec des *Pythium*.

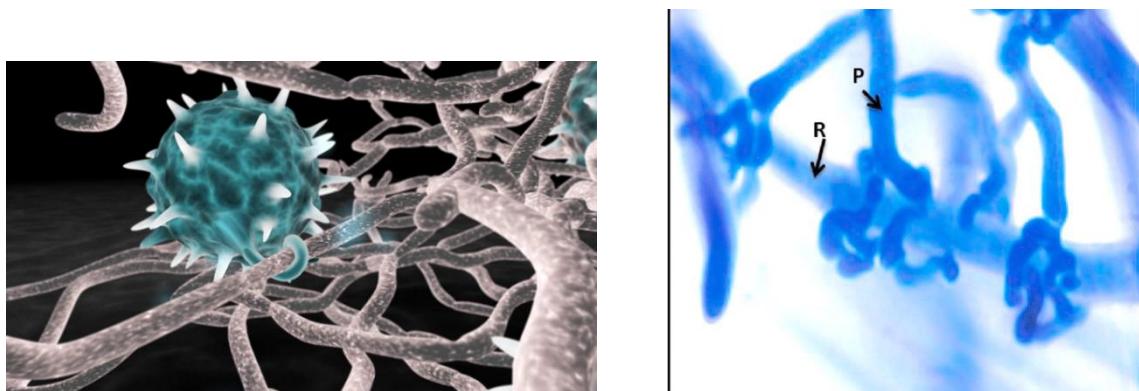


Figure 28 : oospore de *Pythium oligandrum* (BARD) et parasitisme de *Rhizoctonia* (R) par *P. oligandrum* (P) (Nada et al.)

Pythium oligandrum et *P. periplocum*, non phytopathogènes, sont des mycoparasites, étudiés en biocontrôle, par exemple pour combattre *Botrytis cinerea*. Clever Fungus Ecosin a introduit sur le marché un produit à base de cet Oomycète. De plus, *P. oligandrum* synthétise des composés organiques volatils qui stimulent et défendent les plantes.

11.3. Les animaux

Les Oomycètes pathogènes des animaux sont moins nombreux que ceux des plantes, mais ils peuvent causer des infections graves et parfois mortelles chez divers hôtes, notamment les poissons, les crustacés, les amphibiens, les insectes et même les mammifères. Les Oomycètes sont sans doute la maladie « fongique » la plus répandue chez les poissons, en particulier les espèces d'*Achlya* et de *Saprolegnia* (Saprolégniales), mais aussi les espèces des genres *Aphanomyces*, *Calyptalegnia*, *Dictyuchus*, *Leptolegnia*, *Pythiopsis* et *Thraustotheca*, ainsi que *Pythium* (Péronosporales), et *Leptomitus* (Leptomitales).

Saprolegnia est le seul genre d’Oomycète comprenant seulement des pathogènes de divers animaux aquatiques comme les poissons et les écrevisses. Généralement, un organisme meurt d’une telle infection. Des dommages importants ont été causés sur les saumons et les truites. Les œufs de poissons peuvent aussi être infectés. Dans les aquariums de famille, on peut avoir des attaques qui s’observent comme masses cotonneuses blanches. La saprolégniose est en partie responsable du déclin des populations naturelles des salmonidés. *S. parasitica* est économiquement le plus important champignon pathogène des poissons et ce,

surtout chez la truite et le saumon, causant des pertes représentant des dizaines de millions de dollars à travers le monde.



Figure 29 : Larve de truite arc-en-ciel infectée par *Saprolegnia parasitica*. (E. Proulx)

Saprolegnia ferax attaque des amphibiens et *Saprolegnia diclina* est responsable d'une maladie émergente des embryons de divers amphibiens.

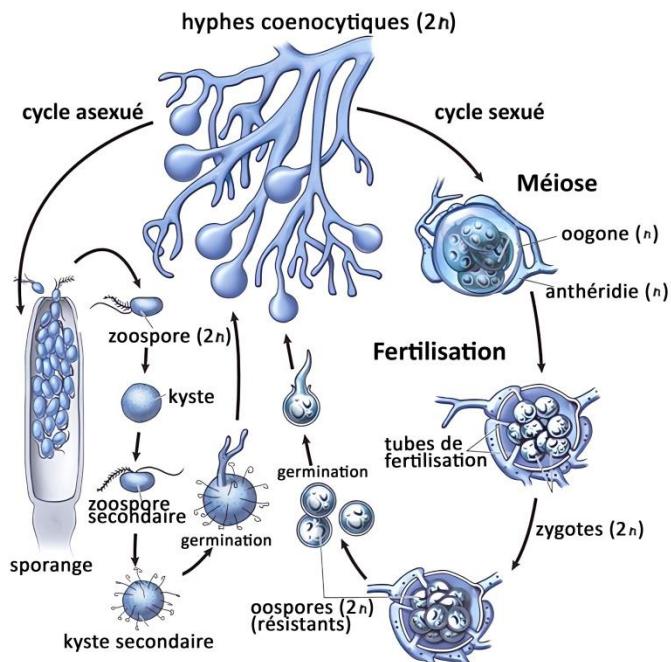


Figure 30 : Cycle biologique de *Saprolegnia parasitica* (KARANTEMIRIS KOSTAS)

Aphanomyces astaci est un pathogène d'écrevisses, dénommée « peste des écrevisses », introduit des USA en Europe. Très répandue en Amérique du Nord où les écrevisses indigènes résistent à la maladie. La prévalence des infections chez certaines populations atteint 50 %. En Europe, on croit que cette maladie est venue de la Lombardie, en Italie, dans les années 1860, après l'introduction de l'écrevisse d'eau douce américaine dans le système hydrographique local. C'est à partir de ce moment que la maladie s'est répandue. Les vagues d'expansion après les années 1960 en Europe, notamment en Espagne, sont en grande partie associées aux mouvements de l'écrevisse nord-américaine, pour des besoins de culture d'écrevisses et aux mouvements des équipements de pêche contaminés non désinfectés. La maladie a causé des mortalités élevées et a même conduit à l'extinction de plusieurs stocks d'écrevisses autochtones. Il a été nommé parmi les « 100 pires espèces exotiques envahissantes du monde » dans le rapport de la Commission européenne sur les espèces exotiques envahissantes.

Aphanomyces invadans est responsable d'un syndrome d'ulcères chez les poissons. Il est pathogène de poissons économiquement importants comme carpe, perche, tilapia, salmonidés, et des poissons d'estuaires, au total plus de 150 espèces. Observé pour la première fois au Japon en 1971, *A. invadans* s'est rapidement propagé en Asie, Amérique du Nord puis dans certaines zones d'Afrique. Une telle épidémie est stimulée par des pratiques d'aquacultures intensives. En Europe, *A. invadans* n'a, jusqu'à présent, été détectée que sur des poissons d'aquarium.

Les membres du genre *Achlya*, proches des *Aphomyces*, sont abondants dans l'environnement et sont pathogènes de poissons, crustacés, amphibiens, insectes et causent chaque année d'énormes dégâts.



Figure 31 : ulcères sur le menhaden de l'Atlantique (*Brevoortia tyrannus*) dus à *Aphanomyces invadans* (Kiryu et al.)

Halioticida noduliformans est un pathogène marin de l'ormeau (*Haliotis sp.*), et de la crevette-mante (*Oratosquilla oratoria*). Il fait partie des Haliphthorales, une lignée divergente précoce. Il a été découvert pour la première fois en 2004 en Afrique du Sud.

Plusieurs Oomycètes se révèlent des pathogènes virulents de rotifères, dont les *Daphnia*. Ils appartiennent aux Saprolegniaceae et au genre *Phytiuum*. Ce problème est encore peu étudié mais peut être d'importance pour les populations de zooplanctons.

Les Oomycètes entomopathogènes appartiennent à six genres, *Lagenidium*, *Leptolegnia*, *Pythium*, *Crypticola*, *Couchia* et *Aphanomyces*. Ils ne sont reconnus que comme infectant les diptères. *Lagenidium giganteum* attaque les larves de moustiques, des genres *Aedes*, *Anopheles* et *Culex*, tous vecteurs de maladies humaines.

Plusieurs genres, tels, *Chlamydomyzium*, *Gonimochaete*, *Haptoglossa*, et *Myzocystiopsis*, ont été caractérisés morphologiquement comme parasites obligatoires de nématodes. Les zoospores se trouvant près d'un nématode forment un tube adhésif, se fixent sur la cuticule et pénètrent. L'Oomycète se développe et va produire des sporanges dans lesquels vont se former des zoospores. Les membres du genre *Haptoglossa* ont développés un système de pénétration par cellules « armes » qui injectent dans la proie un « harpon » sous pression.

Phytiuum insidiosum est un pathogène de mammifères, homme inclus, causant la pythiose. Il affecte surtout les chevaux, chats et chiens. Sa distribution géographique est limitée aux pays humides à hivers doux, comme Australie, Asie du Sud, Amérique centrale et sud des USA. La Thaïlande est particulièrement touchée. En général, l'infection se fait par zoospores au travers d'une peau blessée. Il s'agit d'une infection granulomateuse torpide, « insidieuse », peu curable, assez commune chez l'animal en zone tropicale, exceptionnelle mais très sévère et même fatale chez l'homme, souvent attrapée dans les rizières. Actuellement, la seule solution est d'enlever les tissus infectés chirurgicalement. Plus récemment des infections par *Lagenidium giganteum* ont été observées, notamment oculaires.

12. Propagation

Chaque pays partage ses pathogènes et ses parasites avec l'ensemble du monde. La plupart ne sont détectés que tardivement lorsqu'ils sont dispersés et causent des pertes économiques énormes (en milliards d'euros) et des dommages écologiques inestimables (Richard Buggs, Kew Garden). La cause est la globalisation et

notamment, pour les plantes, l'industrie horticole dont l'importance a significativement augmentée en quelques années, après 2.000. Les plantes avec leurs racines et la terre transportées sur de longues distances peuvent abriter des Oomycètes pathogènes, facilitant des épidémies qui vont menacer les écosystèmes, la biodiversité et la sécurité alimentaire. De la terre est parfois transportée sur de longues distances, avec son cortège de pathogènes. Les contrôles effectifs sont limités. La situation est similaire avec les poissons, les crevettes,

Grâce aux oospores aux parois épaisses, un Oomycète peut survivre des années dans l'environnement avant de s'attaquer à ces cibles. Les Oomycètes avec un large spectre de cibles possibles, les « généralistes », tels *Phytophthora cinnamomi* (plus de 300 plantes hôtes) et *P. ramorum* (nombre moindre mais en continue croissance), sont les plus dangereux.

Les perturbations climatiques fragilisent chaque écosystème. Le cas des forêts devant affronter de longues périodes de sécheresse et des températures élevées est spectaculaire. Le stress environnemental peut provoquer des épisodes épidémiques. Par exemple, pour les poissons, une mauvaise qualité de l'eau, une quantité trop importante de matériaux organiques, une concentration trop élevée en certains sels (nitrite).

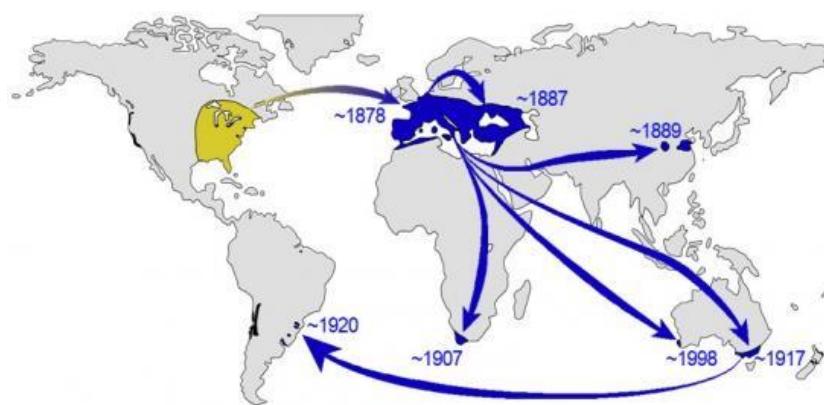


Figure 32: propagation du mildiou de la vigne (CNRS)

Le cas du mildiou de la vigne, démontre clairement qu'en transportant une plante d'un territoire à un autre, on emmène aussi des microbes. L'introduction de l'Oomycète a eu lieu lors de l'importation des vignes américaines sauvages, comme porte-greffes, pour lutter contre l'oïdium et le phylloxéra dont avaient été victimes les vignes françaises. La variété américaine était résistante au mildiou, pas les vignes européennes. A leur tour, les vignes cultivées européennes ont servi de source à l'introduction du mildiou dans les vignobles du monde entier. A partir du 19ème siècle, les vignobles modernes qui se créent à travers le monde prennent pour modèle la France. Le pays exporte alors ses hybrides et ses porte-greffes résistants au phylloxera, mais aussi le mildiou. Et c'est avec ce commerce international que le mildiou de la vigne s'est répandu à travers le monde.

Le risque d'épidémies catastrophiques causées par des Oomycètes augmente lorsqu'une espèce invasive étrangère est introduite dans un écosystème. L'agent pathogène *Phytophthora ramorum* est connu en Europe depuis le début des années 2000 comme agent de nécroses foliaires sur plantes ornementales, principalement rhododendrons et viornes, en pépinières. Il est décrit à peu près à la même époque comme agent de la Sudden Oak Death en Californie, où certaines espèces de chênes très sensibles présentent des chancres de troncs et meurent. La situation en Europe change brutalement en 2009, quand une épidémie de *P. ramorum* est décrite sur plantations de Mélèzes du Japon en Grande Bretagne, associée à des pertes d'aiguilles, mortalités de rameaux, chancres résineux et finalement mortalité massive des arbres. La détection de *P. ramorum* pour la première fois en France sur mélèzes du Japon (*Larix kaempferi*) est faite dans le Finistère en mai 2017. *P.*

ramorum est classé comme **danger sanitaire de première catégorie** pour les espèces végétales dans la réglementation française, et est donc soumis à des mesures de lutte obligatoire. Compte tenu de sa large gamme d'hôtes, de nombreuses espèces forestières au-delà du mélèze pourraient être menacées par *P. ramorum* si les conditions sont favorables à son développement. Le cas du châtaignier est très préoccupant. Parmi les autres espèces forestières, certains chênes (*Quercus ilex*, *Q. cerris* et *Q. rubra*) présentent une vulnérabilité modérée à forte et une compétence modérée ou modérée à forte (pour *Q. ilex*). Enfin, il faut mentionner un certain nombre d'espèces à compétence estimée comme modérée à forte : frêne, robinier, arbousier.

En Europe, des tests de routine sur un nombre limité d'échantillons ne se font que pour certains pathogènes dont *Phytophthora*, (EPPO 2018), la plupart du temps seulement si la plante présente des signes d'attaque.

Des recherches sont poursuivies pour la détection de ces pathogènes par des méthodes génétiques (par exemple des séquences ITS d'ADN ribosomales), afin d'identifier directement et rapidement dans les échantillons la présence d'Oomycètes (FUNGuild database). De premières évaluations démontrent la présence fréquente d'Oomycètes, en particulier appartenant aux genres *Phytophthora* et *Pythium*, dans la rhizosphère de plantes ornementales ligneuses.

Des contrôles, une surveillance, des actions concertées sont nécessaires. Certainement aussi est-il urgent de réduire certaines formes d'échanges internationaux !

Chacun doit se montrer prudent, éliminer les plantes atteintes, ne pas mettre dans un écosystème aquatique des tortues aquatiques infectées.

13. Traitements

Les Oomycètes ne sont pas de vrais champignons : il faut choisir des molécules enregistrées spécifiquement pour eux, éviter de surutiliser un seul mode d'action et maintenir le stress culturel à un niveau bas. La combinaison de la chimie, de la biologie et de l'hygiène est le seul « traitement » durable avec des contrôles sévères des importations. Il est capital de détecter très tôt une attaque et des kits génétiques pour le terrain ont été développés (voir plus haut). En Angleterre, on a entraîné des chiens à reconnaître la présence d'Oomycètes. Il n'existe pas de solution miracle.

Des mesures de prévention sont indispensables :

- Utiliser des semences ou des boutures certifiées exemptes de maladies ; stériliser les bancs et les outils. Les plates-bandes surélevées ou des zones racinaires bien drainées réduisent les infections.
- Éviter l'eau stagnante ; désinfecter l'irrigation par recirculation dans du sable lent ou par traitement UV. Nettoyer les machines et les chaussures entre les zones végétales. Propreté maximale requise !
- - rotation des cultures et élimination totale de plants infectés.
- Agir par biocontrôle : Incorporer des granulés de *Trichoderma* dans le mélange d'empotage et effectuer des trempages de racines dans une suspension de *Pseudomonas*.
- Contrôler régulièrement (au moins une fois par semaine) la présence de pathogènes par examen visuel et si possible avec un kit génétique de terrain.

Les « fungicides » contre les Oomycètes ciblent la respiration au niveau mitochondrial (strobilurines, Cyazofamide, Fluopicolide) la synthèse des parois (Mandipropamide, Diméthomorphe, Iprovalicarb) la synthèse de l'ARN (Phénylamides), la disruption de la membrane cellulaire (Benzamides), avec des risques plus ou moins élevés d'acquisition d'une résistance. Alternance et association de modes d'action pour retarder la résistance sont conseillées.

Commencent des essais avec :

- ARNi par pulvérisation (ARN ciblant les effecteurs de *Phytophthora*),
- inhibiteurs des protéines effectrices du RxLR (par ARN interférant).
- vecteurs viraux de type phage
- introduction de gènes de résistance dans des cultivars, comme dans le soya, procédé à renouveler après perte d'efficacité (nouveaux : Rps3a, Rps8) ; CRISPR dans la plante pour introduire des gènes R empilés (ex. Rpi-vnt1, Rpi-blb2 contre *P. infestans*).

14. Conclusion

Les Oomycètes sont extrêmement divers et leur adaptabilité génétique remarquable. Une partie de leur arsenal génétique a été transmis par des champignons et des bactéries, mettant en évidence le rôle clé du transfert génétique horizontal. Ils jouent une fonction importante comme saprophytes dans les milieux aquatiques. Surtout, ce sont de terribles pathogènes avec des stratégies d'invasion basées sur l'action d'effecteurs. Il faut poursuivre intensément l'identification de nouvelles espèces et vérifier la validité d'espèces trop larges. Il est nécessaire de réaliser des études complètes sur les espèces d'Oomycètes dans différents écosystèmes (terrestres, d'eau douce, marins) afin de mieux comprendre leurs rôles écologiques. De nombreux Oomycètes se trouvent dans des environnements aquatiques, et leurs interactions avec les algues, les plantes aquatiques et d'autres micro-organismes restent sous-explorées.

Chaque espèce pathogène a sa propre batterie d'effecteurs. Il est nécessaire de poursuivre les recherches sur les relations hôte-pathogène, aux niveaux effecteurs et génomique. L'étude de la manière dont ces effecteurs interagissent avec les systèmes immunitaires de l'hôte au niveau moléculaire est cruciale pour identifier de nouvelles cibles dans la lutte contre les maladies. Des techniques moléculaires telles que CRISPR/Cas et ARNi facilitent la caractérisation fonctionnelle des gènes et l'élucidation des processus d'invasion de l'hôte. De plus, ces outils, ainsi que les marqueurs moléculaires, permettent d'améliorer l'identification et la caractérisation des agents pathogènes. La menace que représentent les Oomycètes ne cesse de croître : de nouvelles espèces sont découvertes, les Oomycètes tropicaux s'étendent aux régions tempérées et certains développent une résistance aux quelques traitements disponibles. Les Oomycètes deviennent un défi important pour la gestion durable des écosystèmes, la réduction des pesticides et la sécurité alimentaire mondiale.

15. Stations d'études

Il existe en France plusieurs stations de recherche s'occupant des Oomycètes, parmi lesquelles :

- pour les espèces marines : IFREMER, ODE/UL/LER BO, Station de Biologie Marine de Concarneau
- pour diffuser l'information sur les oomycètes phytopathogènes : UMR1065 SAVE INRAE - Bordeaux Sciences Agro, Centre de recherche Bordeaux-Aquitaine
- plus spécialement pour les arbres : UMR INRA/Université de Lorraine Interactions Arbres-Microorganismes
Ecologie des champignons pathogènes forestiers & Ecogénomique des interactions
Centre INRA de Champenoux
- Pour des directives : ANSES, Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail, 14 rue Pierre et Marie Curie, 94701 Maisons-Alfort
- RMT Elicitra : le réseau mixte thématique national qui étudie les SDP en protection des cultures
www.elicitra.org
- Pour les connections moléculaires : Institut de Biologie Moléculaire des Plantes, 12 rue du Général Zimmer, 67084 Strasbourg
- Un site européen de référence : EURL FOR FUNGI AND OOMYCETES WEBSITE eurl-fungi@anses.fr.
- En cas de problème personnel ou d'observation dans un site :

- Le Réseau Français pour la Santé Végétale (RFSV) a été créé en 2011. Il rassemble des représentants de la recherche, des instituts techniques, des laboratoires d'analyses de terrain, des organisations professionnelles et à vocation sanitaire, de l'industrie, divers acteurs de la protection et santé des plantes. Il a pour objectif de favoriser les partenariats de recherche entre les acteurs publics et privés pour développer les connaissances sur la santé des végétaux et les acquisitions de compétences. Il est co-animé par l'ACTA, l'ANSES, l'INRA et l'UIPP.
- Le Réseau mixte technologique (RMT) "Diagnostic en santé végétale – VEGDIAG" a pour objectifs : perfectionner le diagnostic en santé des végétaux en vue d'améliorer la qualité sanitaire des systèmes de production des végétaux et développer la mise en réseau des laboratoires de diagnostic en santé des végétaux et des observatoires de terrain. Il est coordonné par l'ACTA. contact : andre.chabert@acta.asso.fr

Remerciements

Références

Adaskaveg, J.E., Förster, H. & O'Fallon, C. (2024) New fungicides for managing *Phytophthora* diseases of tree crops with foliar and soil applications. J Plant Dis Prot 131: 1203.

Aguayo Silva J.C (2012). Étude des conditions de l'émergence de *Phytophthora alni* sur l'aulne glutineux. Biologie végétale. Université de Lorraine.

ANSES (2018) Rapport T relatif aux espèces hôtes dans le cadre de la lutte contre *Phytophthora ramorum*.

Bastin, L.A. (2020) Étude de l'interaction entre *Phytophthora infestans* et *Solanum tuberosum*. Faculté des bioingénieurs, Université catholique de Louvain, 2020.. <http://hdl.handle.net/2078.1/thesis:27158>

Buaya, A. and Thines, M. (2020). An overview on the biology and phylogeny of the early-diverging oomycetes. Philippine Journal of Systematic Biology. 14 : 1.

Burki F. (2014) The eukaryotic tree of life from a global phylogenomic perspective. Cold Spring Harb Perspect Biol. :6.

Chepsergon, J.; Motaung, T.E.; Bellieny-Rabelo, D.; Moleleki, L.N. (2020) Organize, Don't Agonize: Strategic Success of Phytophthora Species. Microorganisms 8: 917.

Deacon J. (2006) The Microbial World: The Fungal Web.

Derevnina L., Petre B., Kellner R., et al. (2016) Emerging oomycete threats to plants and animals. Phil. Trans. R. Soc. B371: 20150459

Engelbrecht, J., Duong, T.A., Prabhu, S. et al. (2021) Genome of the destructive oomycete *Phytophthora cinnamomi* provides insights into its pathogenicity and adaptive potential. BMC Genomics 22: 302 .

Evangelisti E, Govers F. (2024) Roadmap to Success: How Oomycete Plant Pathogens Invade Tissues and Deliver Effectors. Annu Rev Microbiol. 78:493.

Fawke S, Doumane M, Schornack S. (2015) Oomycete interactions with plants: infection strategies and resistance principles. Microbiol Mol Biol Rev. 79:263.

Feng, W., Hieno, A., Kusunoki, M., Suga, H., & Kageyama, K. (2019). LAMP Detection of Four Plant-Pathogenic Oomycetes and Its Application in Lettuce Fields. *Plant disease*, 103 : 298 .

Gaulin E. (2012) Comment les oomycètes, simili-champignons, font-ils pour interagir avec des végétaux et des animaux ? Agence Nationale pour la Recherche .

Gouveia, C., Santos, R.B., Paiva-Silva, C., Buchholz, G., Malhó, R., & Figueiredo, A. (2024). The pathogenicity of *Plasmopara viticola*: a review of evolutionary dynamics, infection strategies and effector molecules. *BMC Plant Biology*, 24.

Hardham AR, Blackman LM.(2018)*Phytophthora cinnamomi*. *Mol Plant Pathol*. 19:260.

<http://ephytia.inra.fr/fr/C/11147/Hypp-encyclopedie-en-protection-des-plantes-Oomycetes>

https://cronodon.com/BioTech/plant_diseases.html

<https://oatao.univ-toulouse.fr/8343/1/rakotonindraina.pdf>

<https://www.smithsonianmag.com/science-nature/why-tree-killing-epidemics-are-rise>

InfoWine Comment le mildiou de la vigne a envahi les vignobles : retour sur son voyage depuis l'Amérique du Nord. 2021

Judelson HS. (2017) Metabolic Diversity and Novelties in the Oomycetes. *Annu Rev Microbiol* 71:21.

Judelson H.S. , Ah-Fong A (2019). ,Exchanges at the Plant-Oomycete Interface That Influence Disease, *Plant Physiology* 179 : 1198.

Kamoun, S. A catalogue of the effector secretome of plant pathogenic oomycetes. *Annual Review of Phytopathology*, 44: 41, 2006.

Kulik T, Bilska K, Źelechowski M. (2020) Promising Perspectives for Detection, Identification, and Quantification of Plant Pathogenic Fungi and Oomycetes through Targeting Mitochondrial DNA. *Int J Mol Sci*. 21 ::2645.

Le Figaro (2017) Doubs: des écrevisses menacées par la peste.

Maillot, G. (2018) Étude d'effecteurs de l'oomycète pathogène *Phytophthora capsici* exprimés au cours de l'interaction avec le piment et la tomate. Thèse, Sciences agricoles. Université d'Avignon.

McGowan J, Byrne KP, Fitzpatrick DA. (2019) Comparative Analysis of Oomycete Genome Evolution Using the Oomycete Gene Order Browser (OGOB). *Genome Biol Evol*. 11:189.

McGowan J, Fitzpatrick DA (2020). Recent advances in oomycete genomics. *Adv Genet*. 105:175.

Manasfi. Y. (2017) Lutte contre les pathogènes telluriques en contexte horticole : cas du pathosystème *Choisya ternata/ Phytophthora* spp.. Biologie végétale. Normandie Université.

Mazumdar, P., Singh, P., Kethiravan, D. et al. (2021) Late blight in tomato: insights into the pathogenesis of the aggressive pathogen *Phytophthora infestans* and future research priorities. *Planta* 253: 119.

McGowan J. , Byrne K. , Fitzpatrick D. (2019) Comparative Analysis of Oomycete Genome Evolution Using the Oomycete Gene Order Browser (OGOB), *Genome Biology and Evolution*, 11 :189.

Mendoza, L., Vilela, R (2013). The Mammalian Pathogenic Oomycetes. *Curr Fungal Infect Rep* 7: 198.

Pettitt, T.R. (2023) Monitoring oomycetes in water: combinations of methodologies used to answer key monitoring questions. *Front. Hortic.* 2:1210535.

Pringsheim N. (1858) –Beitrag zur Morphologie und Systematik der Algen. 1. Die Saprolegnieen. *Jb Wiss Bot* 1:284

Riit T, Tedersoo L, Drenkhan R, Runno-Paurson E, Kokko H, Anslan S (2016) Oomycete-specific ITS primers for identification and metabarcoding. *MycoKeys* 14: 17-30.

Rodenburg S. Y., de Ridder D. , Govers F. , Seidl M.F. (2024) Oomycete metabolism is highly dynamic and reflects lifestyle adaptations. *Mol Plant Microbe Interact.* 37:571.

Rossmann S. , Lysøe1 E. , Skogen M. , Talgø V. and Bente Brurberg M. (2021) DNA Metabarcoding Reveals Broad Presence of Plant Pathogenic Oomycetes in Soil From Internationally Traded Plants. *Front. Microbiol.* 25

Saraiva,M., , Ściślak,M. E., Ascurra,Y.T., et al (2023) The molecular dialog between oomycete effectors and their plant and animal hosts. *Fungal Biology Reviews* 43: 100289.

Sarowar M. , Marcia Saraiva M. , Jesso C. , Lilje O. , Gleason F. and van West P.(2014) Infection strategies of pathogenic oomycetes in fish.. Chapter 10 in Freshwater Fungi and Fungal-like Organisms, Ed E. B. Gareth Jones E. , Hyde K. and Ka-Lai Pang K-L.)

Savory, F.; Leonard, G.; Richards, T.A (2015) . The Role of Horizontal Gene Transfer in the Evolution of the Oomycetes. *PLoS Pathog.* 11.

Song T, Ma Z, Shen D, Li Q, Li W, Su L, et al. (2015) An Oomycete CRN Effector Reprograms Expression of Plant HSP Genes by Targeting their Promoters. *PLoS Pathog.* 11: e1005348.

Spring O. , Gomez-Zeledon J. , Hadziabdic D. , Trigiano R. , Thines M. and Lebeda A. (2018) Biological Characteristics and Assessment of Virulence. Diversity in Pathosystems of Economically Important Biotrophic Oomycetes, *Critical Reviews in Plant Sciences*, 37: 439.

Volynchikova E, Kim KD. (2022) Biological Control of Oomycete Soilborne Diseases Caused by *Phytophthora capsici*, *Phytophthora infestans*, and *Phytophthora nicotianae* in Solanaceous Crops. *Mycobiology*.50:269.

Wakeham A.J. and Pettitt T.R. (2017) Diagnostic tests and their application in the management of soil- and water-borne oomycete pathogen species. *Annals Applied Biology* 170 : 45.

Wang W., Liu X., Govers F. (2021) The mysterious route of sterols in oomycetes. *PLoS Pathog* 17: e1009591.