

BULLETIN MENSUEL
DE LA
SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

FONDÉE EN 1822

RECONNUE D'UTILITÉ PUBLIQUE PAR DÉCRET DU 9 AOÛT 1937
des SOCIÉTÉS BOTANIQUES DE LYON, D'ANTHROPOLOGIE ET DE BIOLOGIE DE LYON
REUNIES
et de leurs GROUPES REGIONAUX : ROANNE, VALENCE, etc.

Siège social et Secrétariat général : 33, rue Bossuet, 69006 Lyon

TRESORERIE :

T A R I F

	1978
Abonnement France	55 F
Membre scolaire	27 F
Abonnement Etranger	60 F
Changement d'adresse, inscription ou réintégration en sus	7 F

N.B. — Les virements à notre C.C.P. LYON 101-98 ou les chèques bancaires, doivent être rédigés au nom de la SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON.

SOMMAIRE

- R. KÜHNER. — Les grandes lignes de la classification des *Agaricales*, *Pluteales*,
Tricholomatales (suite) 91

PARTIE ADMINISTRATIVE**NOTE DE LA TRESORERIE**

Avez-vous pensé à payer votre cotisation 1978 à la SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON ou votre abonnement? Il est bien évident que faire ce paiement dans les trois premiers mois de l'année est la solution la plus simple. Ensuite vous obligez à faire des rappels. Merci d'avance.

JEUDI 9 MARS 1978, à 20 h 30

Conférence par R. ENAY

Professeur Faculté des Sciences

FORMATIONS GLACIAIRES

STADE DE RETRAIT DU GLACIER WURMIEN

DANS L'ILE CREMIEU

Présentation de diapositives

PARTIE SCIENTIFIQUE

LES GRANDES LIGNES DE LA CLASSIFICATION DES AGARICALES, PLUTEALES, TRICHOLOMATALES.

(suite)

par R. KÜHNER.

Dans un mémoire publié récemment ici même¹, nous avons pris le vocable *Agaricales* dans un sens plus étroit que SINGER, éliminant de cet ordre les champignons pour lesquels avaient été créés les ordres *Boletales* et *Asterosporales*.

Aujourd'hui nous sommes amené à réduire encore davantage l'ordre des *Agaricales*, en créant à ses dépens deux autres ordres : *Pluteales* et *Tricholomatales*.

GENERALITES.

I. LES GRANDES COUPURES FRIESIENNES REPARTIES PAR NOUS DANS CES TROIS ORDRES.

A. LES GENRES FRIESIENS ET LES SERIES DISTINGUEES PAR FRIES DANS SON ENORME GENRE AGARICUS.

Presque toutes les espèces que nous rangeons dans nos trois ordres, *Agaricales*, *Pluteales* et *Tricholomatales*, étaient initialement (*Systema*) classées par FRIES dans un seul genre *Agaricus*, qui comprenait en outre nos *Asterosporales* (*Russula* et *Galorrheus*, cette dernière coupure correspondant aux futurs *Lactarius*) et les *Boletales* lamellées.

Dans le *Systema*, FRIES répartissait les espèces de son genre *Agaricus* en 5 séries définies et subdivisées comme suit :

Série 1. *Leucosporus*. Spores blanches.

× Stipe central, voilé.

×× Stipe central, nu.

××× Stipe excentrique ou nul.

Série 2. *Hyporhodium*. Spores roses. Voile nul.

Série 3. *Cortinaria*. Spores ocracées. Voile aranéeux.

Série 4. *Derminus*. Spores ferrugineuses. Voile non aranéeux.

× Voile distinct.

×× Voile fugace ou obsolète.

Série 5. *Pratella*. Spores brun pourpre. Voile non aranéeux.

Dans cete série FRIES plaçait une coupure *Coprinarius*, à spores noires.

Cette série est suivie de la coupure *Coprinus*, également à spores noires, que FRIES tendait à séparer de l'ensemble des autres *Agaricus*.

Comme le montre le tableau qui précède le caractère considéré par FRIES comme hiérarchiquement le plus important est la couleur de la sporée, le seul caractère que cet auteur ait souligné en italiques dans les définitions de ses séries.

1. Les grandes lignes de la classification des Agaricales, Asterosporales et Boletales. Survol historique et critique. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon.* 46 (1977), p. 81.

On remarquera ensuite l'importance accordée, dans ce système friesien, à l'absence ou à la présence de voiles, éventuellement à la texture du voile ; les caractères de cet ordre sont utilisés, soit pour définir une série, soit pour établir des subdivisions de premier ordre dans une série.

Dans *Epicr.*, FRIES réduit très notablement son genre *Agaricus*, en créant plusieurs genres aux dépens des *Agaricus* du *Systema* : genres *Paxillus* et *Gomphidius*, que nous rejetons dans les *Boletales*, genres *Russula* et *Lactarius*, que nous rejetons dans les *Asterosporales*, plusieurs genres à spores blanches que nous plaçons dans nos *Tricholomatales* (*Panus*, *Lentinus*, *Marasmius* et *Hygrophorus* notamment) et plusieurs genres à spores colorées que nous plaçons dans nos *Agaricales* (*Cortinarius* et *Bolbitius*, à spores ocracées, ferrugineuses ou cannelle ; *Coprinus*, à spores noires).

Dans le genre *Agaricus* ainsi réduit dans *Epicr.* par FRIES lui-même, mais qui était encore géant, cet auteur distinguait 5 séries définies par la couleur des spores.

- A. **Leucospori.** Spores blanches ou blanchâtres.
- B. **Hyporhodii.** Spores roses ou rougeâtres.
- C. **Dermini.** Spores fauves, ferrugineuses ou brun-ferrugineux.
- D. **Pratelli** (ou *Pratellae*). Spores pourpre-noir ou brunes.
- E. **Coprinarii** (ou *Coprinarius*). Spores et lames noires.

En 1876 DE SEYNES rassemble les séries B à E dans un grand groupe qu'il appelle *Chromosporés* et qu'il oppose à un autre groupe, celui des *Leucosporés* : son ensemble *Leucosporés* est bien plus vaste que celui des *Leucospori* d'*Epicr.*, car il comprend, non seulement les espèces à spores blanches du genre *Agaricus*, tel que FRIES le concevait alors, mais encore des types à spores également blanches qu'il avait répartis dans des genres distincts, comme par exemple *Hygrophorus*, *Marasmius*, *Lentinus* et *Panus*.

Concernant les *Chromosporés*, FAYOD (1889) n'était pas loin de partager l'opinion de DE SEYNES puisqu'il groupait dans sa série C (*Chromosporés*) uniquement des types *chromosporés*, mais présentant toute la gamme de couleurs de spores établie par FRIES et correspondant à ses séries *Dermini*, *Pratelli*, *Coprinarii* et *Hyporhodii*. Il n'excluait de sa série C que les *Pratelli* du genre *Psalliota*, qu'il rangeait à côté des *Lépiotes*, et les *Rhodophyllus* qu'il rangeait « provisoirement dans une série spéciale quoique en vérité il se puisse fort bien qu'ils aient des affinités avec les autres *Rhodosporés* », c'est-à-dire avec les *Volvaria* et *Pluteus* qu'il plaçait dans sa série C. A remarquer que, dans son système, FAYOD a placé les *Psalliota* juste avant sa série C, et nos *Rhodophyllus* immédiatement après cette série.

B. CARACTERES UTILISES PAR FRIES POUR DEFINIR LES GRANDES COUPURES ETABLIES PAR LUI DANS CHACUNE DES SERIES DE SON ENORME GENRE AGARICUS.

Pour définir les grandes coupures qu'il distinguait dans ses séries d'*Agaricus*, celles que les auteurs qui lui ont succédé ont souvent considérées comme genres, FRIES n'a utilisé qu'un nombre réduit de caractères, les mêmes dans toutes les séries définies par la couleur des spores. Pour montrer la nature de ces caractères et les valeurs hiérarchiques relatives que FRIES leur attribuait, nous reproduisons, à titre d'exemple, le Système friesien des *Agaricus* à spores blanches, tel qu'il figure dans *Epicr.*

a. Voile cohérent manifeste. Mésopodes.

I. *Amanita*. Voile universel distinct (volve). Hyménophore distinct du stipe.

II. *Lepiota*. Voile universel confondu avec le revêtement piléique. Hyménophore distinct du stipe.

III. *Armillaria*. Voile partiel formant un anneau. Hyménophore confluent avec le stipe.

b. Voile non manifeste ou fibrilleux. Mésopodes.

IV. *Tricholoma*. Stipe charnu. Lames sinuées.

V. *Clitocybe*. Stipe fibreux-cortiqué, élastique. Lames décurrentes ou adnées (descendantes ou horizontales).

VI. *Collybia*. Stipe cartilagineux extérieurement. Chapeau (convexe-plan) à marge d'abord involutée. Lames non décurrentes.

VII. *Mycena*. Stipe et lames des *Collybia*. Chapeau (campanulé), à marge droite, d'abord appliquée sur le stipe.

VIII. *Omphalia*. Stipe cartilagineux. Lames typiquement décurrentes.

c. (Chapeau) excentré, latéral ou sessile.

IX. *Pleurotus*. Le plus souvent lignicoles.

Toutes les possibilités résumées dans ce tableau des *Leucospori* ne se retrouvent pas dans chacune des séries de *Chromosporés*, mais on n'en retrouve guère d'autres, de sorte que, surtout à partir d'*Epicr.*, FRIES a pu indiquer, pour chacune de ses grandes coupures de *Chromosporés*, à quelle coupure de *Leucosporés* elle correspond par les caractères qui la définissent. Il semble que, dans son esprit, ces correspondances traduisaient plutôt des analogies que des affinités. Elles l'ont cependant conduit à s'écarter de plus en plus d'une classification naturelle, pour aboutir à un système qui ne pouvait séduire que par sa simplicité, d'ailleurs purement formelle, et par sa symétrie.

En 1870 W. G. SMITH a exprimé ces correspondances dans un tableau à double entrée : les séries friésiennes distinguées les unes des autres par la couleur de la sporée forment les colonnes verticales de ce tableau ; les coupures qui sont censées se correspondre au travers de ces séries sont placées sur une même ligne. Séduit par ce tableau, ROZE (1876) a sous-estimé l'importance systématique de la couleur des spores et il a divisé les *Agaricini* de FRIES en familles en se basant avant tout sur les caractères du carpophore. C'est ainsi, par exemple, qu'il place les coupures chromosporées *Entoloma* et *Hebeloma* dans sa famille *Tricholomées* avec les *Tricholoma* parce que leur carpophore a les mêmes caractères généraux que celui des *Tricholomes*. Pour des raisons du même ordre il place les coupures chromosporées *Leptonia*, *Naucoria* et *Psilocybe* dans sa famille *Collybiées*, les coupures chromosporées *Nolanea*, *Galera*, *Psathyra*, *Psathyrella* et *Panaeolus* dans sa famille *Mycénées*, etc..

Un tel système traduit une méconnaissance totale des affinités respectives des coupures friésiennes. La même année DE SEYNES écrivait avec raison que la couleur des spores est un caractère dont la valeur taxinomique est au moins aussi grande que celle de la nature du réceptacle ou de la trame et qu'il est beaucoup plus commode.

Pour caractériser les coupures de premier ordre qu'il distinguait dans chacune des séries de son genre *Agaricus*, FRIES a fait appel, à partir d'*Epicr.* ou de *Monogr.*, à des particularités que, dans le *Systema*, il considérait comme d'importance hiérarchiquement secondaire ou même qu'il ne mentionnait pas.

Le caractère *cartilagineux ou non du stipe*, que FRIES mentionne systématiquement dans le tableau résumé qu'il donne des caractères distinctifs des grandes coupures reconnues dans *Epicr.*, ne figure nulle part dans le tableau corres-

pendant du *Systema*. FRIES a bien utilisé ce caractère dans cet ouvrage, mais le plus souvent seulement pour établir des subdivisions à l'intérieur de coupures de premier ordre de leucosporés, comme par exemple sa coupure *Clitocybe*. Dans le *Systema Clitocybe* était un ensemble remarquablement hétérogène puisque FRIES y rangeait des espèces, qui, à partir d'*Epicr.*, allaient être réparties entre les coupures *Clitocybe*, *Hygrophorus*, *Collybia*, *Marasmius*, etc... Parmi les 9 sections entre lesquelles sont répartis les *Clitocybe* du *Systema* se trouve une section appelée *Chondropodes*, en partie caractérisée par le stipe cartilagineux extérieurement, tenace, rigide, qui comprenait notamment les futurs *Collybia* que sont les *Ag. fusipes*, *butyraceus*, *dryophilus*, etc...

C'est seulement à partir d'*Epicr.* que FRIES semble avoir considérablement étendu le sens du qualificatif cartilagineux ; dans cet ouvrage le stipe est dit cartilagineux chez les *Nolanea*, les *Leptomia*, les *Naucoria*, et subcartilagineux chez les *Galera* et les *Psathyra*, où sa consistance est souvent bien éloignée de ce qu'elle est chez les *Chondropodes*. Il semble que, chez les chromosporés, FRIES ait utilisé ces qualificatifs pour désigner des stipes que, dans le *Systema*, il disait seulement grêles et plus ou moins fistuleux. De toute façon, il est difficile d'admettre que, chez les *Psathyra*, comme l'a écrit FRIES, le stipe puisse être à la fois subcartilagineux et fragile.

La lecture d'*Epicr.* ou *Hym. Eur.* conduit à l'idée que, dans ses diagnoses de grandes coupures, FRIES n'a finalement utilisé le qualificatif *cartilagineux* que par opposition à *charnu* ou *fibreux*.

A partir d'*Epicr.* FRIES oppose pour la première fois des coupures de premier ordre par le fait que, dans certaines (*Mycena* par exemple) la marge piléique est droite (originellement appliquée sur le stipe) alors que dans d'autres (les *Collybia* par exemple), elle est infléchie, incurvée ou involutée. Dès 1889 FAYOD a fait remarquer qu'il « faut une grande dose de bonne volonté pour apercevoir (même sous le microscope) un bord courbé » chez divers *Collybia*. Inversement il est certain que, dans la coupure rhodosporée *Nolanea*, à laquelle FRIES attribue une marge piléique droite, l'extrême marge du chapeau est souvent très distinctement incurvée dans la jeunesse. En comparant le *Systema* à l'*Epicrisis* on a l'impression que FRIES a admis que la marge piléique doit être droite là où le chapeau est conique ou campanulé et qu'elle doit être incurvée là où le chapeau est convexe ou étalé chez l'adulte.

C'est seulement à partir d'*Epicr.* que FRIES a reconnu que la couche du chapeau qui porte les lames, couche qu'il appelait hyménophore, est, suivant les espèces, distincte du stipe ou en continuité avec lui. Quand l'hyménophore au sens friesien est distinct du stipe, les lames, c'est-à-dire l'hyménophore au sens de nombre d'auteurs modernes, sont généralement libres d'adhérence avec le stipe ; quand la couche qui porte les lames est en continuité avec le stipe, les lames sont plus ou moins adnées ou décurrentes. Dès *Epicr.* FRIES a reconnu l'importance systématique de ces caractères, en particulier en séparant dans des coupures distinctes les *Pluteus* et les *Entoloma*, les seconds se distinguant des premiers par le fait que l'hyménophore est en continuité avec le stipe qu'atteignent les lames. Il est curieux que, dans le même ouvrage, il ait maintenu dans les *Psalliota* l'ensemble d'espèces qu'il devait en séparer dans *Monogr.* sous l'étiquette *Stropharia* puisque, dès *Epicr.*, il avait parfaitement reconnu que ses futurs *Stropharia* diffèrent des *Psalliota* typiques par le fait que l'hyménophore est en continuité avec le stipe et que les lames sont adnées. Pour indiquer que l'hyménophore est distinct du stipe ou en continuité avec lui FRIES utilisait respectivement les expressions suivantes : « Hymenophorum a stipite

discretum » et « *Hymenophorum cum stipite contiguum* ». Il ne faut pas confondre avec ces expressions, les suivantes que FRIES utilisait seules dans le *Systema* : « *Stipes a pileo discretus* » et « *Stipes in pileum diffusum* » ; ces dernières signifient simplement que la coupe radiale du carpophore révèle le fait que le stipe ne s'évase pas progressivement en chapeau (ex. *Mycena*) ou qu'il le fait au contraire (ex. nos actuels *Clitocybe* et *Clitopilus*). La preuve en est que, dans le *Systema*, l'indication « *Stipes a pileo discretus* » figure à la fois pour les futurs *Pluteus* et pour les futurs *Entoloma*, à la fois pour les futurs *Psalliota* et les futurs *Stropharia*.

Concernant la valeur taxinomique à accorder à l'absence de voiles ou à leur plus ou moins grand développement, les opinions des auteurs ont passablement varié. Pour KARSTEN et pour EARLE, FRIES a sous-estimé l'importance à accorder à ce type de caractère en Systématique, ce qui a conduit ces auteurs à démembler sur cette base plusieurs grandes coupures friesiennes en genres distincts. En 1909 EARLE, qui distinguait 3 tribus dans sa famille *Agaricaceae*, à savoir : *Cantharelleae*, *Lactariae* et *Agariceae*, divisait cette dernière tribu en deux sous-tribus : *Gymnophylli* et *Cryptophylli*, respectivement caractérisées par l'absence de voile ou de cortine, et par la présence d'un voile, d'une cortine, ou des deux à la fois. La plupart des auteurs modernes pensent au contraire que FRIES a assez souvent accordé une importance systématique trop grande à ce type de caractères, particulièrement chez les Agarics chromosporés ; il arrive en effet que, dans un même ensemble indiscutablement naturel, se rencontrent tous les passages entre espèces ayant un voile sous-tendu bien développé, laissant ou non un anneau sur le stipe, et espèces à voile moins fourni, ne laissant jamais d'anneau sur le stipe, et parfois si réduit qu'il n'est visible que chez les très jeunes carpophores. Par exemple des transitions insensibles s'observent à cet égard, parmi les champignons à spores violacées, entre les coupures friesiennes *Stropharia*, *Hypholoma* et *Psilocybe*, transitions qui font qu'il est difficile de considérer ces coupures comme genres distincts comme l'ont fait de nombreux auteurs.

II. PREMIER APERÇU DES DIFFERENCES ENTRE LES TROIS ORDRES : AGARICALES, PLUTEALES, TRICHOLOMATALES.

Nos **Tricholomatales** comprennent essentiellement des champignons lamellés à spores blanches ou blanchâtres, rarement nettement roses en masse (très exceptionnellement brunâtres). De toutes les grandes coupures friesiennes de *Leucospori*, la coupure *Lepiota* est la seule qui soit ici exclue de cet ordre ; nous l'avons placée dans les *Agaricales*, à côté de la coupure friesienne *Psalliota*, qui en est inséparable dans une classification naturelle, bien que, par la couleur de ses spores, elle appartienne à la série *Pratelli*.

Outre les *Lepiota*, nos **Agaricales** comprennent (pratiquement) tous les champignons lamellés (autres que les Paxilles et les Gomphides, rangés dans l'ordre *Boletales*) dont les spores sont fortement colorées en masse, mais autrement qu'en rose : les *Dermini*, *Pratelli* et *Coprinarii* du genre *Agaricus* tel que conçu par FRIES, sont des *Agaricales*, de même que les genres *Cortinarius*, *Bolbitius* et *Coprinus* de cet auteur. Les représentants à lames franchement arquées - décurrentes sont exceptionnels dans cet ordre.

On ne rencontre jamais, dans les deux ordres précédents, de types ayant les spores pourvues de plis méridiens ou anastomosés en réseau (spores polyédriques), ni de types dont la trame des lames soit inversée, types qui se trouvent au contraire, avec d'autres, dans l'ordre suivant, *Pluteales*.

Un caractère essentiel de nos **Pluteales** est la coloration rose de la sporée ; nos *Pluteales* correspondent très sensiblement aux *Hyporhodii* de FRIES. Les spores ne sont verruqueuses que dans un seul genre de cet ordre, le genre *Rhodocybe*, dont les espèces sont d'ailleurs peu nombreuses. Comme l'a montré la microscopie électronique (Fig. 3), les verrues sporiques des *Rhodocybe* ne sont en aucune façon comparables à celles que l'on rencontre dans nombre d'*Agaricales* et de *Tricholomatales* ; l'emploi du Bleu Coton lactique permet déjà de distinguer facilement, en photonique, les verrues des *Rhodocybe* de celles des *Tricholomatales* à spores roses que sont les *Lepista* (= *Rhodopaxillus*). Les verrues sporiques des *Lepista* fixent intensément le bleu dans toute leur masse, ce qui fait que, sur la vue de face de la paroi sporique, elles se détachent en bleu foncé sur fond sensiblement incolore. Celles des *Rhodocybe* ne fixent le bleu qu'au niveau d'un feuillet superficiel, qui se poursuit sans discontinuité tout autour de la spore ; ce feuillet n'étant pas plus épais au niveau des verrues

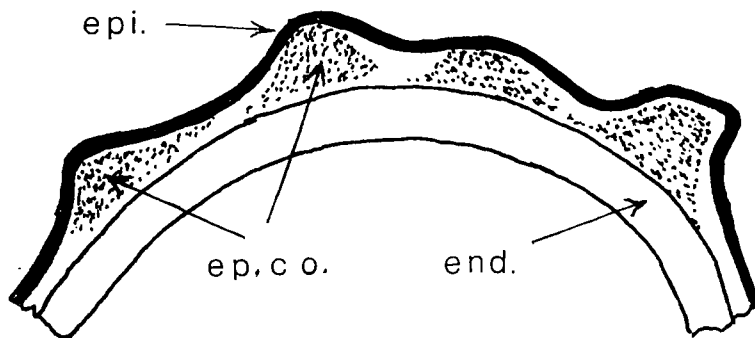


Fig. 3. — Partie de la paroi sporique de *Rhodocybe fallax*. (D'après un cliché d'électronique de BESSON), montrant l'épispore opaque (epi), cabossée au niveau des verrues, l'endospore (end.) et, entre ces deux enveloppes, l'épicorium (ep. co.), qui forme des verrues incluses dans l'épaisseur de la paroi sporique. En photonique l'endospore et l'épicorium ne se voient qu'après un traitement potassique suffisamment prolongé pour gonfler ou éliminer l'épispore. Sans ce traitement on ne voit guère, en photonique, que l'épispore, que son affinité pour le Bleu Coton lactique souligne remarquablement.

qu'entre elles, les verrues n'apparaissent pas comme des points plus cyanophiles sur la vue de face de la paroi (KÜHNER, 1969). D'*Epicr.* à *Monogr.* FRIES a fait remarquer que, dans toute sa série *Hyporhodii*, le voile partiel est totalement absent. Si l'on sait aujourd'hui que cette règle souffre quelques exceptions, sur lesquelles nous reviendrons à propos de l'étude des *Pluteales*, il est certain qu'elle se vérifie pour celles des *Pluteales* que l'on rencontre couramment en Europe.

L'architecture de la paroi sporique des *Pluteales* et *Agaricales* est souvent plus complexe que celle des *Tricholomatales*. On peut déjà le constater en photonique, à condition de traiter les spores par une lessive de KOH à 3 %, à la température de 60° C (KÜHNER, 1976) pendant un temps suffisamment long. Dans toute la suite de ce mémoire, nous aurons souvent l'occasion de rapporter des observations faites après un tel traitement ; pour éviter des répétitions, nous parlerons simplement de « traitement potassique », mais, à moins d'avis

contraire, la concentration de la lessive et la température à laquelle nous la faisons agir sont celles que nous venons de préciser.

Par exemple, chez les *Pluteus* et les *Volvaria* (KÜHNER, 1973) un tel traitement, prolongé pendant quelques heures, parfois plus de 24 ou 48 heures, permet de constater que la paroi comprend deux enveloppes emboîtées : une enveloppe externe, que la potasse gonfle et finit par éliminer complètement si le traitement est trop prolongé, et une enveloppe interne beaucoup plus résistante aux bases ; lorsque les spores, préalablement soumises à un traitement potassique ayant mis en évidence ces deux enveloppes, sont observées dans une solution ammoniacale de Rouge Congo, seule l'enveloppe interne paraît colorée.

Il est logique, comme on l'a fait, d'appeler *endospore* l'enveloppe interne et *épispore* l'enveloppe qui la recouvre ; en réalité, comme le montre la microscopie électronique, l'enveloppe externe n'est pas simplement constituée par l'épispore ; pour plus de détails sur la partie externe de la paroi, nous renvoyons le Lecteur à ce que nous dirons plus loin de l'architecture de la paroi de la spore des *Pluteales* et des *Agaricales*.

Chez celles des *Agaricales* dont les couches externes de la paroi sont naturellement colorées, un traitement potassique suffisamment prolongé décolore ces couches, ce qui permet de voir ou de mieux voir les couches internes. Dans de nombreuses espèces de cet ordre, mais pas dans toutes, un tel traitement, éventuellement suivi d'une teinture par le Rouge Congo ammoniacal, permet de distinguer, en photonique, au moins deux couches emboîtées ; comme chez les *Pluteus* et les *Volvaires*, la couche la plus interne est la plus résistante aux bases ; elle se fait immédiatement remarquer, sur matériel suffisamment traité par la lessive de potasse, par sa réfringence alors beaucoup plus élevée que celle de la couche qui l'entoure.

Même chez les quelques *Tricholomatales* dont la sporée est colorée, notamment en rose, le traitement potassique ne permet jamais de distinguer deux enveloppes comparables dans l'ensemble de la partie lisse de la paroi, qui semble toujours simple en photonique.

La paroi de la spore ne présente de différenciations remarquables au sommet de celle-ci que chez certaines *Agaricales* ; le pore germinatif est la plus connue de ces différenciations ; sa présence chez plusieurs Lépiotes est l'une des raisons qui nous ont fait placer le genre *Lepiota* dans les *Agaricales* malgré l'absence de pigmentation des spores, car nous n'avons jamais noté de différenciations apicales remarquables chez les *Tricholomatales* et chez les *Pluteales*.

L'idée de réunir dans un même ensemble les genres de champignons lamellés qui renferment des espèces à pore germinatif, quelle que soit la couleur de leur sporée, remonte à PATOILLARD (1900). Sa série des *Pratelles*, qu'il n'a caractérisée que par la présence d'un pore germinatif, comprend, non seulement les *Pratelli* de FRIES, mais encore ses *Coprinarii*, auxquels PATOILLARD ajoutait deux coupures que FRIES considérait comme genres distincts de son énorme genre *Agaricus*, à savoir les *Coprinus*, à spores noires, les *Bolbitius*, à spores subferrugineuses, et enfin des champignons à spores blanches, les Lépiotes à pore germinatif, pour lesquelles PATOILLARD avait créé un genre spécial *Leucocoprinus*.

Les autres espèces à pore germinatif sont des *Dermini* friesiens que PATOILLARD rangeait dans sa série des *Pholiotés*, distinguée de sa série des *Pratelles* par le fait que le pore est présent ou absent suivant les espèces.

Dans d'assez nombreuses *Agaricales*, la paroi sporique est dite *pseudoamyloïde* ou *dextrinoïde*, c'est-à-dire qu'elle se colore en mauve, mauve-pourpré

ou finalement en roux ou brun-rouge par les réactifs iodés, comme le chloral iodé de Melzer. La forte dextrinoïdie de la spore de nombreuses Lépiotes (MÉTROD, 1932) est l'un des caractères nous ayant fait ranger ce genre dans les *Agaricales*, car, dans les autres champignons à spores blanches que sont les *Tricholomatales*, la paroi de la spore n'est généralement pas dextrinoïde. Chez les *Agaricales* chromosporées il est préférable, voire nécessaire, de rechercher la dextrinoïdie sur des spores décolorées par le traitement potassique ; il est alors indispensable, avant de faire agir le réactif iodé, de laver la préparation, de préférence dans une solution diluée d'acide acétique, afin de faire disparaître toute réaction alcaline, qui générerait la fixation d'iode ; pour plus de sûreté nous utilisons comme réactif iodé une solution iodo-iodurée (mêmes proportions de I et KI que dans le Melzer) renfermant 10 % d'acide acétique ; c'est le réactif que, dans la suite de ce travail, nous appellerons acide acétique iodé.

Chez les *Agaricales* chromosporées on rencontre, non seulement des types dont la paroi sporique est franchement dextrinoïde à maturité, mais encore des types chez lesquels la dextrinoïdie n'est sensible que sur des spores immatures, voire seulement sur les très jeunes ébauches de spores, les spores ayant atteint leur taille définitive n'étant pas du tout dextrinoïdes.

On peut être tenté d'exclure des *Agaricales* pour les verser dans les *Tricholomatales* tous les champignons dont la paroi sporique est amyloïde ou porte des ornements amyloïdes, c'est-à-dire prenant, en présence du réactif de Melzer, une teinte gris-bleu ou noirâtre. Il ne faut pas oublier que la recherche de l'amyloïdie doit être faite sur matériel frais ou simplement desséché, mais non conservé dans l'alcool ou le formol, milieux qui font disparaître l'amyloïde. L'ordre *Tricholomatales* serait ainsi le seul qui renferme à la fois des espèces à spores amyloïdes à côté d'autres, très nombreuses, dont les spores ne présentent pas ce caractère.

III. NOS CONCEPTIONS PHYLOGENETIQUES ET LEURS BASES.

Nous regroupons ci-dessous les arguments ayant conduit à ces conceptions et qui ont été exposés par nous, ici même (1945 a), puis ailleurs (1977).

A. CARACTERES PRIMITIFS ET CARACTERES EVOLUES.

1°. INTRODUCTION.

Les caractères évolués sont ceux qui sont supposés ne pas avoir existé dans les formes ancestrales d'un groupe, par opposition aux caractères dits *primitifs*. On sait que la comparaison de la fleur des *Angiospermes* avec leur pousse feuillée a conduit de bonne heure à l'idée que la concrescence des pièces florales, de même nature ou de nature différente, est un caractère évolué ; la gamopétalie serait un caractère évolué par opposition à la dialypétalie, où les pétales sont séparés les uns des autres comme le sont généralement les feuilles sur une pousse végétative.

2°. CARACTERES DU CARPOPHORE ET DE LA BASIDIOSPORE.

On a souvent considéré qu'une morphologie complexe et une différenciation poussée sont des caractères évolués.

a. Caractères du carpophore.

L'évasement progressif du stipe en chapeau, observé par exemple chez les *Clitocybe* ou les *Clitopilus*, est généralement considéré comme un caractère primitif ; la décurrence des lames, qui lui est souvent liée, serait également un

caractère primitif. A l'opposé, le fait que le cortex du stipe soit distinct de l'hyménophore, comme chez les Lépiotes ou les *Pluteus*, est considéré comme un caractère évolué ; l'absence d'adhérence des lames au stipe, qui est généralement liée à cette particularité, passe également pour un caractère évolué.

Personnellement nous considérons l'angiocarpie primaire comme un caractère évolué par rapport à la gymnocarpie. La différenciation de voiles (volve, anneau ou cortine) qui lui est souvent liée, nous apparaît aussi comme un caractère évolué, au moins relativement, car, comme nous le verrons, il est possible que l'absence de telles formations soit un caractère encore plus évolué que leur présence chez les types à angiocarpie primaire.

Parmi les caractères anatomiques, sont considérés comme évolués :

la présence de cystides sur les lames ;

le fait que l'arête des lames a une structure différente de celle de leurs faces (arête hétéromorphe de R. MAIRE), par exemple qu'elle est couverte de poils marginaux qui la rendent stérile ;

la forte différenciation des pseudoparaphyses, qui sont enflées et d'allure bien différente de celle des jeunes basides ;

la différenciation d'une cuticule celluleuse, surtout hyméniforme, à la surface du chapeau ;

le fait que la chair comprend (au moins) deux sortes d'hyphes fort différentes par leur calibre (chair hétéromorphe de FAYOD).

b. *Caractères des spores.*

Nous considérons comme caractère évolué toute différenciation de la paroi sporique éloignant son architecture de celle de la paroi des hyphes mycéliennes : différenciation d'une endospore, différenciations apicales, telles que pore germinatif, présence de plis méridiens (*Clitopilus*) ou anastomosés en réseau (*Rhodophyllus*), etc...

L'absence de pigmentation de la paroi de la spore est considérée par nous comme caractère primitif parce qu'il est rare qu'elle soit liée à telle ou telle de ces différenciations. Des arguments d'ordre différent en faveur de cette manière de voir sont développés ci-après.

3°. COMPORTEMENT NUCLEAIRE DANS LA SPORE, LE MYCELIUM ET LE CARPOPHORE. CARACTERES GENERAUX DES HYPHES.

Concernant les grandes lignes de la Systématique, n'ont d'intérêt que les phénomènes nucléaires qui se déroulent dans ceux des carpophores dont la baside renferme à l'origine 2 noyaux qui fusionnent ; ces carpophores, dont la cellule qui porte la baside est normalement binucléée, comme d'ailleurs les cellules sous-hyméniales en général, sont de très loin les plus répandus dans la nature ; nous les disons « normaux » par opposition aux carpophores dits « parthénogénétiques », dans lesquels la baside ne renferme, dès son origine, qu'un seul noyau, comme la cellule qui la porte. Parmi les carpophores normaux, seuls ceux dont la baside porte 4 spores sont intéressants dans l'optique qui est la nôtre dans cet exposé ; on sait que ce sont d'ailleurs les plus nombreux.

a. *Le comportement nucléaire, de la baside à la spore, chez les Agaricales et chez les Tricholomatales.* (Fig. 4).

Dans l'immense majorité des *Agaricales* au sens étroit où nous prenons ici ce vocable, la spore mûre renferme 2 noyaux ; il est même probable que c'est toujours le cas chez les espèces chromosporées de cet ordre. Nous avons attiré l'attention sur ce fait dès 1926. Les recherches effectuées depuis par des auteurs

variés ont montré que s'il y a des exceptions à cette règle, elles doivent être très rares.

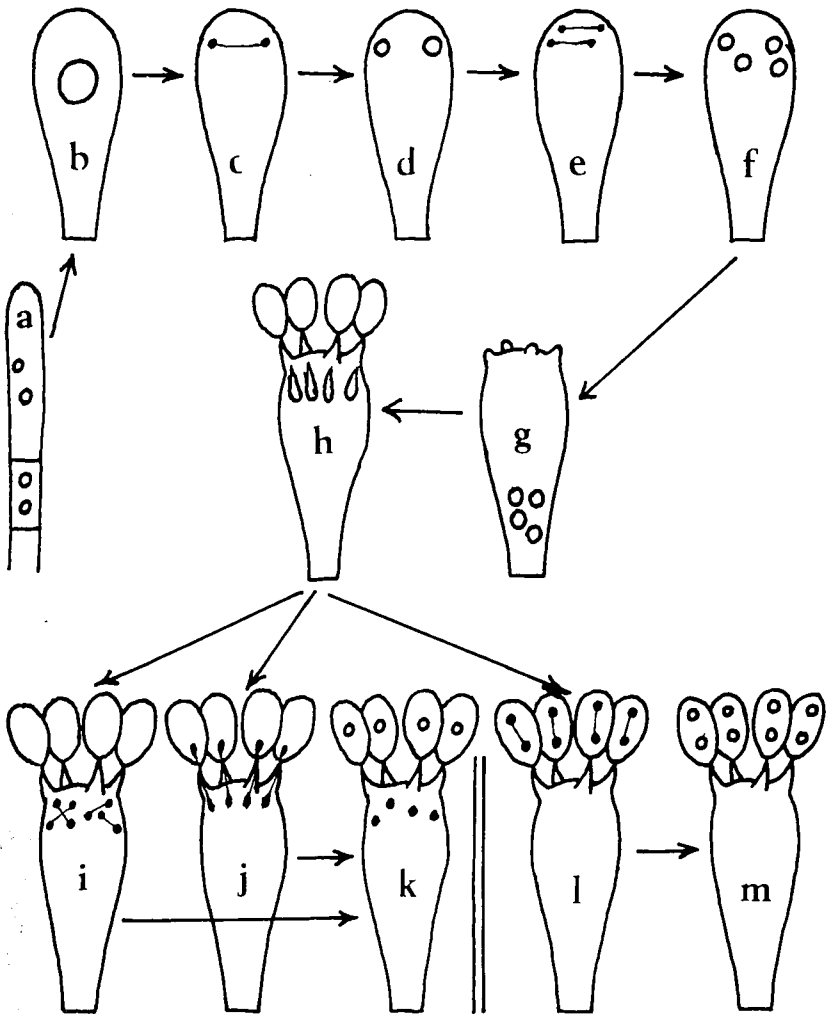


Fig. 4. — Evolution nucléaire, de la jeune baside à la spore. La très jeune baside (a) renferme 2 noyaux; ces noyaux se sont fusionnés en un seul en (b); le noyau de fusion se divise (c) et donne 2 noyaux (d); ces noyaux se divisent côte à côte (e), donnant naissance à 4 noyaux (f), qui, après être descendus dans le pied de la baside (g), remontent jusque vers la base des stérigmates (h). Les stades (a) à (h) sont communs à tous les champignons lamellés et à bien d'autres. Mais à partir du stade (h) deux comportements sont possibles, suivant les espèces. Dans certaines espèces les 4 noyaux de la fig. (h) se divisent, soit au pied des stérigmates (i), soit au cours de leur passage dans ces stérigmates (j); chaque spore ne recevant qu'un des 8 noyaux issus de ces divisions, 4 noyaux restent dans la baside sénescence (k); nous les qualifions de « résiduels ». Dans d'autres espèces chaque noyau du stade (h) passe dans une spore; il s'y divise (l), de sorte que chaque spore mûre renferme 2 noyaux (m); il n'y a pas alors de noyaux résiduels dans la baside.

Plus loin, dans le cadre de Généralités sur l'ordre des *Agaricales*, nous donnerons une liste d'espèces où le caractère binucléé des spores a été établi par des chercheurs de l'École lyonnaise de Mycologie et notamment par CLAVEL (1960) et LELONG (1962), au cours de la préparation de Diplômes d'études supérieures restés inédits. Ces chercheurs ont dénombré les noyaux des spores sur des coupes au microtome de matériel fixé et inclus dans la paraffine, coupes colorées par la méthode à l'hématoxyline ferrique.

Lorsque la paroi sporique est incolore ou suffisamment claire, la numération des noyaux peut être effectuée plus commodément sur des frottis colorés par la méthode de Giemsa. C'est en employant cette technique que nous avons dénombré les noyaux des spores chez divers *Crepidotus* (spores claires) et chez de nombreuses Lépiotes (spores blanches).

Les noyaux sporiques des *Hyménomycètes*, des *Agaricales* en particulier, sont souvent facilement visibles sur le vivant, du moins chez les espèces dont la paroi sporique n'est pas trop colorée pour gêner l'observation du contenu ; on les recherchera de préférence sur des spores en place sur l'hyménium qui les a produites ou sur des spores fraîchement projetées sur lame de verre en atmosphère saturée d'humidité, car, dans plusieurs cas, même un début de déshydratation en présence de l'air non saturé du laboratoire suffit pour faire apparaître à l'intérieur de la spore une ou plusieurs gouttes qui empêchent de discerner les noyaux. Si l'on réussit à éviter la formation de gouttes dans les spores et que le cytoplasme de celles-ci soit suffisamment granuleux, les noyaux se présentent comme des taches qui tranchent sur le cytoplasme par leur aspect absolument homogène et transparent, comme vide ; les deux noyaux de la plupart des *Agaricales* chromosporées sont parfois si étroitement plaqués contre la paroi sporique qu'ils se présentent alors comme des épaissements de celle-ci vers l'intérieur.

La présence de 2 noyaux dans chacune des 4 spores de la baside des *Agaricales* rappelle que 3 séries de divisions nucléaires ont lieu entre le moment où les 2 noyaux que renferme la baside à l'origine, se sont fusionnés et le moment où les spores sont mûres. D'après les observations de CLAVEL et de LELONG sur les *Agaricales* chromosporées, il est exceptionnel que les divisions de la troisième série aient lieu dans la baside ; elles ont très généralement lieu dans la spore. Quoiqu'il en soit, lorsque les spores sont arrivées à maturité et qu'elles renferment chacune 2 noyaux, il ne reste aucun noyau dans la baside ; CLAVEL et LELONG ont très soigneusement vérifié ce fait.

Si certaines *Tricholomatales* ont leurs spores binucléées comme la plupart des *Agaricales*, de nombreuses espèces de cet ordre de Leucosporés n'ont qu'un seul noyau par spore. Chez les *Tricholomatales* qui sont dans ce dernier cas, 3 séries de divisions nucléaires ont lieu entre le moment où les deux noyaux que renferme la baside à l'origine se sont fusionnés et le moment où les spores sont mûres, exactement comme chez les *Agaricales* à spores binucléées, mais des 8 noyaux issus de ces trois séries de divisions, 4 seulement se répartissent entre les 4 spores, qui sont donc uninucléées, les 4 autres, que nous appelons « résiduels » dégénérant dans la baside sénescence (KÜHNER, 1938, 1945).

Chez ceux des Ascomycètes dont les spores sont uninucléées, on ne s'étonne pas de constater que trois séries de divisions nucléaires se déroulent entre le moment où les deux noyaux que renferme à l'origine l'asque se sont fusionnés et la formation des spores, car chaque asque produit le plus souvent 8 spores. On s'explique mal le comportement nucléaire des *Hyménomycètes* à spores uninucléées, qui aboutit, à partir du noyau de fusion de la baside, à la formation de

8 noyaux, dont 4 (nos noyaux résiduels) seront inutilisés, à moins d'admettre que les ancêtres lointains de ces *Hyménomycètes* produisaient 8 spores à partir de l'article qui est le siège de la fusion nucléaire. La réduction, au cours de l'évolution, du nombre de spores de 8 à 4 serait la cause du fait que, des 8 noyaux produits à partir du noyau de fusion, 4 seulement sont utilisés chez la majorité des espèces leucosporées, les 4 autres dégénéralant dans leur baside sénescence. Le comportement de la plupart des *Agaricales*, où les 8 noyaux issus des divisions du noyau de fusion de la baside sont tous utilisés pour constituer le stock nucléaire des 4 spores de la baside devrait alors être considéré comme correspondant à un progrès.

Si l'on considère le caractère uninucléé de la spore comme primitif, le caractère binucléé comme évolué, on se trouve conduit à l'idée que l'absence de pigmentation de la spore est un caractère primitif, la présence d'une pigmentation un caractère évolué. En effet, en comparant les *Agaricales* chromosporées aux *Tricholomatales*, typiquement leucosporées, on ne peut qu'être frappé par le fait que c'est seulement dans ce dernier ensemble que l'on rencontre des espèces, d'ailleurs nombreuses, dont la spore ne renferme qu'un seul noyau à maturité.

b. *De la spore au mycélium et au carpophore* (Fig. 5, 8, 11, 12).

Dans la très grande majorité des « formes » normales tétrasporiques, le mycélium qui porte les carpophores présente des caractères différents de celui qui est directement issu de la germination d'une spore isolée ; dans un tel cas on appelle **mycélium primaire** celui qui est issu de la germination d'une quelconque spore isolée et **mycélium secondaire** celui qui porte les carpophores.

Le caractère le plus général du mycélium secondaire est la présence, dans chacun de ses articles, de 2 noyaux, qui, lorsqu'ils entrent en division, le font toujours simultanément et côte à côte, c'est-à-dire au même niveau de l'article qui les contient ; un couple de noyaux se comportant ainsi est appelé **dicaryon**. De telles divisions des deux éléments du dicaryon, qui l'on dit « conjuguées », peuvent être particulièrement observées dans l'article terminal de l'hyphe, qui, en se cloisonnant en travers, donnera naissance à deux articles, tous deux binucléés (Fig. 5). Il est bien plus rare que des articles d'un mycélium secondaire renferment par exemple 3 à 5 noyaux ; comme dans les mycéliums dont tous les articles sont binucléés ces noyaux entrent en division simultanément et côte à côte, au même niveau de l'hyphe, de sorte que tous les articles d'une hyphe non ramifiée reçoivent le même nombre de noyaux.

Au point de vue nucléaire les hyphes du carpophore peuvent se présenter comme les hyphes du mycélium secondaire qui le porte ; il n'est cependant pas rare que, dans certains articles du carpophore, les éléments du dicaryon se multiplient sans que leurs divisions soient suivies de cloisonnements ; il en résulte la formation d'articles renfermant plus de 2 noyaux, parfois un grand nombre ; les articles qui renferment de nombreux noyaux sont toujours beaucoup plus larges que les articles binucléés du mycélium. Lorsqu'un carpophore présente des articles multinucléés, la chair du stipe en montre constamment ; c'est même souvent dans cette partie du carpophore que l'on rencontre les articles ayant le plus grand nombre de noyaux. Il ne faut pas oublier que ces articles enflés et multinucléés sont toujours accompagnés d'articles qui rappellent bien davantage les articles du mycélium secondaire par leur étroitesse et leur stock nucléaire (Fig. 6, 7, 8).

Il est logique de considérer la présence d'articles enflés et multinucléés

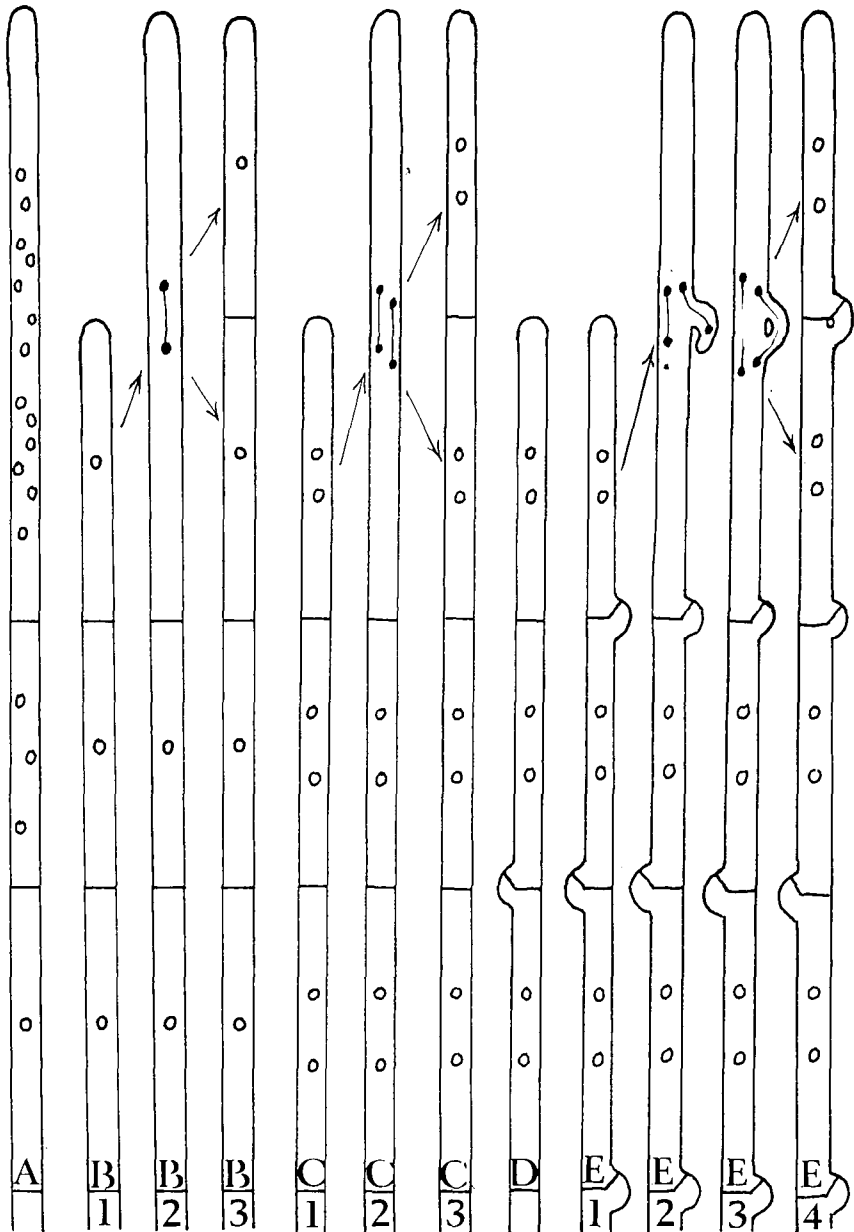
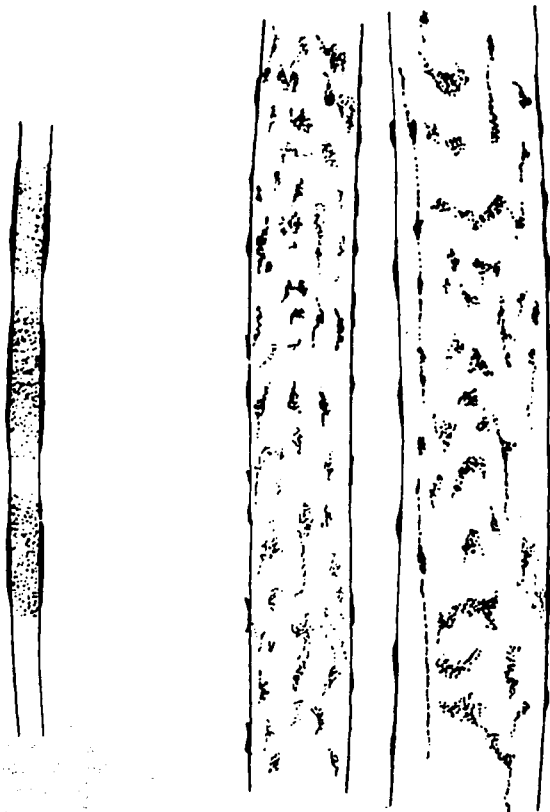
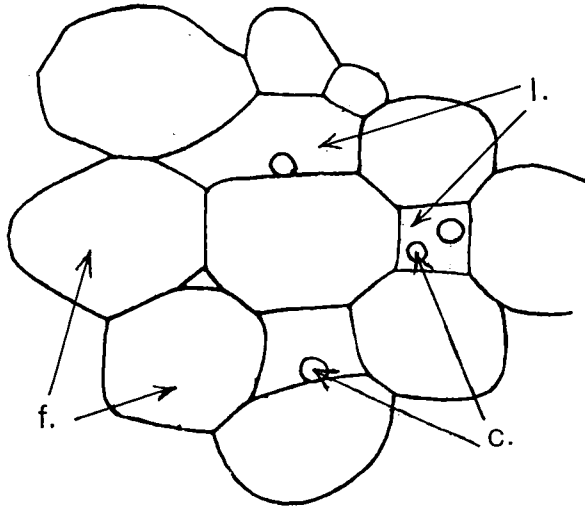


Fig. 5. — Diversité des hyphes mycéliennes. Mycéliums primaires (A et B) et secondaires (C, D, E). — A : *mycélium primaire* dont l'article terminal renferme de nombreux noyaux (article *cénocytique*). — B : *Mycélium primaire* dont l'article terminal ne renferme qu'un seul noyau (en B2 ce noyau est en division). — C : *Mycélium secondaire non bouclé* (en C2 les deux noyaux de l'article terminal sont en division ; noter que les deux divisions se produisent côte à côte, ce qui est caractéristique des *dicaryons*). — D : *Mycélium secondaire à boucles dites inconstantes* (certaines cloisons bouclées, d'autre non). — E : *Mycélium secondaire à boucles constantes* (les fig. E2, E3, E4 montrent la formation d'une boucle ; en E2 et E3 les deux noyaux de l'article terminal sont en division ; remarquer qu'ils se divisent côte à côte (*divisions conjuguées*), l'un dans l'hyphe, l'autre dans le crochet qui est à l'origine de la boucle).



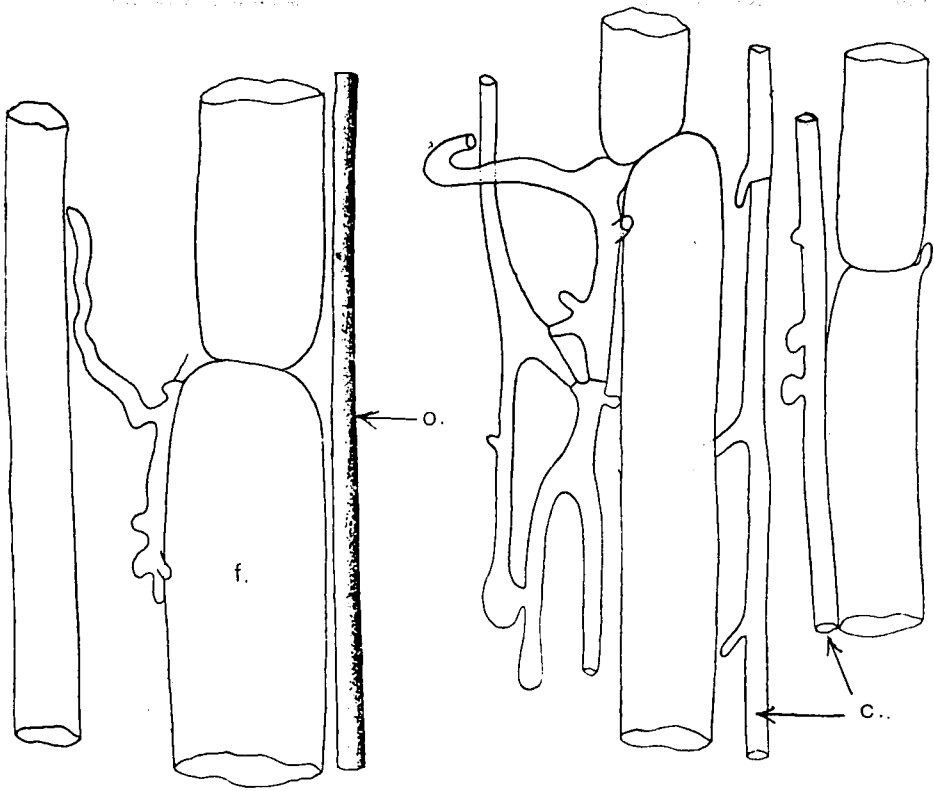


Fig. 7. — Parties de coupes longitudinales dans le stipe d'un *Mycena* à spores amyloïdes, pour montrer les grosses hyphes fondamentales (f), les hyphes connectives grêles (c) et les hyphes oléifères (o).

← Fig. 6. — Hyphes du stipe d'un *Mycena* à spores amyloïdes. En haut: partie d'une coupe transversale de stipe; on voit que les grosses hyphes fondamentales (f) sont collées les unes aux autres en un ensemble cohérent, ménageant toutefois des lacunes (l), dans lesquelles se trouvent les hyphes connectives grêles (c). En bas: hyphes (connectives à gauche, fondamentales à droite) vues sur une coupe longitudinale du stipe traitée par le Melzer; les parties sombres proviennent de la disjonction de la couche externe dextrinoïde de la paroi, couche qui cimente les hyphes fondamentales les unes aux autres de manière à constituer l'ensemble cohérent figuré sur la coupe transversale représentée en haut.

dans un carpophore comme un caractère évolué car, par leurs particularités, ces articles s'opposent, non seulement aux articles du mycélium secondaire, mais encore aux articles du sous-hyménium, qui sont très généralement binucléés.

Il est fréquent que le mycélium secondaire présente des **boucles** : dans nombre d'espèces chaque cloison est accompagnée d'une boucle ; dans d'autres

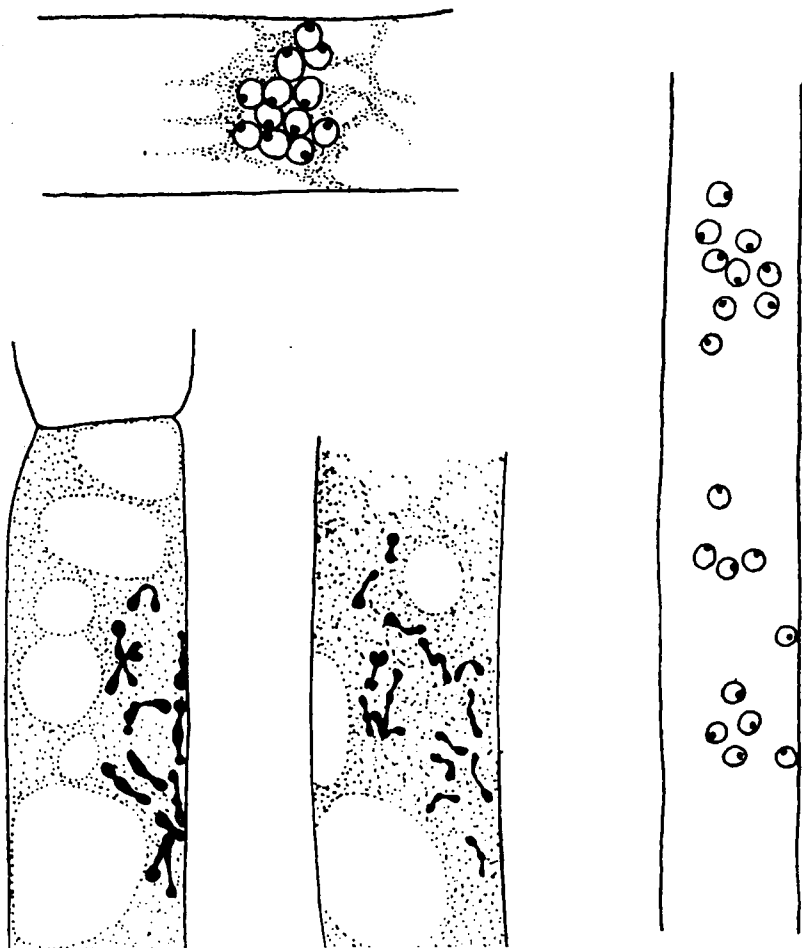


Fig. 8. — Parties d'hyphes fondamentales du stipe de *Mycènes* à spores amyloïdes, montrant que chaque article renferme de nombreux noyaux ; les deux croquis placés à gauche et en bas montrent des noyaux de forme aberrante, vraisemblablement par ce qu'ils sont en division.

quelques cloisons seulement sont bouclées ; dans d'autres enfin le mycélium secondaire ne présente aucune boucle (Fig. 5).

On sait qu'en ce qui concerne la présence, la fréquence ou l'absence de boucles, des variations analogues peuvent être observées dans les hyphes du carpophore d'une espèce à une autre. Chez les champignons à lames, il peut arriver

que les boucles soient fréquentes au niveau de la cloison de base des basides et rares ou absentes aux hyphes du carpophore, notamment à celles du stipe.

La présence de boucles est considérée comme un caractère primitif, leur absence comme un caractère évolué, non seulement parce que les espèces bou-

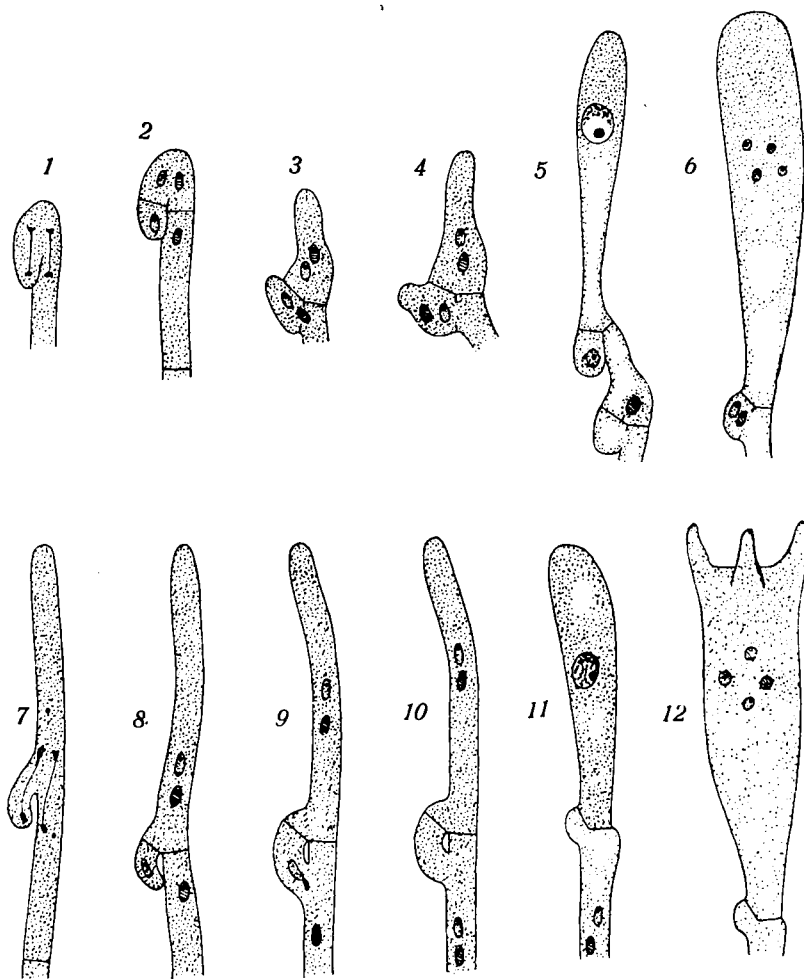


Fig. 9. — Origine d'un asque à crochet basilaire (1 à 6) comparée à l'origine d'une baside bouclée (7 à 12). Les deux dessins de gauche montrent les divisions parallèles (conjugées) des deux noyaux d'un article terminal; on voit que la division de gauche se produit dans un crochet de cet article, crochet terminal en (1), latéral en (7). Les deux noyaux que renferme l'ébauche de l'asque (4) ou de la baside (10) se fusionnent en un seul (5) et (11). Deux séries de divisions à partir du noyau de fusion donnent naissance aux quatre noyaux visibles en (6) et (12) (d'après GAUMANN).

clées dominant très largement dans la plupart des familles ou des ordres, mais encore et surtout parce que le mode de formation d'une boucle au pied d'une baside rappelle étrangement le mode de formation du crochet si fréquent au pied d'un asque (Fig. 9), ce qui tendrait à prouver que boucle des Basidiomycètes

et crochet des Ascomycètes dérivent tous deux d'une production qui existait chez les ancêtres communs à ces deux ensembles indiscutablement apparentés.

Les mycéliums primaires ne présentent ni dicaryons, ni boucles. Chez les champignons à lames il est rare que le mycélium primaire issu de la germination d'une spore isolée, que celle-ci soit uninucléée ou binucléée, se transfor-

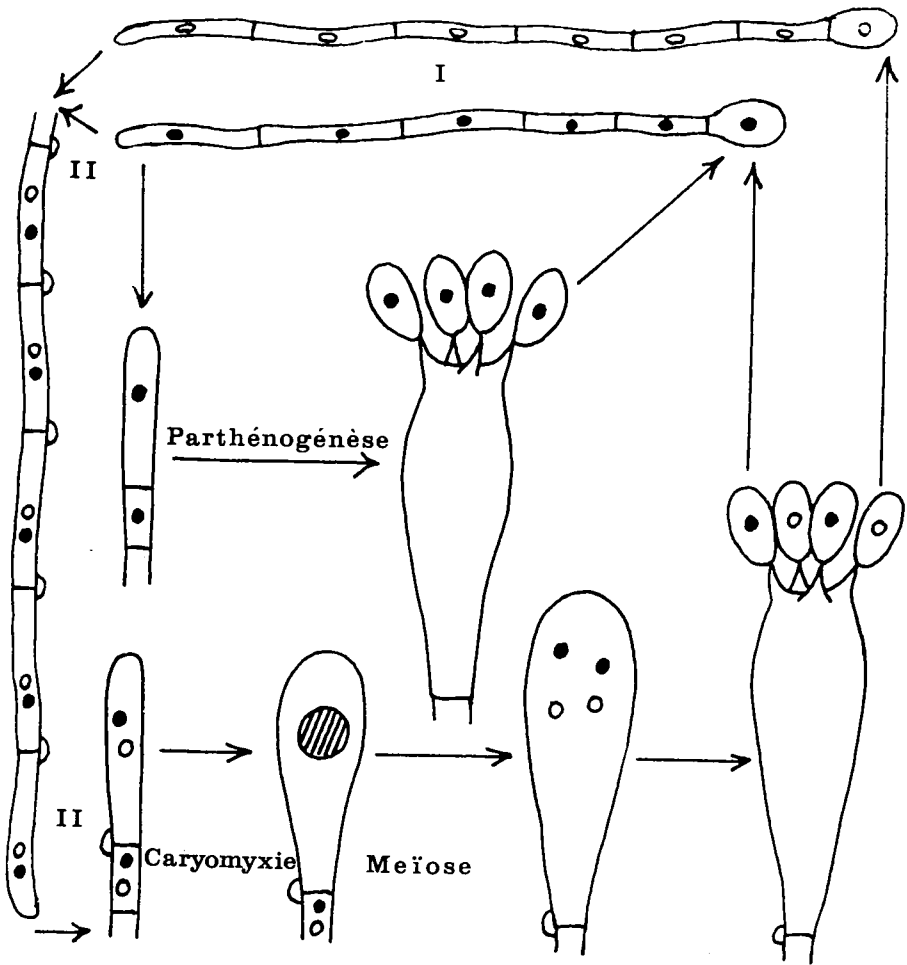


Fig. 10. — Cycle d'un Hyménomycète hétérothalle. Mycélium primaire (I); mycélium secondaire (II). Pour ne pas compliquer ce schéma on a supposé, comme il a été longtemps classique de l'admettre, qu'à partir du noyau de fusion de la baside ne se forment que 4 noyaux destinés aux 4 spores. On vient de voir (Fig. 4) qu'il s'en forme généralement 8.

me spontanément en mycélium secondaire; de telles espèces sont dites **homothalles**; dans d'autres homothalles il n'y a pas de mycélium primaire: le mycélium issu de la germination d'une spore isolée présente, dès son origine, les caractères d'un mycélium secondaire.

Dans la plupart des champignons à lames le mycélium issu de la germination d'une spore isolée reste indéfiniment primaire si on le maintient isolé ; pour obtenir un mycélium secondaire, il faut mettre en présence deux mycéliums primaires convenables, dits *compatibles* ; c'est à la suite de l'anastomose de leurs hyphes que naît le mycélium secondaire ; de telles espèces, qui sont de loin les plus nombreuses, sont dites **hétérothalles**. Leurs mycéliums primaires maintenus isolés ne produisent habituellement pas de carpophores ; lorsqu'ils en produisent, leurs basides ne renferment, dès l'origine, qu'un seul noyau, comme les cellules qui les portent ; ce sont des carpophores « *parthéno-génétiques* » (Fig. 10).

YEN a reconnu (1949, 1950) qu'il y a une certaine corrélation entre le nombre de noyaux des spores mûres et le nombre de noyaux de l'article terminal d'une hyphe primaire, article qui est, directement ou indirectement, à l'origine des autres articles de l'hyphe, grâce à son cloisonnement transversal. Cette corrélation a été schématisée par les règles suivantes, dites de YEN.

Lorsque la spore est uninucléée, elle germe en un mycélium dont tous les articles, y compris le terminal, sont uninucléés comme elle (Fig. 11).

Lorsque la spore est binucléée, elle germe en un mycélium dont les articles terminaux renferment plus de 2 noyaux, souvent un grand nombre (Fig. 12) ; dans ce dernier cas le nombre de noyaux par article intercalaire est généralement bien plus faible que dans l'article terminal (Fig. 13) ; il peut même arriver que certains articles intercalaires soient uninucléés.

Les exceptions à la première de ces règles sont très rares ; on estime que dans 95 % des espèces de champignons à lames dont les spores sont uninucléées, le mycélium issu de la germination d'une spore ne renferme qu'un noyau par article, même dans l'article terminal. Les exceptions à la seconde règle sont moins rares, le pourcentage des espèces à comportement « aberrant » variant de 15 à 35 % selon les estimations. Parmi les exceptions figurent certaines espèces homothalles dont la spore binucléée germe en un mycélium dont tous les articles sont binucléés, comme la spore dont il est issu.

Si l'on admet que la présence d'un seul noyau par spore est généralement un caractère primitif, il est difficile, en raison du très petit nombre d'exceptions à la première règle de YEN, de ne pas penser que la présence d'un seul noyau dans tous les articles d'un mycélium issu d'une spore isolée est également un caractère primitif.

Lorsque les articles terminaux d'un mycélium issu d'une seule spore uninucléée sont uninucléés comme elle, tous les articles de ce mycélium sont uninucléés (Fig. 11) ; toute division nucléaire est donc suivie d'un cloisonnement séparant les deux noyaux fils ; même la première division du noyau de la spore est suivie d'un cloisonnement. Par contre, lorsque les articles terminaux d'un mycélium issu d'une seule spore sont multinucléés, l'ébauche mycélienne immédiatement issue de la germination de la spore et encore non cloisonnée (ébauche que nous appelons couramment « *germination* ») est ou devient généralement multinucléée, autrement dit le ou les noyaux de la spore subissent dans cette ébauche des divisions plus ou moins nombreuses avant apparition de la première cloison (Fig. 12).

On ne peut s'empêcher de comparer ces comportements à ceux que l'on observe, en partant de la spore, chez les *Ptéridophytes* que sont les Fougères et les Sélaginelles ; cette comparaison est d'autant plus légitime que, chez les *Hyménomycètes* comme chez les *Ptéridophytes*, la spore occupe la même position par rapport à la réduction chromatique. Chez les *Hyménomycètes* le

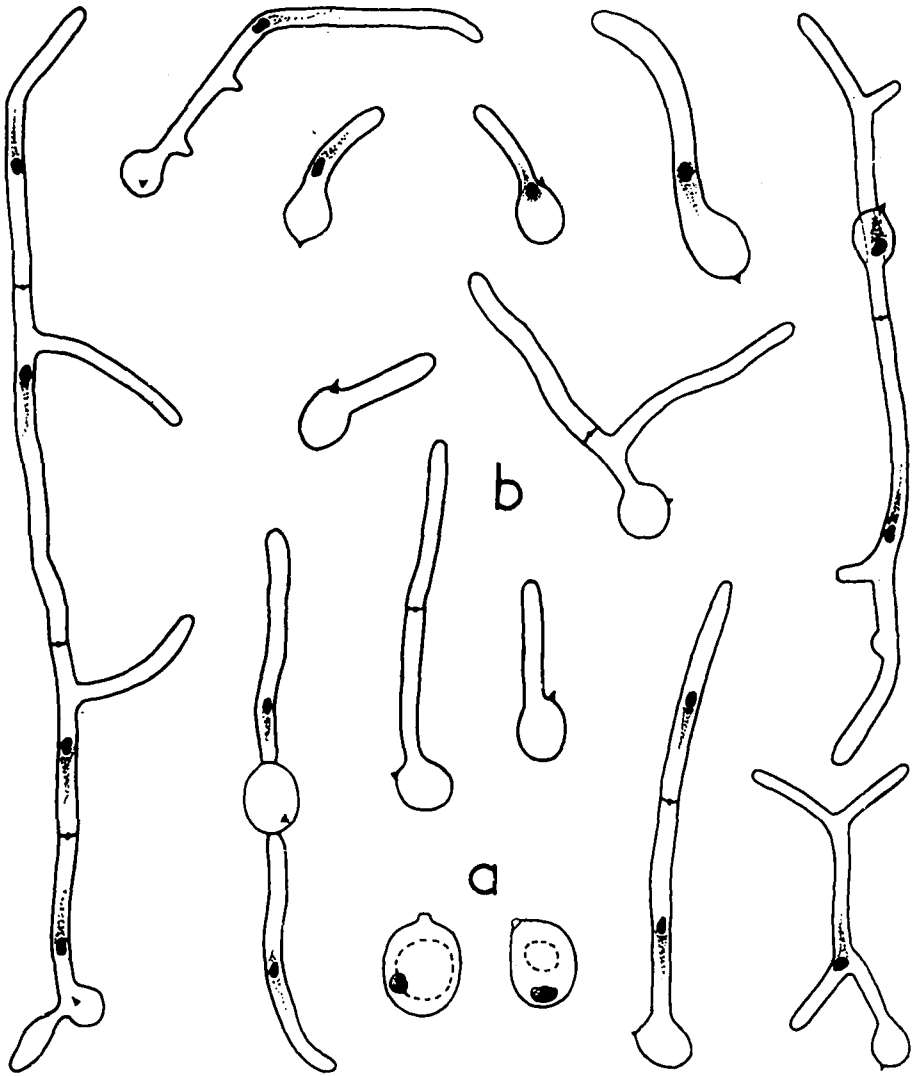
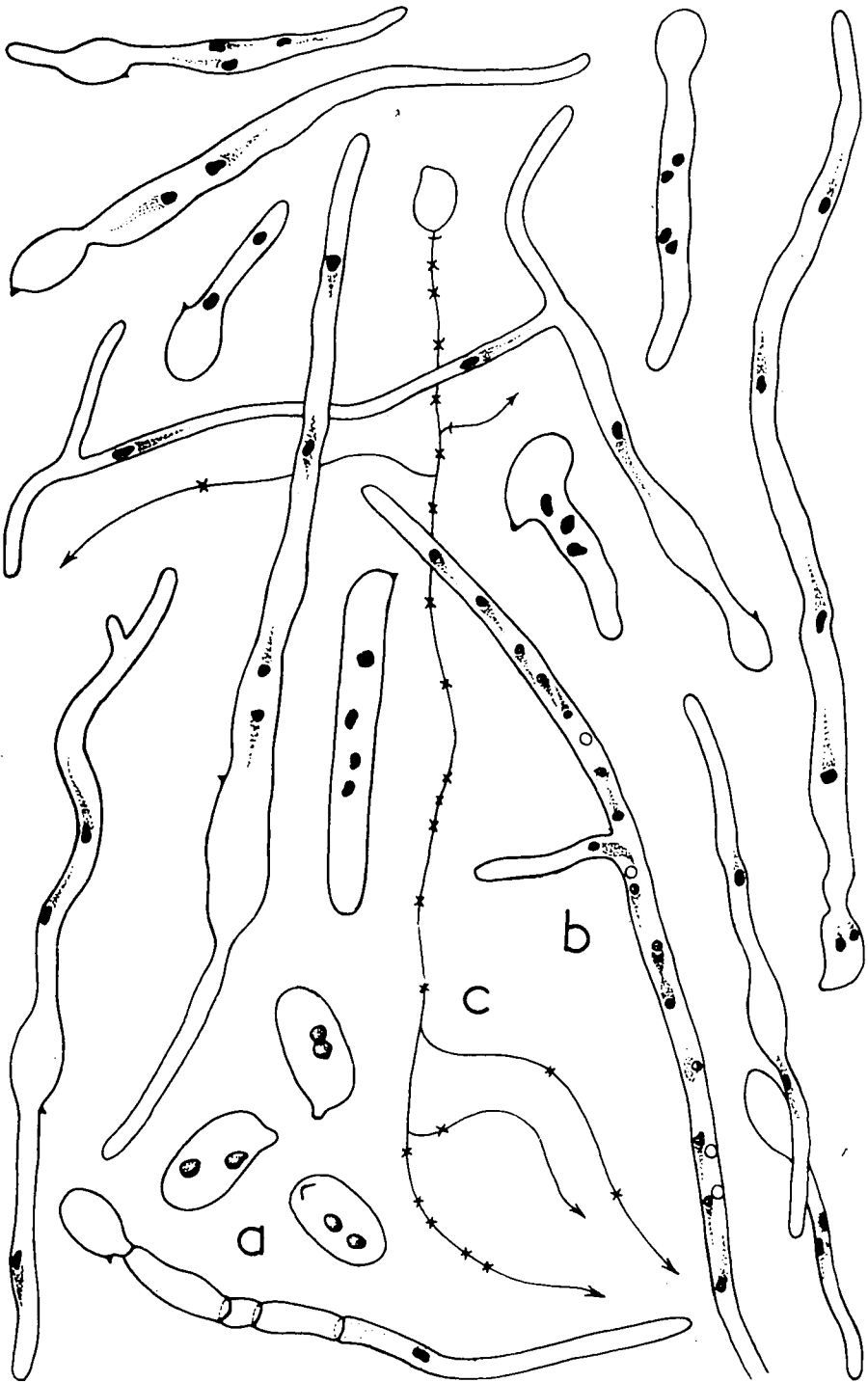
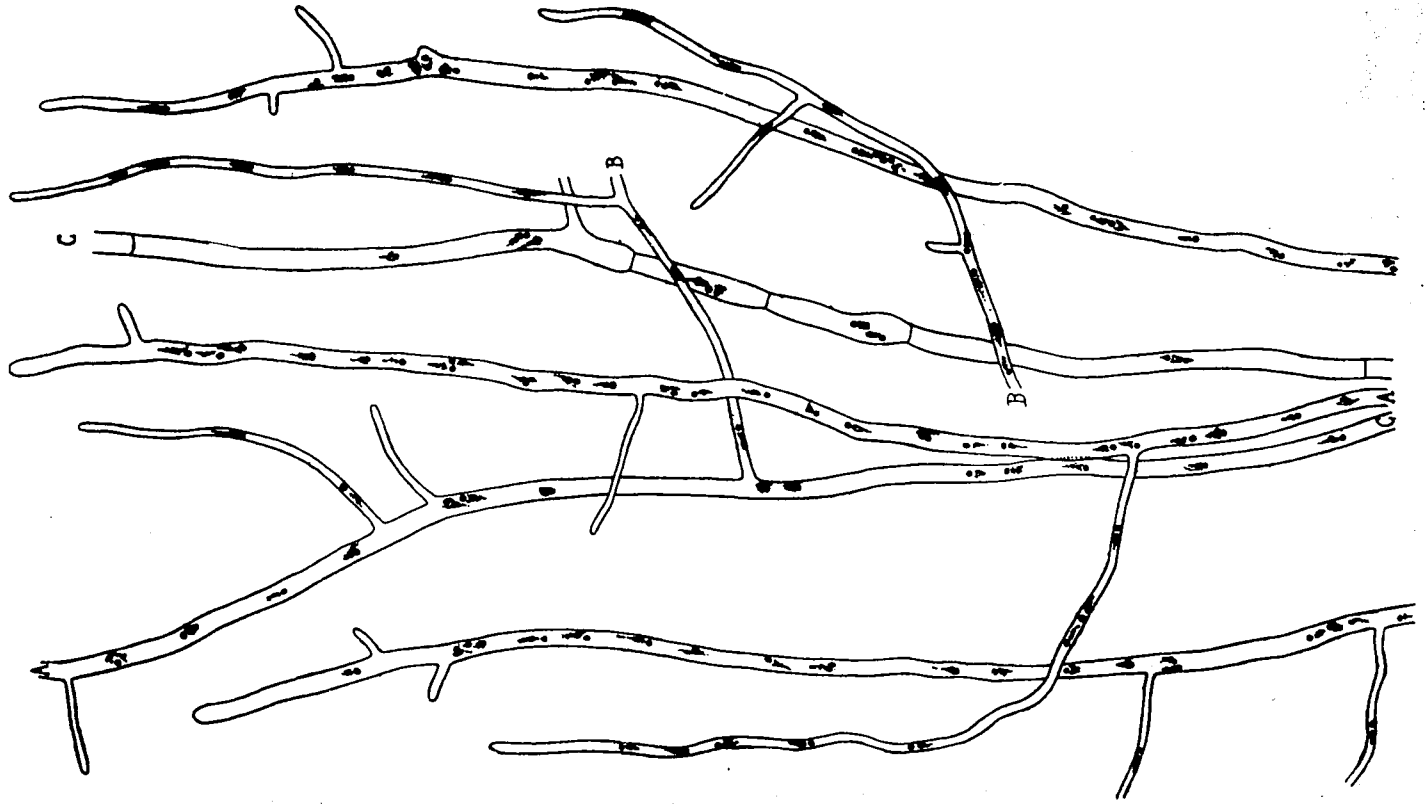


Fig. 11. — *Lentinellus castoreus* (d'après FICHET). Spores mûres (a) et à divers stades de la germination (b). Remarquer que les articles de la germination sont uninucléés comme les spores.

Fig. 12. — *Lentinus adhaerens* (d'après FICHET). Spores (a) et diverses étapes de leur germination. Extrémité d'une hyphe de mycélium primaire (b). Schéma d'une germination très avancée (c); chaque noyau y est figuré par le signe × et chacune des très rares cloisons par le signe —. Remarquer que la spore qui renferme deux noyaux, germe en un mycélium où les noyaux se multiplient longtemps avant que n'interviennent de cloisonnements.





nombre de chromosomes que double la fusion de deux noyaux dans la baside jeune est ramené au nombre initial (réduction chromatique) lors des deux divisions du noyau de fusion qui précèdent la formation des spores : chez les *Ptéridophytes* que sont par exemple les Fougères, les spores naissent aussi par quatre à partir d'une même cellule mère dont le noyau subit deux divisions successives au cours desquelles a lieu la réduction chromatique. Chez les Fougères, lorsque la spore germe en prothalle, toute division nucléaire est régulièrement suivie de cloisonnement, ce qui fait que toutes les cellules issues de cette germination sont uninucléées, alors que chez ces autres *Ptéridophytes* que sont les Sélaginelles, l'ébauche du prothalle femelle issue de la germination (interne) de la macrospore est au début le siège d'une multiplication nucléaire sans cloisonnements ; ceux-ci ne surviendront qu'ultérieurement. L'intérêt de la comparaison réside dans le fait que tous les Botanistes considèrent les Sélaginelles comme plus évoluées que les Fougères et donc l'état cénocytique du produit de la germination de la spore comme plus évolué que l'état uninucléé.

B. DANS L'ENSEMBLE, LES CHROMOSPORES NOUS SEMBLERENT PLUS ÉVOLUÉS QUE LES LEUCOSPORES.

Cette opinion est basée sur trois types de considérations.

1°. FREQUENCE D'UNE ACCUMULATION DE CARACTÈRES SUPPOSÉS ÉVOLUÉS CHEZ LES CHROMOSPORES.

Concernant les chromosporés à spores roses que sont nos *Pluteales* il n'est guère discutable qu'il s'agisse de types évolués. La présence d'une endospore remarquablement différenciée dans toutes les espèces parle déjà en faveur de cette hypothèse ; la présence, sur la spore, de plis méridiens (*Clitopilus*) ou anastomosés en réseau (*Rhodophyllus*) parle évidemment dans le même sens, de même que le caractère inversé de la trame des lames des *Pluteus* et *Volvaria*.

Concernant notre ordre *Agaricales*, essentiellement constitué de chromosporés, plaident en faveur de l'idée qu'il s'agit de types évolués, outre la fréquence de différenciations de la paroi sporique, notamment de différenciations apicales, le fait que les spores sont binucléées dans la plupart des espèces, que les lames ne sont généralement pas décurrentes et que l'angiocarpie primaire semble bien y être de règle.

2°. DIVERSIFICATION MOINS GRANDE CHEZ LES CHROMOSPORES QUE CHEZ LES LEUCOSPORES À EFFETIFS COMPARABLES.

L'ensemble des Chromosporés est moins diversifié que celui des Leucosporés.

Les divers types de Chromosporés diffèrent les uns des autres par des caractères de la paroi sporique (pigmentation, architecture) et ces variations ont été largement utilisées à la délimitation des genres, mais une remarquable uniformité se manifeste déjà dès que l'on considère le contenu de la spore qui, chez les *Agaricales* tétrasporiques, semble constamment binucléé.

Les caractères du carpophore sont beaucoup moins diversifiés dans l'ensemble des Chromosporés que dans celui des Leucosporés. Les Chromosporés ne sont coriaces ou réviviscents que de façon tout à fait exceptionnelle (*Phaeoma-*

Fig. 13. — *Mycélium* primaire de *Flammula gummosa*. Les petites lettres A, B, C, permettent de rétablir la continuité d'hyphes que la trop grande longueur de celles-ci obligeait à rompre à cause du cadre du dessin. Remarquer que les articles terminaux renferment de très nombreux noyaux, c'est-à-dire que leur caractère cénocytique est très accentué.

rasmius) et, de toute façon, ne présentent pas d'articles à paroi franchement épaissie dans la chair. Aucune chromosporée ne laisse écouler à la cassure de latex opaque ou coloré et aucune ne possède d'articles sulfoaldéhyde-positifs dans quelque partie du carpophore que ce soit. La trame des lames n'est jamais divergente. Aucune partie de la paroi de la spore ne se colore en gris-bleu ou noirâtre par le choral iodé de Melzer. Par contre la paroi de la spore des chromosporés est toujours plus ou moins fortement cyanophile, au moins sur les spores immatures ou sur celles qui ont subi un traitement potassique les décolorant plus ou moins.

Dans l'ensemble des champignons lamellés autres que *Boletales* et *Asterosporales*, SINGER (1975) distingue environ deux fois moins de genres chromosporés que de genres leucosporés, ce qui exprime bien la moindre diversification des Chromosporés. Celle-ci n'est pas due à un effectif en espèces inférieur à celui des Leucosporés ; le nombre d'espèces est du même ordre dans ces deux groupes, l'ensemble des Chromosporés étant même un peu plus nombreux en espèces que celui des Leucosporés. Dans le cadre de l'évolution des espèces, la faible diversification du carpophore des Chromosporés peut s'expliquer par une origine relativement récente de cet ensemble. Si les premiers Leucosporés sont apparus sur le globe avant les premiers Chromosporés, il n'est pas étonnant que l'ensemble des Leucosporés soit plus diversifié que celui des Chromosporés, car il a eu plus de temps pour évoluer ; si, malgré cela, l'effectif des Leucosporés n'est pas supérieur à celui des Chromosporés, c'est qu'au cours de la longue évolution des Leucosporés l'apparition de types nouveaux était accompagnée de l'extinction de types plus anciens. En 1977, lorsque nous avons évoqué ces considérations phylogénétiques, nous avons rappelé que ce sont en partie des faits de cet ordre (diversification moins grande à effectifs comparables) qui ont fait considérer que les *Dicotylédones gamopétales* sont apparues après les *premières Dialypétales* ; la dialypétalie apparaît comme un caractère de formes relativement primitives de *Dicotylédones*, autrement dit comme un *caractère primitif*, par opposition à la gamopétalie, qui serait un caractère évolué. Nous arrivons une fois de plus à l'idée que, chez les Champignons lamellés, l'absence de pigmentation des spores serait un caractère primitif, la coloration des spores, au contraire un caractère évolué.

3°. L'ENSEMBLE DES TROIS ORDRES TRICHOLOMATALES, AGARICALES ET PLUTEALES NE TOUCHE DE FAÇON FRAPPANTE AUX APHYLOPHORALES QU'AU NIVEAU DU PREMIER DE CES ORDRES, C'EST À DIRE DE CELUI QUI EST ESSENTIELLEMENT FORME DE TYPES LEUCOSPORES.

Le fait que les *Dicotylédones* touchent aux *Monocotylédones*, non au niveau des *Gamopétales*, mais bien au niveau des *Dialypétales* est évidemment un argument en faveur de l'idée que les *Dialypétales* renferment des types plus primitifs que les *Gamopétales*.

PATOUILLARD unissait dans un grand ensemble qu'il appelait *Aphyllophoracés*, les champignons sans lames qui ont une baside construite comme celle des champignons à lames (ses *Agaricacés*). Il est clair que, de nos trois ordres *Tricholomatales*, *Agaricales* et *Pluteales*, celui qui paraît le plus proche des *Aphyllophoracés* de PATOUILLARD est celui des *Tricholomatales*. Qu'il suffise de rappeler ici que les affinités entre les *Tricholomatales* que sont les *Lentinus* avec les champignons mésopodes, mais porés, que sont les *Leucoporus* de QUÉLET, sont tellement étroites que finalement (1975) SINGER a placé les *Leucoporus* (qu'il appelle *Polyporus*) avec les champignons lamellés, et non avec les *Aphyllophoracés* de PATOUILLARD.

LES GRANDES LIGNES DE LA CLASSIFICATION DES AGARICALES *SENSU STRICTO*

I. INTRODUCTION ET DONNEES GENERALES SUR LES AGARICALES *SENSU STRICTO*.

A. LA PAROI DE LA SPORE.

1°. LA PIGMENTATION DE LA SPORE.

Le microscope ayant appris que la spore des Agaricales chromosporées ne doit sa couleur qu'à sa paroi, nous traiterons, sous ce titre, non seulement de la pigmentation de la spore telle qu'elle se présente sous le microscope, mais également de la couleur de la sporée.

a. La couleur de la sporée.

On se souvient que, dans son énorme genre *Agaricus*, FRIES distinguait plusieurs séries uniquement définies par la couleur de la sporée. L'ensemble des types chromosporés de notre ordre *Agaricales* comprend en particulier ses séries *Coprinarii* (sporée noire), *Pratelli* (sporée brun pourpre), *Dermini* (sporée plus ou moins ferrugineuse), plus quelques genres qui présentent des couleurs de sporées comparables, tels que *Coprinus* (sporée noirâtre) et *Cortinarius* (sporée ferrugineuse).

En fait, à l'intérieur de plusieurs de ces séries, la couleur de la sporée peut varier sensiblement d'une espèce à une autre et les limites entre les différentes séries ne sont pas toujours tranchées. FRIES s'en était parfaitement rendu compte. Dès *Epicr.* il distingue dans ses *Dermini* des espèces à spores ferrugineuses et des espèces à spores « fusco ferrugineis (subbrunneis) » ; il qualifiait les premières de *Eudermi*, les secondes de *Phaeoti*. La limite entre les *Phaeoti* et les *Pratelli* manque parfois de netteté puisque FRIES, qui, à partir de *Epicr.*, considérait *Ag. pediades* et *Ag. praecox* comme des *Phaeoti*, avait initialement (*Systema*) classé ces espèces dans la série *Pratelli*.

D'autres nuances ont été distinguées par FRIES dans la série *Dermini* : c'est ainsi que, dès *Epicrisis*, il remarque que ses *Flammules* de la section *Sapinei* ont la sporée ocracée-fauve, et que, dans *Hymenomycetes europaei*, il précise que la sporée des *Hebeloma* est subargillacée.

Bien que FRIES ait écrit (*Epicr.*) qu'il est extrêmement facile de reconnaître la couleur des spores en laissant celles-ci se déposer un petit nombre d'heures sur support blanc ou noir, il semble peu probable qu'il ait systématiquement procédé de cette façon ; sans doute se contentait-il souvent d'estimer la couleur des spores en examinant les lames ; comment expliquer autrement que les indications qu'il a données à ce sujet pour le genre *Cortinarius* et pour ses grandes coupures ou sections de coupures de *Dermini* ne soient pas valables pour toutes les espèces de ces coupures ou de leurs sections ?

Dans les lignes qui suivent nous précisons « en codes » quelques observations personnelles sur la couleur de la sporée de divers *Dermini* et *Cortinarius*. La couleur de la sporée pouvant rapidement varier dès qu'elle a été soustraite à l'atmosphère saturée dans laquelle s'est effectué le dépôt, nous abandonnons la sporée à l'air libre pendant une heure ou deux avant d'en déterminer la couleur. Nous ne travaillons jamais sur de vieilles sporées, leur teinte pouvant être notablement différente de celles de sporées fraîchement recueillies.

Considérons d'abord le genre *Cortinarius*. Si, dans le *Systema*, FRIES en disait les spores ocracées, dans *Epicr.* il indique : « sporidiis supra lamellis cinnamomeis, sed sicca et in charta delapsa subochracea ».

En accord avec MOSER (1951) nous avons reconnu que la couleur de la sporée peut varier très notablement d'une espèce à une autre de ce genre. Selon nous les couleurs les plus répandues peuvent être désignées par les étiquettes : « umbrinus » ou « cinnamomeus », ou, en codes, par Mu. 7.5 YR 5/6 ou 5 YR 5/6 = K. 128 ou 108 = Expo. 54 E ; chez certaines espèces la sporée tire davantage sur fauve ou ocre, par exemple brun-ocre, Mu. 7.5 YR 5/8 = K 152 = Expo. 64 D ; chez d'autres elle est d'un brun plus foncé, les teintes les plus foncées pouvant être étiquetées « badius », « castaneus » ou, en français, chocolat, Mu. 5 YR à 2.5 YR 4/5 à 3/4 = K. 80 + 85 = Expo. 22 H.

En compulsant les notes inédites de R. MAIRE, on arrive à des conclusions analogues. Les couleurs les plus fréquentes sont K 108 et surtout K 128, couleurs dites brun rouillé par ce Mycologue. MAIRE qualifiait d'ocracé rouillé une sporée voisine de K 132, et de chocolat des sporées allant de K 103 à 83.

Désignant par I la teinte blanchâtre de la sporée de *Leucocortinarius bulbiger*, MOSER (1951) a groupé les couleurs de sporées des Cortinaires du sous-genre *Phlegmacium* autour de 6 jalons, numérotés de II à VII et définis par référence aux Codes de KLINCKSIECK - VALETTE et de SÉGUY. La tentative que nous avons faite de transposer ces indications en code de MUNSELL a donné les résultats suivants. De II à VII, les couleurs sont de plus en plus foncées. II = 8/ ; III = 7/ ; IV = 6/ ; V = 5/ ; VI = 5/ à 4.5/ ; VII = 4/. Comme il est de règle dans le système des couleurs de MUNSELL, plus la couleur est foncée, plus elle s'éloigne du jaune pour se rapprocher du rouge. II se code de 10 YR à 7.5 YR ; III, IV et V se codent en 7.5 YR ; VI se code autour de 5 YR ; VII se code de 2.5 YR à 10 R. Comme il est de règle dans le Système de MUNSELL, les couleurs très foncées sont toujours des couleurs rabattues. III et IV = /8 ; V et VI = /6.5 ; VII = /5. La couleur II constitue une exception remarquable car, bien qu'étant la plus claire, elle est aussi la plus rabattue, en /4. Il est probable que MOSER a travaillé sur des sporées moins épaisses que les nôtres, car, dans l'ensemble, les couleurs que nous avons relevées en code de MUNSELL peuvent être plus foncées, de 6/ à 3/ (au lieu de 8/ à 4/), et plus rabattues, de /8 à /4 (au lieu de /8 à /5).

Dans le genre *Galerina*, au sens large où nous le prenons ici, les sporées ont souvent des couleurs proches de celles que l'on rencontre chez les Cortinaires. La gamme des tonalités est du même ordre dans ces deux coupures, où l'on rencontre fréquemment Mu. 7.5 YR 5/6 à 4/4 ou 5 YR 4/4 = K. 128-108 = Expo. 68 E, 54 E F. Toutefois K. 109 est une couleur très répandue chez les *Galerina* que nous avons rarement notée chez des Cortinaires. C'est seulement dans des cas relativement rares que la gamme des tonalités semble s'étendre davantage vers le jaune (10 YR) chez des *Galerina* et vers le rouge (2.5 YR) chez des Cortinaires. Dans le genre *Galerina* l'écart entre les couleurs relativement claires et les couleurs foncées, Mu. 6/ à 4/, et l'écart entre les couleurs vives et les couleurs rabattues /8 à /4, sont du même ordre que dans le genre *Cortinarius*.

Dans le genre *Hebeloma* la gamme des variations de couleurs est moins étendue que chez les Cortinaires. D'abord les couleurs sont toujours relativement foncées, en Mu. 6/ à 4/, et jamais vives, en Mu. /6 à /4. Ensuite, en ce qui concerne les tonalités, la gamme des couleurs des *Hebeloma* est plus décalée vers le jaune, ce qui se traduit notamment par le fait que, chez les *Hebeloma*, les couleurs allant de Mu. 7.5 à 10 YR sont fréquentes, celles en 5 YR très rares, alors que chez les Cortinaires, où les couleurs en 5 YR sont fréquentes, nous n'en avons jamais trouvé en 10 YR. Dans le même ordre d'idées on peut noter qu'il est assez fréquent, chez les *Hebelomes*, que la couleur de la sporée tire

plus ou moins vers K. 133 (intermédiaire entre cette couleur et K. 153 ou 128), ce que nous n'avons jamais remarqué chez des Cortinaires. Expo. 64 E et 68 E sont des couleurs plus fréquentes chez les *Hebeloma* que chez les Cortinaires, alors que c'est l'inverse pour 54 E, F; des couleurs aussi rouges que celles situées au-dessous de Expo. 54, que l'on rencontre chez certains Cortinaires, n'ont jamais été notées par nous chez des Hébélomes.

Dans l'ensemble des Pholiotés lignicoles, non hygrophanes, et des Flammules, les couleurs de sporées peuvent être fort différentes d'une espèce à une autre.

Nous avons rappelé plus haut que, pour FRIES, un caractère essentiel de la section *Sapinei* des *Flammula* est la couleur ocre ou fauve de la sporée. Ne considérant ici que les *Sapinei* les plus typiques, les espèces à spores ornées que l'on place actuellement dans le genre *Gymnopilus*, nous pouvons confirmer que *G. penetrans* (que nous n'arrivons pas à distinguer nettement de *G. hybridus*) a une sporée de cette couleur, que nous avons qualifiée d'ocre rouillé, et qui correspond à Mu. 10 à 7.5 YR 7/10, 6/10 = K. 152, 151 = Expo. 58 C. Mais dans cette autre *Sapinei* qu'est *G. liquiritiae*, voisine de *penetrans* par ses spores verruqueuses, la sporée est d'une couleur fort différente, brun foncé, Mu. 5 YR 4/4 (6/4 en masse peu épaisse) = K. entre 105 et 109 = vers Expo. 64 H en plus rouge-brun. *G. bellulus* et *spectabilis* qui ont, comme les deux espèces précédentes, les spores verruqueuses qui les ont fait ranger dans le même genre *Gymnopilus*, ont des sporées de couleurs intermédiaires : *G. bellulus* a la sporée ocre foncé, entre 10 et 7.5 YR 6/6, vers K. 152 (+ 128), vers Expo. 56 D dilué ; *G. spectabilis* a une sporée entre Mu. 7.5 et 5 YR 5/8 = vers K. 127-108 = Expo. vers 58 — 56 E.

Nous n'avons trouvé que des sporées brunes chez les Flammules autres que les *Sapinei* (conformément aux assertions de FRIES) et chez les Pholiotés lignicoles à spores lisses, des couleurs similaires se retrouvant d'ailleurs dans ces deux ensembles. Il est certain que, dans un grand nombre de ces espèces, la sporée est, non seulement brune, mais encore de couleur sale, comprise entre 10 et 7.5 YR 4 à 5/4, rappelant celle de plusieurs *Hebeloma* par la relative fréquence de la couleur K. 133, seule ou mêlée d'autres couleurs (144, 143, ou 109), allant de Expo. 72 à 54, ce qui les oppose clairement à diverses espèces du genre *Gymnopilus*, dont la sporée est de couleur plus vive. Mais il est non moins certain que, parmi les Flammules et les Pholiotés lignicoles, se trouvent des espèces à spores lisses dont la sporée est de couleur plus propre. Ainsi la sporée de *Pholiota lucifera* est d'un beau jaune d'ocre, seulement un peu rembruni (fauve), Mu. 7.5 à 5 YR 5/8, 5/6 = K. 128-127-108-103 = Expo. 56-58 E, se rapprochant de celle du *Gymnopilus spectabilis*, et la sporée de *Pholiota (Flammula) spumosa* est d'un brun assez foncé, mais non sale, Mu. 5 YR 5/4, 4/4 = K. 108 (+ 88) = Expo. 43 E, c'est-à-dire de teinte proche de celle de *Gymnopilus liquiritiae*.

Chez les *Agrocybe*, qui sont des *Phaeoti* caractérisés, la sporée se code de 5 YR à 7.5 YR 3 à 4/3 à 4.

La sporée des *Inocybe* est de couleurs comparables (5) 7.5 (10) YR 4/ (3) à 4.

Comme l'on voit, la couleur de la sporée des *Dermini* constitue un caractère spécifique intéressant, qui a été trop négligé par nombre d'auteurs. Du fait de la variation parfois importante de la couleur de la sporée à l'intérieur d'un même genre, cette couleur peut difficilement être utilisée pour distinguer les genres les uns des autres. En fait certaines couleurs semblent se retrouver dans des genres fort variés de *Dermini* : citons par exemple Mu. 7.5 YR 5/6 (brun

cannelle) à 4/4 (ombre) = K. 128 à 109 = Expo. 68 E, 64 E, 54 E, F. Il ne faut cependant pas oublier que plus les sporées sont foncées, plus difficilement perceptibles sont les différences de tonalités qui les distinguent éventuellement. Dans le cas de sporées particulièrement foncées il est utile d'estimer la couleur, non seulement sur support blanc, mais également sur support noir, à condition de n'utiliser sur ce dernier type de support, que des sporées épaisses.

b. *La couleur de la spore vue sous le microscope et les modifications qu'elle subit en présence de certains réactifs.*

Sous le microscope la paroi sporique des *Dermini* étant plus claire que la sporée correspondante, d'éventuelles différences de tonalités sont parfois plus facilement perceptibles. Comme nous l'avons montré en 1935, il est intéressant de reconnaître si la coloration de la paroi observée dans l'eau se modifie ou non en présence d'ammoniaque ; nous avons fait remarquer que, chez les *Galerina* et les *Phaeocollybia*, la paroi roussit sensiblement en présence de ce réactif alors qu'elle reste d'un jaune miel relativement clair dans ces conditions chez les *Alnicola*. SINGER a bien noté que la couleur de la spore des *Cortinaires* fonce souvent en présence d'ammoniaque

Plus que chez les *Dermini*, le microscope est utile pour apprécier exactement la couleur de la spore des *Pratelli* ; il permet en effet de distinguer deux types de *Pratelli* : chez les uns la paroi de la spore est d'un brun plus ou moins foncé alors que chez d'autres elle est plus ou moins violette, au moins lorsqu'elle est fraîche. Dès 1889 SCHROETER avait remarqué la teinte plus ou moins violette de la spore fraîche de plusieurs *Stropharia*, *Hypholoma* et *Psilocybe*, violet vif chez *Stropharia semiglobata*, violet sale à brun-violet chez d'autres espèces, et il avait noté que la coloration violette est fugace et qu'elle passe ensuite au brun sale. Chez deux *Hypholoma* il dit la spore brun olive ; d'après nos observations, les spores franchement violettes sur le frais apparaissent brun-olive sur matériel d'herbier regonflé par l'ammoniaque. QUÉLET a aussi remarqué les différences de coloration de la paroi sporique des *Pratelli* suivant les espèces, mais, pas plus que SCHROETER, il n'en a tiré de conséquences systématiques. Nous nous étonnons que FAYOD n'ait pas remarqué les différences de coloration de la paroi sporique auxquelles il vient d'être fait allusion et dont l'intérêt systématique est très grand, comme nous l'avons souligné en 1936.

Seules des *Stropharieae* ont la paroi sporique plus ou moins violacée sur le frais ; la paroi sporique n'est jamais violette chez les *Coprinaceae* et les *Psalliotes*, où elle se montre d'un brun plus ou moins clair ou foncé sous le microscope. On comprend que FRIES, qui n'utilisait pas cet instrument, n'ait pas perçu ces importantes différences de pigmentation ; en effet, que la paroi sporique soit violette ou brun foncé, la sporée est si sombre qu'il est délicat d'apprécier les différences de tonalité.

Le microscope ne permet pas de déceler de différence fondamentale de coloration de la paroi sporique entre maints champignons à sporée noire qui constituent la série *Coprinatii* de FRIES et ceux de ses *Pratelli* dont la paroi sporique n'est pas violacée ; dans nombre de cas c'est apparemment une différence de concentration pigmentaire qui fait que la spore est brune sous le microscope et brun foncé à brun-pourpre en masse, ou bien noire, tant sous le microscope qu'en masse. Une coloration brune ou noire de la paroi sporique peut cependant être due à des pigments différents. En effet, comme nous l'avons montré en 1929, la couleur de la spore des *Coprinaceae*, telles que nous les avons conçues dans la « Flore analytique » et ici même, s'altère rapidement en

présence d'acide sulfurique, virant au gris ardoisé, alors que la couleur brune ou noire de la spore des *Panaeolus* et des *Psalliotes* résiste remarquablement dans ce réactif violent.

2°. L'ARCHITECTURE DE LA PAROI DE LA SPORE.

a. Remarques préliminaires.

Les clichés obtenus en microscopie électronique, à partir de coupes ultra-fines de spores, révèlent des détails si fins qu'on pense au premier abord qu'il ne faut pas espérer les voir en photonique. Chacun sait en effet que le pouvoir séparateur des meilleurs microscopes à lumière est relativement faible, 0,21 μm , ou, si l'on préfère, 210 nm. Mais si cela signifie que deux points séparés l'un de l'autre par une distance plus faible apparaîtront confondus en photonique, cela ne signifie pas qu'un point deviendra invisible en photonique dès que son diamètre se situera au-dessous de cette valeur. Le calcul a conduit à l'idée que si ce point se détache en noir sur fond éclairé, il ne cessera d'être visible que si son diamètre descend au-dessous de 35 nm environ et que si une ligne se détache en noir sur fond éclairé, elle ne cessera d'être visible que si son épaisseur descend en dessous de 2 nm. En 1974 CLÉMENTÇON a rappelé ces chiffres, donnés dans un ouvrage de FRANÇON (1967). L'expérience montre que des feuilletts de la paroi dont l'épaisseur, mesurée sur des clichés d'électronique, n'est que de 40 ou 50 nm, sont parfaitement visibles en photonique.

Concernant le traitement potassique, il ne faut d'ailleurs pas oublier que, sous l'action de la lessive de base forte, la paroi s'hydrate et gonfle, au moins au niveau de telle ou telle de ses couches constituantes, qui est alors plus épaisse que sur les clichés d'électronique, puisque ceux-ci ne donnent que l'aspect d'un matériel déshydraté.

Les différents constituants morphologiques de la paroi sont inégalement résistants aux lessives de bases fortes, ce qui fait qu'on les distingue mieux les uns des autres après action de la lessive ; alors que les constituants les plus résistants conservent après cette action un indice de réfraction élevé, les constituants les plus sensibles, qui gonflent davantage, perdent beaucoup de leur réfringence, car le gonflement s'accompagne d'une fixation d'eau.

La microscopie électronique ne distinguant les structures les unes des autres que par des différences de transparence ou d'opacité aux électrons ne nous renseigne, ni sur des différences d'indices de réfraction, ni sur des différences de sensibilité aux lessives de bases fortes. En examinant plus loin la structure des pores germinatifs, nous verrons que deux structures contiguës, que l'on distingue facilement en photonique après traitement potassique, à des différences d'indices de réfraction, peuvent sembler confondues en électronique lorsqu'elles sont également transparentes aux électrons.

Si l'on ajoute que divers constituants morphologiques de la paroi peuvent différer les uns des autres par leur coloration naturelle ou par des affinités vis-à-vis de certaines teintures, affinités sur lesquelles la microscopie électronique ne nous renseigne pas, on comprendra que la recherche d'une correspondance entre les structures révélées par le photonique et celles révélées par l'électronique soit parfois une entreprise délicate, voire peut-être chimérique pour certains détails de structure.

Ce qu'il faut surtout retenir c'est que microscopie photonique et microscopie électronique constituent deux moyens d'approche complémentaires.

b. Grandes lignes de l'architecture de la paroi sporique.

Au fur et à mesure que progressaient nos connaissances sur l'architecture

de la paroi sporique, surtout à partir de l'avènement de la microscopie électronique, le choix du terme **épispore** pour désigner l'une des couches de cette paroi apparaissait de moins en moins heureux, d'abord parce qu'on a reconnu que la couche baptisée épispore n'est jamais, du moins à l'origine, la couche la plus externe de la paroi, ensuite parce que, chez les espèces qui ne différencient pas d'endospore — et celles-ci sont fort nombreuses, particulièrement chez les *Tricholomatales* —, c'est même la couche la plus interne. C'est pourquoi Besson a proposé (1970 a) d'abandonner l'étiquette épispore pour désigner cette couche et de la remplacer par une étiquette ne préjugant pas de sa situation ; elle a proposé *sclérospore*, ce terme rappelant qu'il s'agit d'une couche qui, chez nombre d'espèces chromosporées d'*Agaricales*, peut être dure, rigide et cassante, comme on peut le constater lorsqu'on écrase la spore par percussion sur la lamelle couvre-objet.

L'épispore ou sclérospore est souvent considérée comme l'enveloppe fondamentale de la spore parce qu'on la retrouve chez toutes les espèces d'*Hyménomycètes*, et toujours sous un aspect relativement uniforme en électronique par transmission, de toute façon beaucoup moins variable d'une espèce à une autre que celui de l'enveloppe qui l'entoure. L'épispore est toujours plus ou moins opaque aux électrons.

Chez certaines espèces on observe, à sa limite externe, un très mince feuillet particulièrement opaque ; MELENDEZ-HOWELL, qui a découvert ce dernier chez des espèces à spores lisses (1967), l'appelait *exospore* ; c'est ce même feuillet que CAPELLANO et KÜHNER ont appelé **leptotunica** chez les *Pluteales* (1975).

Contrairement à l'épispore, l'**endospore** n'est pas une enveloppe constante chez les *Agaricales* ; certaines espèces n'en édifient jamais. Comme l'ont montré MELENDEZ-HOWELL (1967) et PERREAU-BERTRAND (1967), l'endospore est plus transparente aux électrons que l'épispore qui l'entoure. Dans la plupart des *Agaricales* ce caractère permet de délimiter franchement ces deux enveloppes l'une par rapport à l'autre.

CLÉMENÇON a montré (1970, 1973) que l'épispore des Cortinaires et de plusieurs autres *Agaricales* n'est pas uniformément opaque aux électrons, que son opacité d'ensemble est due à la présence de fines particules opaques suspendues dans une substance transparente, et que leur endospore n'est pas, à ce point de vue, fondamentalement différente de l'épispore ; simplement les particules opaques sont beaucoup plus dispersées dans l'endospore (Fig. 14), d'où la transparence d'ensemble de cette enveloppe. Cet auteur appelle *tunica* une couche qui, comme l'épispore des *Rhodophyllus*, semble uniquement formée de substance opaque (substance « tunicale »), et *corium* une couche endosporique qui serait uniquement formée de substance transparente (substance « coriale »). Chez les Cortinaires, il n'y aurait, selon lui, ni *tunica* ni *corium*, mais ce qu'il appelle une *coriotunica*, pour exprimer sa constitution mixte.

Il faut reconnaître que, dans nombre de clichés d'électronique consacrés par divers auteurs à des *Agaricales*, cette hétérogénéité du matériau épisporique n'apparaît pas, ce matériau semblant d'une opacité uniforme ; ceci pourrait évidemment n'être qu'une apparence due au fait que les particules dispersées seraient trop petites pour être discernables, même en microscopie électronique.

Si, dans plusieurs Cortinaires, l'endospore paraît assez brutalement limitée en électronique vis-à-vis de l'épispore, dans d'autres il n'en est pas de même ; dans la *coriotunica* de certaines espèces CLÉMENÇON a pu distinguer jusqu'à 4 couches d'opacité progressivement décroissante de la plus externe à la plus

interne. De telles observations parlent en faveur de l'idée qu'épispore et endospore, ou coriotunica et corium, ne sont que des différenciations plus ou moins tranchées dans un même ensemble que BESSON-ANTOINE et KÜHNER (1972 a) ont proposé d'appeler **eusporium**.

L'épispore est souvent moins résistante que l'endospore aux lessives de bases fortes (K. 1973). Il n'est pas rare en effet que le traitement potassique gonfle l'épispore en abaissant son indice de réfraction, lorsque des spores ainsi traitées sont transportées dans une solution diluée d'acide acétique (10 %), l'épispore se comporte de façons variées selon les espèces; dans certaines elle se dégonfle; dans d'autres, les Lépiotes de la section *Procerae* par exemple, elle gonfle davantage; chez ces Lépiotes un traitement des spores par une lessive de potasse n'est pas indispensable pour provoquer le gonflement de l'épispore; on obtient facilement celui-ci en traitant les spores successivement

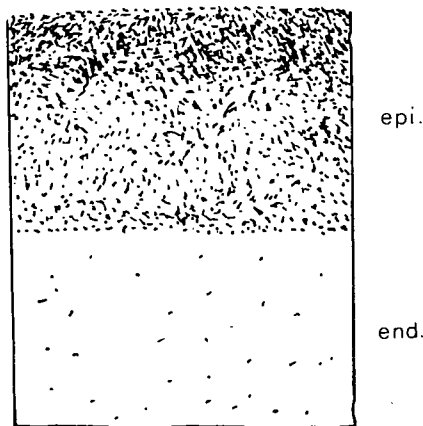
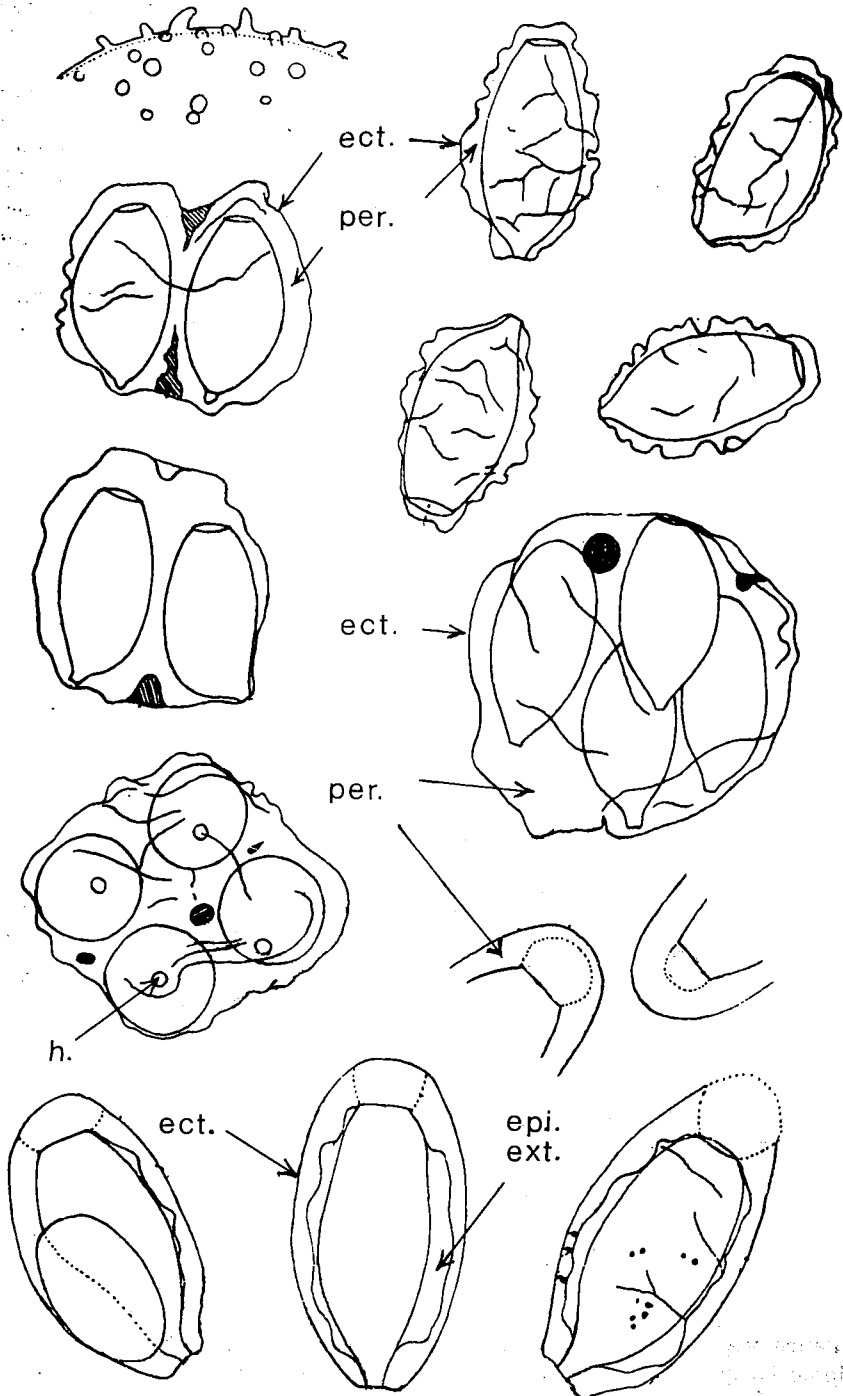


Fig. 14. — *Infrastructure de la coriotunica des Cortinaires*. Schéma inspiré des clichés d'électronique de CLÉMENÇON montrant que le matériau de cet ensemble est hétérogène; on y voit de fines particules opaques (substance tunicale de CLÉMENÇON) en suspension dans un milieu transparent (substance coriale de CLÉMENÇON); remarquer que la suspension de particules opaques est beaucoup plus dense dans la partie de la coriotunica que nous appelons *épispore* (epi.) que dans celle que nous appelons *endospore* (end.).

par l'ammoniaque puis par l'acide acétique (LOCQUIN, 1943). Il est possible que la résistance relativement faible de l'épispore vis-à-vis des bases ou des acides soit due au fait qu'elle comporte de la substance tunicale, car la partie de l'épispore des *Procerae* qui gonfle le plus à la suite du traitement ammoniacocacétique est la partie externe, qui est précisément la partie la plus opaque aux électrons.

Plus l'épispore gonfle en abaissant son indice de réfraction, plus l'endospore devient frappante; après traitement potassique cette dernière frappe par sa réfringence très forte par rapport à celle de l'épispore qui l'entoure.

Même en gonflant l'épispore au maximum, nous ne l'avons jamais vue, chez les *Agaricales*, se détacher de l'endospore, comme il est de règle chez les *Pluteales*.



A l'*eusporium*, constitué par l'épisporie ou, lorsqu'il y a une endospore, par l'ensemble épi- + endospore, BESSON-ANTOINE et KÜHNER (1972 a) ont opposé ce qu'ils appelaient **myxosporium**, qui correspond à l'ensemble enveloppant l'eusporium. Le vocable myxosporium a été choisi pour rappeler que cet ensemble a une consistance initialement mucilagineuse, qui permet aux spores de coller au support sur lequel elles tombent ou de se coller ensemble. De beaux clichés d'électronique par transmission consacrés par CLÉMENÇON à des Cortinaires, montrent que, dans la zone de contact entre deux spores collées ensemble, leurs myxosporiums respectifs confluent littéralement l'un avec l'autre. Les confluences entre myxosporiums de spores arrivées en contact à un stade convenable de leur développement peuvent être beaucoup plus spectaculaires, les eusporiums de plusieurs spores pouvant se trouver enrobés dans une enveloppe myxosporiale finalement commune ; la Fig. 15 relative à *Coprinus narcoticus*, qui n'est que la reproduction d'un dessin publié par nous ici même (*Annales*) en 1934, illustre ce cas extrême.

Chez les espèces à spores lisses le myxosporium comprend les deux couches que MELENDEZ-HOWELL et PERREAU-BERTRAND ont vues en électronique par transmission, qu'elles ont appelées **périspore** et **ectospore**, et qui se poursuivent tout autour de la spore, souvent sans changer sensiblement d'épaisseur, sauf parfois au sommet.

Telle que comprise par ces auteurs la périspore des espèces à spores lisses est une couche transparente aux électrons, souvent limitée extérieurement par un feuillet opaque, fréquemment d'une ténuité extrême, l'**ectospore**, qui se trouve à la surface de la spore. Chez les espèces à spores lisses les termes *tectum* et *sporothecium* employés par CLÉMENÇON (1970), correspondent respectivement aux vocables périspore et ectospore tels que compris par MELENDEZ et PERREAU (1967).

Dans la partie jeune d'une hyphé mycélienne, l'électronique permet de reconnaître trois couches qui sont respectivement comparables, par leurs situations respectives, leur épaisseur et par leur transparence ou leur opacité aux électrons, à l'épisporie, à la périspore et à l'ectospore ou sporothecium ; il est donc indiqué de posséder des termes plus généraux que ceux auxquels nous ont habitués les spécialistes de la paroi sporique. Pour modifier le moins possible les termes utilisés pour la spore, nous proposons *épistratum*, *péistratum* et *ectostratum* ; l'endospore est alors un *endostratum* (KÜHNER, 1976). L'endostratum est beaucoup plus rare dans les hyphes que dans les spores ; pourtant les articles à paroi épaisse du revêtement piléique de *Phaeomarasmius horizontalis* nous ont montré un endostratum indiscutable, bien caractérisé, notamment par sa forte réfringence après traitement potassique (loc. cit.).

Fig. 15. — *Coprinus narcoticus*. En haut à gauche, portion d'une cellule sphérique du *voile universel*, montrant les diverticules de la paroi qui font que ces cellules sont « en brosse ». Tous les autres croquis se rapportent à des spores d'*exsiccata*. On reconnaît le matériel observé dans l'ammoniaque au fait que l'ectospore (ect.) est fripée ; c'est le cas par exemple pour les 4 spores figurées en haut et à droite sur lesquelles on remarquera que l'ectospore (ect.) et la périspore (per.) passent nettement au-dessus du pore germinatif. Plusieurs figures montrent 2 ou 4 spores enrobées dans une périspore et dans une ectospore qui leur sont communes ; 3 d'entre ces figures montrent les spores par le côté, la quatrième les montre par l'extrémité hilaire (h). Les croquis du bas de la figure représentent des spores isolées observées dans l'acide sulfurique ; la périspore (per.) est mieux gonflée que par l'ammoniaque de sorte que l'ectospore (ect.) n'est plus fripée. Remarquer la sortie d'une vésicule (limitée en pointillé) par le pore germinatif et le gonflement d'un feuillet externe de l'épisporie (ep. ext.) qui est totalement invisible dans l'ammoniaque.

En utilisant la microscopie électronique par transmission, CAPELLANO a montré que, chez les *Inocybe* à spores ornées, la périspore est, comme l'épispore, une couche d'épaisseur uniforme tout autour de la spore ; les ornements sont simplement dus à ce que l'ensemble de ces deux enveloppes est comme cabossé au niveau de chaque ornement ; la surface interne de la paroi sporique montre donc, sous chaque ornement, une concavité d'autant plus profonde que celui-ci est plus élevé (Fig. 16).

Dans tous les autres genres d'*Agaricales*, lorsqu'il y a des ornements, il s'agit de verrues pleines, qui sont des différenciations de la seule périspore, comme nous allons le voir dans le paragraphe qui suit.

Des observations en photonique ont montré que, chez ces *Agaricales*, les ornements sont beaucoup plus sensibles au traitement potassique que les enveloppes sous-jacentes, de sorte que, pour une durée convenable d'action de la lessive alcaline ils sont seuls éliminés.

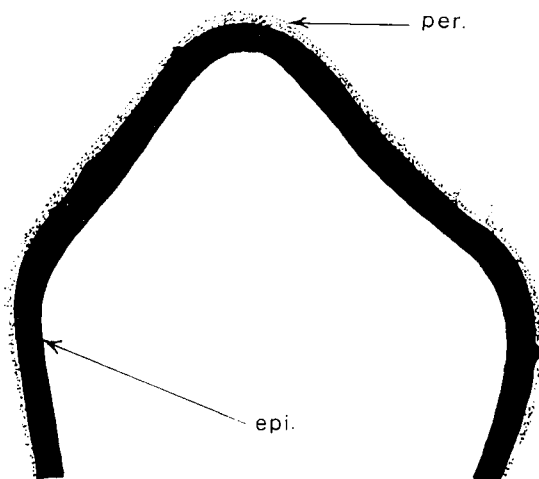


Fig. 16. — Partie de la paroi sporique d'un *Inocybe* à spores gibbeuses, pour montrer que l'ornementation correspond seulement à une déformation de l'ensemble : périspore (per.) + épispore (epi.), sans épaissements localisés de l'une et de l'autre de ces enveloppes. (D'après un cliché d'électronique inédit de CAPELLANO).

c. Le *Myxosporium* et l'ornementation des spores.

= LES DIFFÉRENTES COUCHES DU MYXOSPORIUM ET L'ORIGINE PÉRISPORIQUE DES ORNEMENTS DES *Agaricales*.

Avant l'utilisation de la microscopie électronique, les ornements pleins des spores d'*Agaricales*, ont souvent été considérés comme des productions de l'épispore ; en 1935 nous émettions cependant l'opinion que les ornements de la spore des *Galerina* naissent d'une couche extérieure à l'épispore.

Les recherches de microscopie électronique, sur coupes ultrafines, ont montré que, d'une façon très générale, les ornements pleins des spores d'*Agaricales* ne sont effectivement pas nés de l'épispore, mais d'une couche située en dehors d'elle. Ceci a été tout d'abord démontré par PERREAU (1967) et amplement confirmé depuis pour nombre d'espèces, notamment par CLÉMENÇON (1970, 1973) et BESSON (1971, 1972).

Ce consensus est malheureusement masqué par le fait que ces auteurs ont

adopté des terminologies différentes ; c'est ainsi que les ornements des *Agaricales*, rattachés à l'exospore par PERREAU, l'ont été à l'épitudica par CLÉMENÇON, à la périspore par BESSON et nous-même. A vrai dire, même en se limitant aux *Agaricales* à spores ornées, les termes que nous venons d'évoquer ne sont pas exactement synonymes, comme nous allons le voir sur un exemple précis, celui des Cortinaires.

Concernant l'aspect en microscopie électronique, sur coupes ultrafines, de la paroi sporique et de ses ornements, le genre *Cortinarius* est certainement l'un des mieux connus grâce aux belles recherches de CLÉMENÇON (1973). Selon cet auteur (Fig. 17), si les ornements des Cortinaires sont opaques aux électrons, leur opacité est au maximum dans leurs parties superficielles (*mucostatum*) ; elle diminue plus ou moins brusquement vers leurs parties profondes (*cerostatum*). L'ensemble des ornements repose sur une couche transparente, le *podostratum*, enveloppe d'épaisseur faible et uniforme, qui se continue tout autour de la spore, juste en dehors de l'épispore ; les ornements ne sont pas parfaitement séparés les uns des autres, *mucostatum* et *cerostatum* se continuant de l'un à l'autre suivant une couche très mince, tapissant le *podostratum*.

CLÉMENÇON appelle *épitudica* la couche qui comprend le *podostratum* et les ornements. Dans certaines espèces de Cortinaires il a nettement mis en évidence, en dehors de l'épitudica, une pellicule opaque, continue tout autour de la spore, pellicule qu'il appelle *sporothecium*. Les ornements de la spore supportent ce *sporothecium* comme des colonnes supporteraient un plafond ; il est fréquent qu'au sommet des ornements le *sporothecium* ne puisse être distingué du *mucostatum* sur lequel il est appliqué, car il a la même très grande opacité que lui ; le fait que l'on rencontre parfois, sur des coupes, des places où le *sporothecium* est décollé du sommet des piliers ornementaux, démontre son individualité. Il est plus individualisé vis-à-vis du *mucostatum* que celui-ci ne l'est vis-à-vis du *cerostatum*. Selon CLÉMENÇON, dans la couche limitée par le *sporothecium* et le *podostratum*, l'espace qui semble vide entre les ornements est originellement rempli par un mucilage provenant de la gélification locale de l'épitudica.

En 1967, c'est-à-dire sept ans avant la publication de CLÉMENÇON, PERREAU a donné les premiers clichés d'électronique de coupes ultrafines de spores de Cortinaires. Bien que ses clichés n'aient pas la netteté et le piqué de ceux de CLÉMENÇON, on reconnaît facilement sur certains d'entre eux, comme par exemple celui consacré à *Cortinarius praestans* (Pl. XV, fig F), les différents constituants morphologiques de la paroi individualisés par CLÉMENÇON chez d'autres espèces du même genre, ce qui permet d'établir des correspondances sûres entre les terminologies de ces deux auteurs.

Il est évident que le *sporothecium* de CLÉMENÇON correspond à l'*ectospore* de PERREAU et que l'*épitudica* de CLÉMENÇON correspond à l'ensemble de l'*exospore* et de la *périspore* de PERREAU. L'*exospore* de ce dernier auteur comprend une couche basale continue, enveloppant la partie externe opaque de l'épispore, couche basale qui correspond, au moins en partie, au *podostratum* de CLÉMENÇON, et, en outre, les ornements. PERREAU appelle *périspore* la substance transparente située entre les ornements.

Comme PERREAU et comme CLÉMENÇON nous rattachons la couche basale continue (*podostratum*) à la même enveloppe que les ornements, mais nous appelons cette enveloppe *périspore* et non *exospore* (PERREAU) ou *épitudica* (CLÉMENÇON).

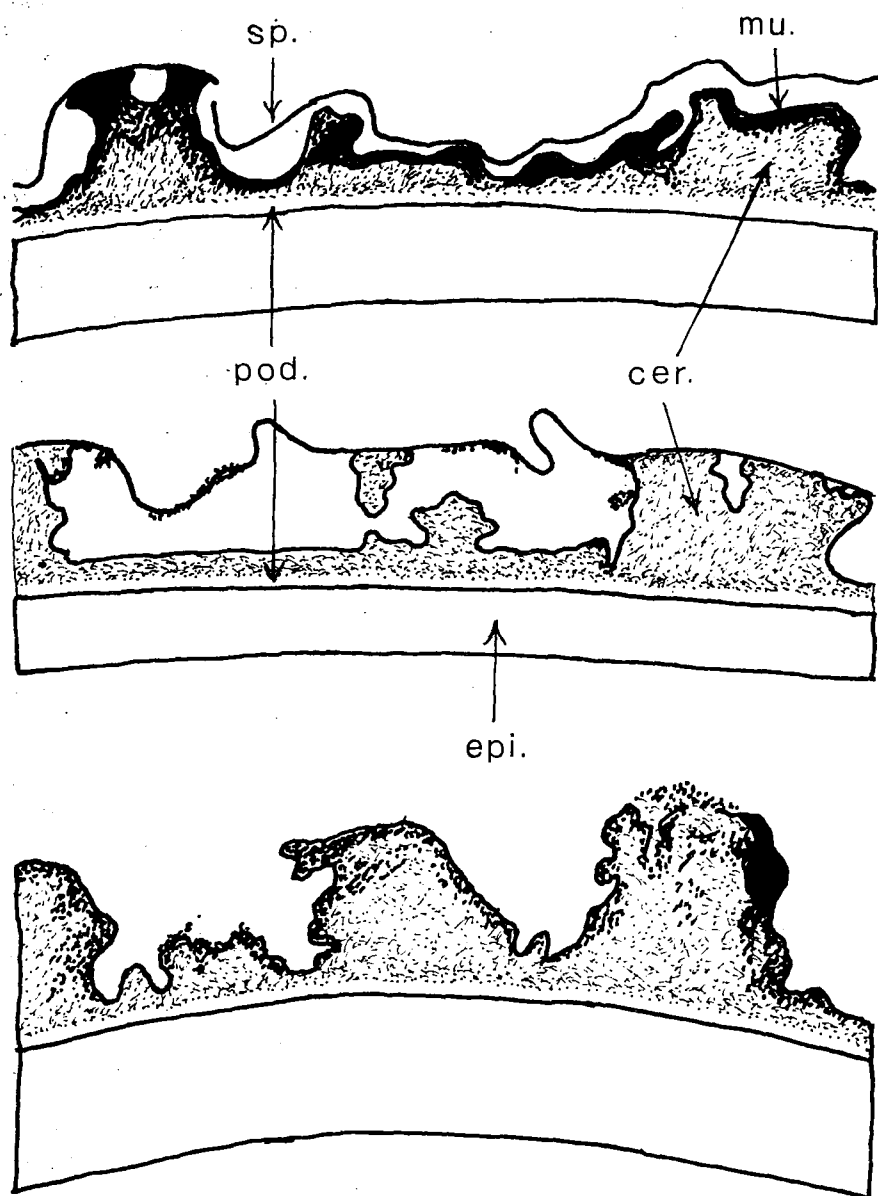


Fig. 17. — Parties de la paroi sporique de *Cortinarius collinitus* (en haut), de *C. triumphans* (au milieu) et de *C. isabellinus* (en bas). Schémas exécutés d'après les clichés d'électronique de CLÉMENÇON. Seuls les détails relatifs aux couches externes de la paroi ont été retenus ici. De l'intérieur vers l'extérieur on reconnaît dans les parties externes de la paroi : le podostratum (pod.) clair (ici blanc), le cerostratum (cer.), ici pointillé de noir, le mucrostratum (mu.) très opaque sur les clichés d'électronique, ici noir, et le sporothecium (sp.) ou ectospore. Remarquer que, sur le dessin du haut de la figure, le sporothecium n'a pu être individualisé par rapport au mucrostratum dont il a la même

D'après PÉRREAU, diverses espèces appartenant à des genres autres que le genre *Cortinarius* présentent, comme *Cortinarius praestans*, une ectospore soutenue par des ornements relativement opaques, selon elle exosporiques, entre lesquels subsiste une substance transparente, sa périspore ; il en serait ainsi, non seulement chez d'autres *Cortinariaceae* (*Rozites caperata* et *Hebeloma crustulumiforme*), mais aussi chez des *Coprinaceae* (*Coprinus echinosporus* et *Lacrymaria velutina*) et chez *Galerina hypnorum*, ce dont on ne saurait douter au vu de ses clichés d'électronique de coupes ultrafines.

Un plafond supporté par les piliers ornementaux est également évident sur les clichés d'électronique de coupes ultrafines de spores qui figurent dans la thèse de BESSON (1972) et qui se rapportent à *Cortinarius salor*, *Hebeloma calyptosporum*, *collariatum*, *sacchariolens*, *Alnicola umbrina*, *Coprinus verrucispermus* et à *Galerina pseudocerina*.

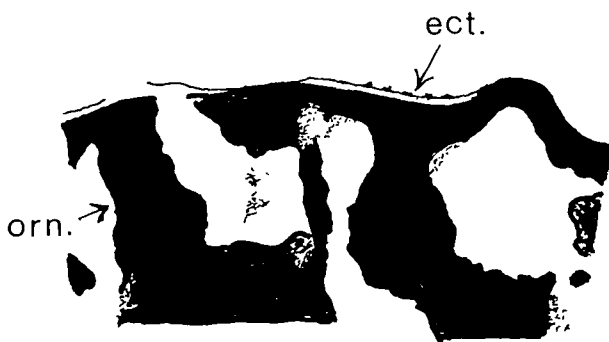


Fig. 18. — Partie externe de la paroi sporique de *Hebeloma calyptosporum*. D'après un cliché d'électronique de BESSON. On voit que ce sont des cavités creusées dans la périspore qui délimitent les piliers ornementaux (orn.) opaques, ici noirs. Remarquer que ces piliers sont réunis les uns aux autres par leur sommet en un épais plafond périsporique doublant intérieurement l'ectospore (ect.), qui n'est discernable que là où elle s'est décollée de ce plafond.

La région externe de la paroi présente donc des caractères fort voisins dans une foule d'espèces à spores ornées que nous rangeons ici dans l'ordre *Agaricales*. A remarquer toutefois que, dans nombre de clichés d'électronique d'auteurs variés, l'opacité des ornements est uniforme, c'est-à-dire qu'on n'y distingue pas un mucostratum d'un cerostratum. Notons au passage que le choix de ces deux dernières dénominations nous paraît peu heureux, la terminaison « stratum » pouvant laisser supposer qu'il s'agit de couches de la paroi sporique, au même titre que par exemple le podostratum, ce qui n'est certainement pas le cas.

Sur l'un des clichés consacrés par BESSON à *Hebeloma calyptosporum* (Fig. 18), on voit que l'épais plafond que supportent les piliers ornementaux, et qui

très grande opacité, que parce qu'il s'en est décollé sur une grande étendue. Sur nos schémas l'infrastructure (de type coriotunica) de l'épispore (epi.) n'est pas figurée ; l'épispore a simplement été mise en place. Sur les clichés de CLÉMENTON la limite entre le podostratum et l'épispore n'est pas brutale ; le podostratum s'y distingue de l'épispore à peu près comme il se distingue du cerostratum.

Les deux dessins supérieurs illustrent le « Höhlentypus » de CLÉMENTON, le dessin inférieur son « Warzentypus ».

semble en continuité parfaite avec eux, étant formé du même matériau très opaque, est tapissé extérieurement par une ectospore beaucoup plus mince, mais tout aussi opaque, ce qui fait qu'on ne la distingue de l'épais plafond sous-jacent que là où elle s'en est accidentellement décollée. On aurait là quelque chose de comparable à ce qui a été signalé en 1970 par CLÉMENÇON chez les *Galerina*, cet auteur ayant alors prétendu que l'ornementation de la spore des *Galerina* est due au fait que des cavités se creusent dans l'épithénica, le plafond que supportent ces ornements étant formés par la partie supérieure de l'épithénica et non (simplement) par le sporothecium.

Des observations de cet ordre confirment que, comme le pense CLÉMENÇON, la substance transparente qui, chez les Cortinaires par exemple, existe au début entre les ornements opaques, appartient à la même couche de la paroi que ceux-ci, couche que CLÉMENÇON appelle *épithénica* et que nous ne considérons que comme un cas particulier de *périspore*. La substance qui se trouve entre les ornements est simplement ce qui reste de la périspore après édification de ceux-ci, d'où l'étiquette **périspore résiduelle** que nous avons proposée (1973) pour la désigner.

C'est pourquoi il nous est impossible d'adopter la terminologie de PERREAU qui, rattachant les ornements à l'exospore, appelle périspore notre périspore résiduelle, donnant ainsi l'impression qu'ornements et périspore sont produits par deux enveloppes concentriques de la paroi, ce que contredit le schéma qu'elle a publié de la paroi sporique de *Ganoderma lucidum* (Fig. 19).

Nous ne voyons pas l'utilité du vocable *sporothecium* proposé par CLÉMENÇON pour désigner ce que PERREAU et MELENDEZ avaient appelé auparavant *ectospore*, reprenant un terme proposé par R. HEIM, à la suite de ses recherches sur les spores des Ganodermes (1933, 1962). HEIM avait donné ce nom à une pellicule superficielle de la spore formant plafond au-dessus des piliers ornementaux, pellicule qu'il avait discernée en photonique et encore mieux mise en évidence grâce à des clichés d'électronique. N'ayant travaillé en électronique par transmission que sur spores *entières*, il n'avait pu reconnaître le caractère composite de ce plafond, caractère qui a été démontré, tant en électronique par transmission, mais sur coupes ultrafines (à partir de FURTADO, 1962) qu'en balayage de spores *entières* (PERREAU, 1973). Nous reproduisons ici (Fig. 19) un schéma de l'architecture de la paroi sporique de *Ganoderma lucidum* publié par ce dernier auteur ; on y voit que la plus grande partie de l'épaisseur du plafond supporté par les piliers ornementaux est constituée par un réseau résultant de l'anastomose de ceux-ci par leurs sommets. Avec les procédés d'investigation dont il disposait à l'époque où il a proposé le vocable *ectospore*, HEIM ne pouvait évidemment distinguer, en coupe optique de la spore, ce plafond dépendant des piliers, de la pellicule superficielle beaucoup plus fine qui le recouvre initialement de façon continue ; il confondait les deux sous l'étiquette *ectospore*, mais il est clair, d'après ses schémas, que, dans son esprit, l'*ectospore* était une pellicule indépendante de l'ornementation de la spore, comme l'est l'*ectospore* au sens de PERREAU.

On remarquera que, chez les *Agaricales* (au sens où nous prenons ici ce terme) dont les spores présentent des ornements qui ne sont pas réunis les uns aux autres par leur sommet, celui-ci est généralement plus ou moins tronqué là où il y a une *ectospore* distincte.

Il est certain que si les types d'ornementation de la paroi sporique que nous venons de décrire sont particulièrement répandus chez les *Agaricales*, ils n'y sont pas les seuls. C'est ainsi qu'ayant étudié en électronique, sur coupes ultra-

finies, les spores d'une trentaine d'espèces de Cortinaires, CLÉMENÇON les classe en deux catégories d'après leur ornementation (Fig. 17). Dans la moitié des espèces (surtout de *Phlegmacium*), l'ornementation est du type décrit plus haut, c'est-à-dire qu'elle résulte de la formation de cavités dans la couche située sous le sporothecium longtemps visible (« Höhlentypus » de CLÉMENÇON). Dans les autres Cortinaires étudiés les espaces entre les ornements ne sont pas des cavités closes par un plafond; ils sont d'emblée largement ouverts sur l'extérieur

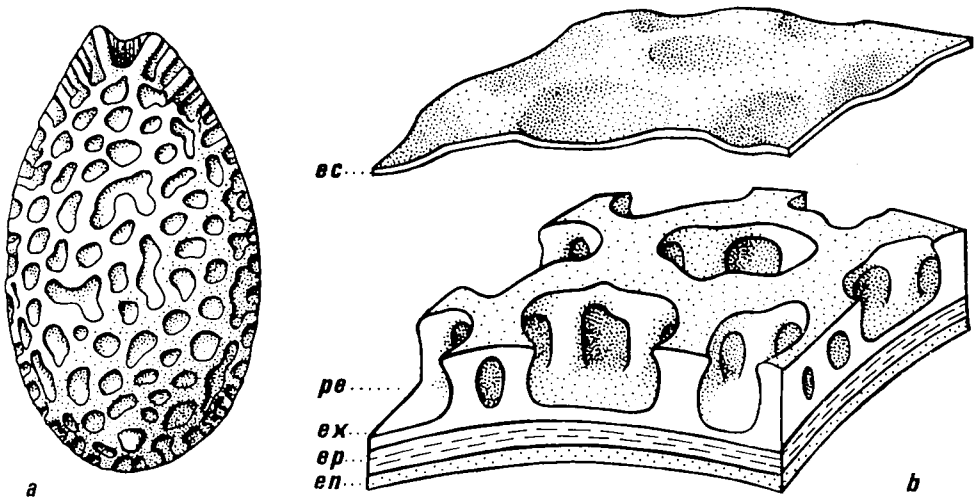


Fig. 19. — Spore mûre de *Ganoderma lucidum* (d'après PERREAU-BERTRAND). En b schéma en perspective de l'architecture de la paroi sporique montrant ce que cet auteur appelle endospore (en.), épispore (ep.), exospore (ex.), périspore (pe.) et ectospore (ec.). L'ectospore a été soulevée de manière à montrer que, si les piliers ornementaux sont reliés les uns aux autres par leurs bases en un plancher continu, ils sont également reliés par leurs sommets et un plafond, ce dernier étant toutefois perforé, de sorte qu'il se présente comme un réseau que l'on voit de face sur la spore entière représentée à gauche (a). On conviendra qu'il n'est pas logique de rattacher la périspore, entièrement incluse dans le système exosporique, à une enveloppe différente de l'exospore. Selon KELLER (1977) l'exospore de PERREAU qu'il appelle *cerostratum*, se développe en direction centripète; s'édifie d'abord le plafond réticulé, puis les piliers; le plancher ne s'édifierait qu'ensuite, emprisonnant une partie du protoplasme pariétal de la spore; chez ce *Ganoderme*, ce que PERREAU a appelé périspore serait en fait constitué par ces résidus protoplasmiques. Suivant KELLER l'ectospore de PERREAU n'est pas, chez ce *Ganoderma*, un feuillet simple; ce serait l'ensemble de deux feuillets: un feuillet transparent (le *péistratum*), en contact avec le plafond réticulé de la couche aux ornements, et un feuillet superficiel opaque (le *sporothecium*). Cette Fig. 19 est extraite de « Revue de Mycologie », Paris.

(« Warzentypus » de CLÉMENÇON). Selon CLÉMENÇON ces deux types sont seulement des extrêmes, reliés par des intermédiaires.

Dans nombre de clichés d'électronique de coupes ultrafines de spores publiés par divers auteurs, on ne distingue pas de podostratum plus transparent que les ornements. La Fig. 20, exécutée d'après un cliché d'électronique consacré à *Hypholoma udum* (BESSON-ANTOINE et KÜHNER, 1972) illustre un tel cas. Sur ce matériel, qui avait subi, avant inclusion dans la résine, un traitement par une lessive de KOH à 2 %, à la température de 110° C pendant une heure, on voit

encore les restes opaques aux électrons des ornements ; or ceux-ci semblent reposer directement sur une leptotunica plus opaque que l'épispore.

Il est à remarquer que, sur les clichés de Cortinaires, à partir desquels CLÉMENÇON a défini son *podostratum*, rien n'évoque une leptotunica. *Podostratum* et leptotunica seraient-ils des structures vicariantes ? De nouvelles recherches permettraient seules d'en décider car, sur nombre de clichés d'espèces variées on ne distingue nettement ni *podostratum* ni leptotunica

Comme on le voit, chez les *Agaricales*, au sens étroit où nous prenons ici ce terme, la périspore varie beaucoup d'une espèce à une autre. Chez les espèces à spores lisses, elle est uniformément transparente en électronique, entièrement homogène ; CLÉMENÇON l'appelle *TECTUM*. Chez les *Agaricales* à spores ornées, la périspore est à l'origine d'ornements opaques aux électrons ; très souvent ces ornements se différencient au sein de la périspore, qui, de ce fait, devient hétérogène ; ce type de périspore correspond à l'*épitunica* de CLÉMENÇON ; dans ce type il peut arriver que l'enveloppe périsporique conserve son homogénéité au niveau d'un mince feuillet basal, le *podostratum*.

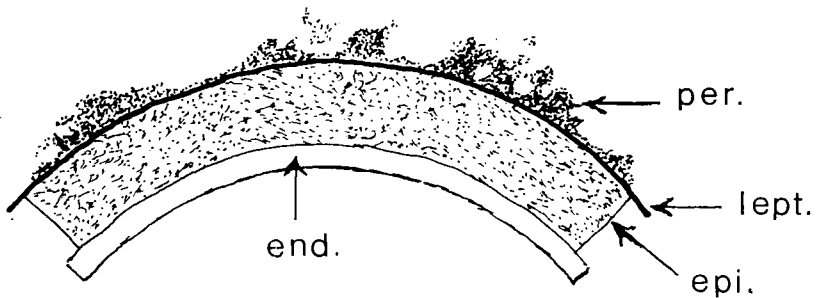


Fig. 20. — Partie de la *paroi sporique* de *Hypholoma udum*, après traitement potassique. D'après un cliché d'électronique de BESSON.

On reconnaît, de l'intérieur vers l'extérieur : l'*endospore* (end.), ici blanche, l'*épispore* (epi.), la très mince *leptotunica* (lept.), ici noire, et ce qui reste des *ornements périsporiques* (per.). Sur la photographie obtenue par BESSON l'épispore est uniformément noirâtre et non ponctuée comme elle l'est sur notre dessin ; le figuré adopté ici est simplement destiné à permettre de distinguer la leptotunica noire de l'épispore presque aussi opaque qu'elle.

Comme il a été dit plus haut, des observations en photonique ont montré que, chez les *Agaricales*, les ornements sont beaucoup plus sensibles au traitement potassique que les enveloppes sous-jacentes, de sorte que, pour une durée convenable d'action de la lessive alcaline, ils sont seuls éliminés ; la paroi d'une spore originellement ornée amenée à cet état ressemble alors étrangement à celle de nombre d'espèces à spores naturellement lisses ayant subi le même traitement. Comme dans la paroi sporique des *Boletales* léiosporées on y distingue alors trois enveloppes emboîtées, la moyenne moins réfringente que les deux qui l'enserrent, l'externe souvent rendue plus visible à la suite d'un transfert dans l'acide acétique dilué des spores ayant subi le traitement alcalin. Dans la partie de ce mémoire consacrée aux *Boletales* nous avons admis que ces trois enveloppes sont (de l'intérieur à l'extérieur) : chez les espèces à spores lisses, l'*endospore*, l'*épispore*, la *périspore*, et, chez les espèces à spores ornées, l'*endospore*, l'*épispore* et le *podostratum*.

En fait, si nous n'avons guère hésité à rapporter la couche interne et la couche moyenne que distingue la microscopie photonique à leur différence d'indice de réfraction, respectivement à l'endospore et à l'épispore que distingue la microscopie électronique à leur différence de transparence aux électrons, nous ne saurions être aussi affirmatif concernant la correspondance entre la fine enveloppe superficielle visible en photonique après traitement potassique et la périspore ou le podostratum tels que définis en électronique. Nous reviendrons plus loin sur cette difficulté lorsque nous traiterons des différenciations apicales de la spore.

Le type de paroi sporique montrant, en photonique, après traitement potassique ayant éliminé les ornements s'il y en avait, trois enveloppes, dont la moyenne est de nature épisporique, est relativement caractéristique des *Agaricales* au sens étroit où nous prenons ici cet ensemble, d'une part parce qu'il y est répandu dans des genres très variés, d'autre part parce qu'on ne le rencontre guère ailleurs, *Boletales* mises à part. Il ne faut cependant pas oublier que, dans diverses *Agaricales* sensu stricto, la paroi semble simple en photonique après traitement potassique.

= ASPECT DE L'ORNEMENTATION SUR LA VUE DE FACE DE LA PAROI SPORIQUE.

La microscopie électronique peut être utilisée, non seulement sur des coupes de spores, qui montrent les différentes couches dont est constituée leur paroi, mais également sur des spores entières pour reconnaître la forme que présentent les ornements sur la vue de face de la paroi.

Les recherches d'électronique de PEGLER et YOUNG (1971) visaient ce dernier objectif. Elles ont conduit ces auteurs à la conclusion qu'en plus (ou à la place) d'une ornementation exosporique, la spore peut présenter une ornementation qu'ils disent périsporique ou ectopérisporique, due au fait que la pellicule superficielle de la spore (par exemple l'ectospore) que supportent souvent des ornements exosporiques, se rompt en fragments irréguliers, voire même en larges lambeaux, aux contours fort irréguliers. De tels lambeaux péri- ou ectopérisporiques sont particulièrement visibles sur les clichés que donnent ces auteurs de *Rozites*, de *Naucoria bohemica* et de *Galerina nana*, espèces pour lesquelles ils précisent que ces lambeaux ne masquent pas entièrement les verrues exosporiques.

A la suite de nos observations en photonique sur l'ornementation de la spore des *Galerina*, nous faisons remarquer (1935) que, chez nombre d'espèces de ce genre, les ornements de la spore sont bas et souvent irréguliers (Fig. 21), parfois même confluent, ce qui nous avait conduit à l'idée qu'ils étaient nés du crevassement et de la contraction d'une couche périsporique ; il est possible que, chez les *Galerina* où les ornements ont cet aspect, ils correspondent aux lambeaux péri ou ecto-périsporiques de PEGLER et YOUNG.

En 1926 nous avons fait remarquer que, dans plusieurs *Galerina* à spores ornées, on observe, dans la région dorsale, au-dessus de l'apicule, une plage lisse, au contour plus ou moins franchement marqué (Fig. 21) ; dans d'autres nous avons trouvé la spore grênelée jusqu'à proximité immédiate de l'apicule. En 1935, nous avons reconnu l'existence d'intermédiaires entre ces deux types extrêmes ; dans les uns l'ornementation, tout en se poursuivant jusqu'à l'apicule, devient progressivement de plus en plus légère, de plus en plus fine à l'approche de celui-ci ; dans d'autres, la plage, si elle est assez nettement limitée, n'est pas absolument lisse ; elle présente des ornements, certes beaucoup plus légers que les autres, mais tout de même évidents.

d. *Modifications de la paroi au sommet de la spore.*

Chez une foule d'*Hyménomycètes* la paroi de la spore se présente au sommet exactement comme elle se présente ailleurs, même dans sa structure fine, telle que la révèle par exemple la microscopie électronique.

Bien que, dans nombre d'*Agaricales*, au sens étroit où nous prenons ici ce terme, il n'y ait aucune modification apicale de la paroi, dans d'autres espèces du même ordre, et seulement de cet ordre, la paroi de la spore présente au sommet une ou plusieurs modifications plus ou moins importantes, qui portent essentiellement sur l'épispore et (ou) la périspore. Nous allons décrire ci-après quelques-unes de ces modifications que nous grouperons sous trois rubriques.

= ÉPAISSISSEMENT APICAL DE LA PAROI FORMANT UNE PAPILLE PLEINE.

Dans plusieurs *Agaricales*, la paroi est épaissie au sommet de la spore en une papille pleine. Lorsque l'on peut voir l'endospore, on s'aperçoit qu'elle ne



Fig. 21. — Spores d'un *Galerina* du groupe de *G. rubiginosa*. Remarquer la forme irrégulière des ornements et la *plage lisse* au-dessus de l'apicule.

participe jamais à cet épaississement ; il n'est même pas rare que l'épaississement de couches extérieures à l'endospore repousse l'enveloppe endosporique qui apparaît alors comme tronquée à son sommet, comme on peut le voir facilement chez *Lepiota serena* par exemple, grâce au fait que l'endospore de cette espèce se colore électivement par le bleu de crésyl ou le Giemsa.

Il est probable que, dans divers cas, c'est avant tout un épaississement de l'épispore ou de sa couche externe qui est responsable de la formation des papilles pleines. Selon BESSON et BRUCHET (1972) et selon BESSON-ANTOINE et KÜHNER (1972 c), c'est le cas pour les papilles de divers *Alnicola* et *Hebeloma*, qui ont été étudiées en électronique sur coupes ultrafines (Fig. 22).

CLÉMENÇON, qui a étudié en détail, par ces techniques, les papilles apicales de plusieurs *Cortinaires* visqueux, précise que la partie la plus caractéristique de la papille présente une structure plus lâche que celle d'une épispore de type

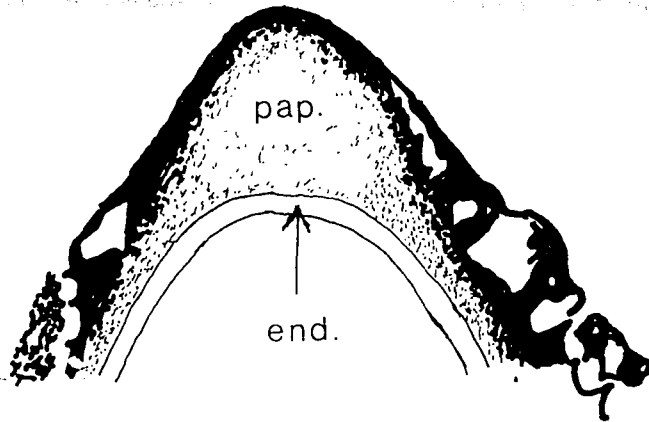


Fig. 22. — Partie supérieure de la paroi sporique de *Alnicola umbrina*, montrant la papille apicale pleine (pap.) résultant d'un épaissement de l'épispore. D'après un cliché d'électronique de BESSON. Remarquer que l'endospore (end.), ici blanche, ne participe pas à l'épaississement apical de la paroi. A l'extérieur l'épaisse couche périsporique, ici noire, creusée de cavités délimitant les piliers ornementaux.

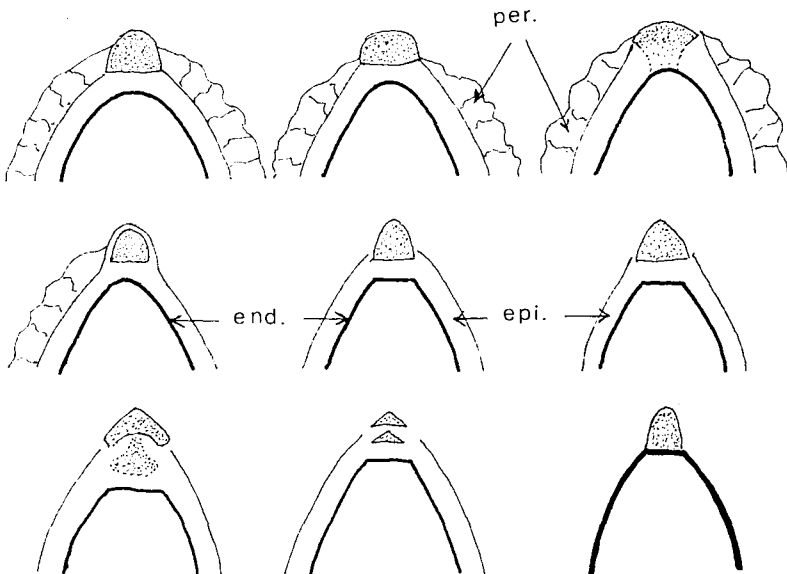


Fig. 23. — Schémas de la partie supérieure de la spore, telle que vue en photonique après traitement potassique, pour montrer la papille apicale pleine, qui est figurée en pointillé. Périspore (per.) : épispore (epi.) : endospore (end.). Ligne supérieure : *Cortinariius aurantioturbinatus*. Ligne moyenne et ligne inférieure : *Cortinariius elegantior*. En bas à droite, aspect du sommet de la spore montée dans l'acide acétique iodé après traitement potassique. On remarquera que, chez *C. elegantior*, une troncature apicale de l'enveloppe endosporique est liée à l'édification d'une papille apicale pleine.

classique ; le matériau qui la constitue a une allure spongieuse ; il paraît souvent comme semé de bulles transparentes. Selon cet auteur, suivant les espèces, cette différenciation structurale semble localisée au-dessus de l'épispore, au niveau d'un épaississement du podostratum, ou bien peut se poursuivre également dans la partie externe de l'épispore. Au-dessus de ces différenciations de l'épispore et du podostratum, la couche aux ornements et éventuellement le sporothecium, ont pu être reconnus par lui ; ils se poursuivent donc sans discontinuité tout autour du sommet de la spore.

Entre les espèces qui possèdent une papille apicale épaissie et celles qui n'en possèdent pas s'observent naturellement des intermédiaires ; dans l'un des Cortinaires étudiés par CLÉMENÇON, la présence de bulles dans la paroi du sommet de la spore n'est accompagnée d'aucun épaississement.

Les Cortinaires qui présentent une papille apicale épaissie sont précieux pour identifier la plus externe des trois enveloppes visibles dans la paroi sporique de spores ayant subi un traitement potassique suffisant pour éliminer les ornements ; nous ne pouvons guère douter que cette enveloppe corresponde, chez eux au podostratum de CLÉMENÇON, car ses rapports avec les papilles apicales épaissies (Fig. 23) semblent exactement ceux que précisent les clichés d'électronique de cet auteur ; s'il en est bien ainsi nous pouvons dire qu'il y a un podostratum chez toutes les *Agaricales* à spores ornées, même chez celles où son existence n'est pas évidente en électronique ; en effet ayant étudié après traitement potassique ayant éliminé les ornements, les spores de nombreuses espèces d'*Agaricales* appartenant à des genres fort variés, nous avons toujours reconnu, en photonique, l'existence d'une fine enveloppe qui se trouvait initialement au pied des ornements.

= LE PORE GERMINATIF.

Bien que manquant à une foule d'*Agaricales*, et notamment à tous les Cortinaires, le pore germinatif n'en constitue pas moins l'une des plus importantes caractéristiques de l'ordre, car aucun champignon lamellé placé en dehors des *Agaricales* n'en présente.

Les idées concernant la constitution du pore germinatif ont considérablement évolué dans la période moderne. En 1931 R. HEIM écrivait encore que, chez les *Agaricales* ochrosporées « Le pore germinatif... peut être défini comme une cavité cylindrique creusée dans l'épispore... et au fond de laquelle apparaît la paroi hyaline ou pâle de l'endospore ».

Grâce à l'utilisation de la microscopie électronique sur coupes ultrafines de spores, l'une des élèves de R. HEIM, MELENDEZ-HOWELL arrive (1967), après étude de nombreuses espèces de genres variés, à la conviction que la cavité creusée dans l'épispore n'est pas vide ; elle est occupée par un matériau qui, par sa relative transparence aux électrons, ressemble souvent au matériau constitutif de l'endospore.

En 1934, étudiant en photonique les spores de Lépiotes à pore germinatif, nous étions déjà arrivé à l'idée que la cavité creusée dans l'épispore n'est pas vide. Nous avons remarqué qu'en présence d'une solution aqueuse de Bleu de Crésyl l'endospore de ces Lépiotes se colore fortement en pourpre (coloration dite métachromatique parce que la teinte obtenue est différente de celle de la teinture utilisée) et nous avons indiqué que, chez l'une de ces Lépiotes, *L. brebissonii*, la soi-disant cavité creusée dans l'épispore se colore également en pourpre, tranchant sur l'épispore qui ne se colore pas (Fig. 24) ; la cavité creusée dans l'épispore apparaît donc entièrement remplie par une sorte de

bouchon. C'est à ce bouchon que BESSON et KÜHNER ont donné plus tard (1972 a) le nom de **médulla porique**.

On est tenté de considérer, avec MELENDEZ-HOWELL, cette medulla comme un prolongement endosporique venant obturer la cavité creusée dans l'épispore ; on est tenté de le faire lorsque la medulla semble en continuité parfaite avec l'endospore, soit en photonique, lorsque ces deux structures fixent électivement une même teinture, soit en électronique lorsque medulla et endospore ont même transparence. Mais il ne faut pas oublier que ce n'est pas toujours le cas (Fig. 25) et que, dans nombre d'espèces, une démarcation nette entre medulla et endospore a été reconnue.

Une telle démarcation est évidente sur le cliché d'électronique de *Agrocybe dura*, publié par BESSON-ANTOINE et KÜHNER (1972 a) (Fig. 25) ; chez cette espèce la medulla est trop peu épaisse, trop basse pour combler entièrement l'excavation épisporique du pore ; l'endospore vient alors se mouler sur ce qui subsiste de cette excavation, de sorte que l'enveloppe endosporique présente à son sommet un court appendice cylindrique, tronqué, que l'on voit d'ailleurs très bien

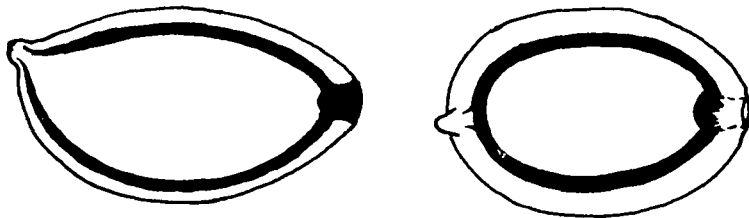


Fig. 24. — Spores de *Lepiota brebissonii* (à gauche) et de *Lepiota procera* (à droite) ayant séjourné dans une solution aqueuse de Bleu de Crésyl. L'endospore, ici figurée en noir, s'était colorée en pourpre vif, alors que l'épispore, ici figurée en blanc, n'était guère teintée. Le dessin de gauche montre à l'évidence que le pore germinatif ne consiste pas simplement en une perforation de l'épispore au sommet de la spore, mais qu'il comprend en outre une sorte de bouchon, la *medulla*, qui remplit complètement la perforation de l'épispore et qui se colore comme l'endospore dont elle semble ici n'être qu'un prolongement.

en photonique sur du matériel ayant subi un traitement potassique suffisamment prolongé pour dégager l'endospore des enveloppes plus externes (Fig. 25) ; dans ces conditions nous avons repéré cet appendice chez plusieurs *Agrocybe* : *A. dura*, *paludosa* et *pediades*.

Même chez les espèces où l'on ne voit pas, en électronique, de limite bien distincte entre medulla et endospore également transparentes, il est presque toujours facile, après traitement potassique, de distinguer l'endospore de la medulla porique à sa réfringence beaucoup plus forte et à son affinité pour le Rouge Congo ammoniacal ; la distinction est frappante, même dans la région de l'endospore qui passe sous la medulla (Fig. 26).

On peut encore rappeler que si le bleu de crésyl colore la medulla comme l'endospore chez *Lepiota brebissonii*, ce n'est pas le cas chez *Lepiota procera*.

Il n'est donc pas correct de dire que la medulla est un prolongement endosporique ; il est d'autant moins correct de le dire que la medulla peut se différencier avant l'endospore. En outre, s'il est possible que, dans certaines espèces, la medulla vienne obturer une excavation de l'épispore, il est certain

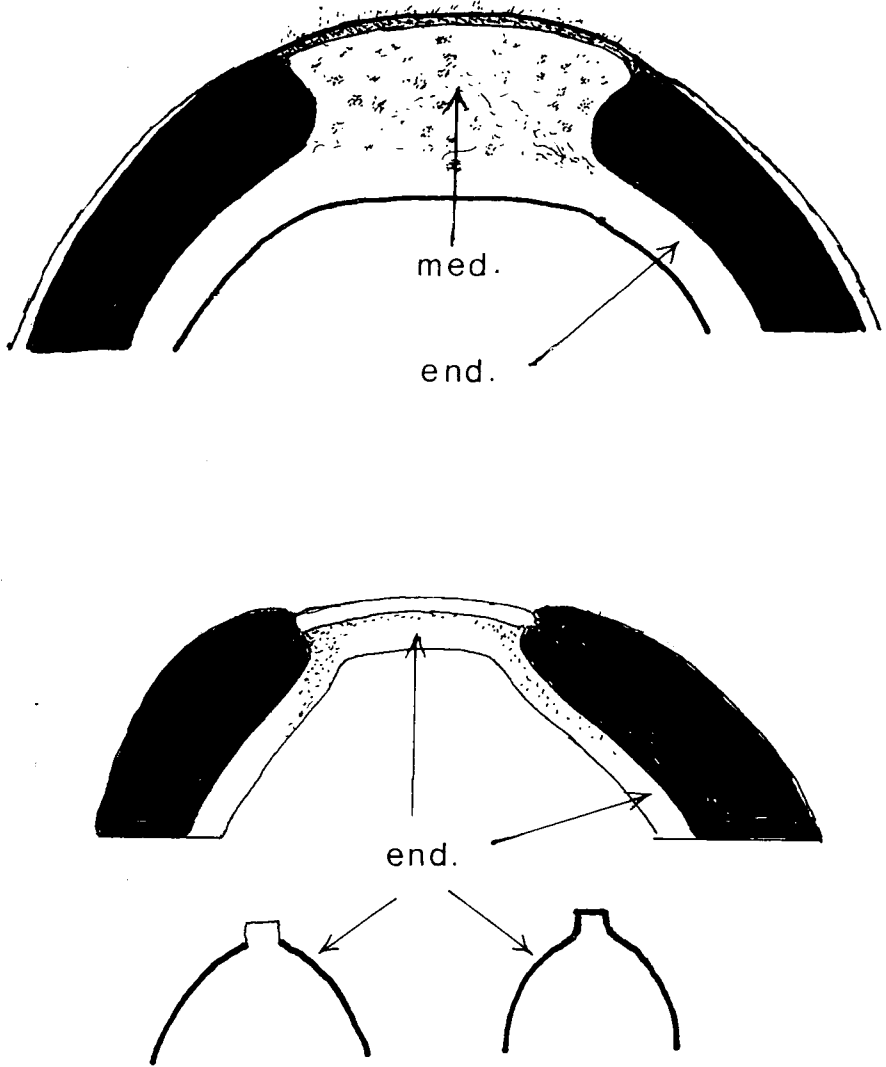


Fig. 25. — Partie supérieure de spores d'Agaricales chromosporées pourvues d'un pore germinatif.

En haut : chez un *Panaeolus* (schéma exécuté d'après un cliché d'électronique inédit de HUGUENÉY) ; on voit nettement la discontinuité de l'épispore (en noir) au niveau du pore, discontinuité comblée par la *medulla* (med.) ; remarquer que, dans ce cas particulier, l'aspect en électronique du matériau de la medulla est différent de celui du matériau de l'endospore (end.).

Au milieu : chez *Agrocybe dura* (schéma exécuté d'après un cliché d'électronique de BESSON) ; les spores avaient subi un traitement potassique ayant respecté l'épispore ; remarquer le *prolongement endosporique* s'engageant dans la discontinuité épisporique du pore.

En bas : images de spores de *Agrocybe pediades* (à gauche) et de *Agrocybe dura* (à droite) obtenues en photonique après un traitement potassique ayant éliminé l'épispore ; la spore est réduite à l'endospore, qui montre nettement, à son sommet, le prolongement qui s'engageait dans la discontinuité épisporique du pore.

que ce n'est pas toujours le cas ; suivant le développement de la spore de *Coprinus stercorarius*, HUGUENEY a montré (1972), grâce à l'étude en microscopie électronique de coupes ultrafines, que chez ce champignon la medulla se développe en même temps que l'épispore environnante ; elle ne correspond qu'à une différenciation locale du matériau épisporique et non au comblement d'une cavité.

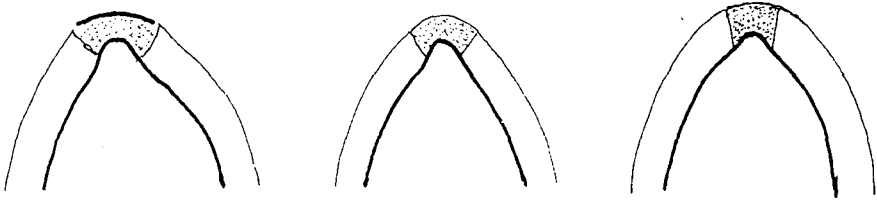


Fig. 26. — Partie supérieure de spores pourvues d'un pore germinatif ; aspect en photonique, après traitement potassique ; la medulla du pore est figurée en pointillé. A gauche pore muni d'un « opercule ». De gauche à droite : *Panaeolus fimicola*, *Stropharia umbonatescens* et *Lepiota excoriata*.

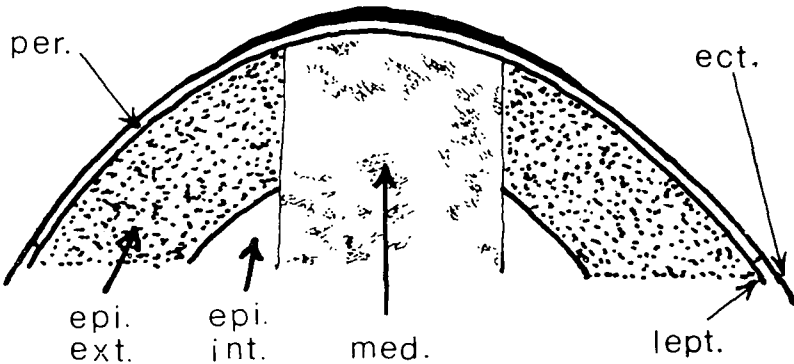


Fig. 27. — Architecture du sommet de la spore de *Lepiota procera*. Schéma d'après un cliché d'électronique de BESSON. On distingue, de l'extérieur vers l'intérieur : l'ectospore (etc.) mince feuillet ici noir, la périspore (per.), ici mince feuillet blanc, la leptotunica (lept.) ici mince feuillet noir, l'épispore externe (epi. ext.), l'épispore interne (epi. int.) et la medulla (med.) du pore germinatif. Si l'aspect nuageux de la medulla correspond à celui de la photographie, l'aspect pointillé de l'épispore externe ne correspond pas à la réalité ; sur le cliché de BESSON l'épispore externe est uniformément noirâtre.

Quoi qu'il en soit le sommet de la medulla n'affleure jamais à la surface de la spore ; il en est toujours séparé par la périspore et par l'ectospore, qui se poursuivent au-dessus d'elle (Fig. 27).

Dans des spores qui présentent à la fois un pore germinatif et une leptotunica on a vu cette dernière se poursuivre au-dessus de la medulla porique, comme au-dessus de la partie typique de l'épispore. Ceci se voit bien, par exemple, sur des clichés d'électronique de Lépiotes de la section *Procerae* (MELENDEZ-HOWELL, 1967 ; BESSON-ANTOINE, 1972), de *Stropharia coronilla*, d'*Agrocybe dura* (BESSON-ANTOINE et KÜHNER, 1972), etc... On peut alors être tenté de rattacher

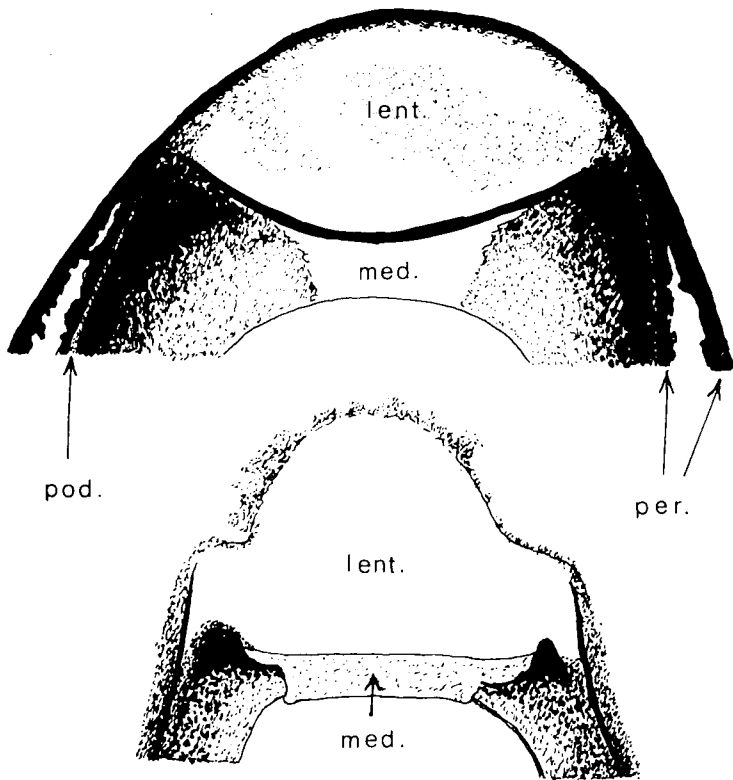


Fig. 28. — *Partie supérieure de la spore de Coprinus verrucispermus*. Schémas exécutés d'après des clichés d'électronique de BESSON ; la spore du bas avait subi un traitement potassique avant l'inclusion. On voit que la *medulla* (med.) du pore germinatif est surmontée d'une épaisse *lentille* (lent.) ; la limite entre medulla et lentille est brutalement marquée sur la spore n'ayant pas subi de traitement potassique (en haut) par un feuillet noir sur le cliché. Il n'y a pas d'endospore. Le dessin supérieur montre que la *périspore* (per.), noire sur le cliché, s'est creusée d'une cavité ; la base de cette périspore est marquée par un *podostratum* (pod.) plus clair, appliqué sur la partie de l'*épispore*, noire sur le cliché.



Fig. 29. — *Partie supérieure de la spore d'une Flammule* du groupe de *F. alnicola*, montrant l'amincissement important et brusque de l'*épispore* (en noir), qui caractérise notre type « *subporé* ». (D'après un cliché d'électronique inédit de CAPELLANO).

la leptotunica à la périspore, dont elle serait le feuillet basal, plutôt qu'à l'épispore, dont la continuité est interrompue au niveau du pore ou donne l'impression de l'être. Si, par son opacité aux électrons, la leptotunica semble se rattacher à l'épispore, dont il n'est pas toujours facile de la distinguer, alors qu'elle tranche brutalement sur la périspore transparente chez les *Agaricales* à spores lisses, il ne faut pas oublier que, chez les *Agaricales* à spores ornées, les ornements qui se forment au sein de la périspore ont une opacité qui peut rappeler tellement celle de la leptotunica, appelée exospore par PERREAU, que cet auteur dit exosporiques les ornements que nous qualifions de périsporiques. En étudiant les *Pluteales* nous verrons que, chez *Clitopilus prunulus*, CLÉMENÇON n'a pas rattaché ce que nous appelons leptotunica à ce que nous appelons épispore, mais qu'il considérait ce mince feuillet comme la partie interne d'un ensemble superposé à notre épispore.

Sur matériel ayant subi un traitement potassique suffisamment modéré, la medulla porique est conservée comme l'épispore environnante, dont elle ne se distingue pas toujours de façon frappante en photonique car il n'est pas rare que sa réfringence soit faible, et proche de celle des parties typiques de l'épispore. On peut constater que la plus externe des trois enveloppes de la paroi se trouve approximativement au même niveau que la face externe de la medulla (Fig. 26) ; il est difficile de dire si l'enveloppe en question s'arrête dans la région de la medulla ou si elle en tapisse la face externe, ceci tant à cause des effets optiques d'interface au niveau de celle-ci qu'à cause de la ténuité de celle-là.

Comme l'ont montré BESSON et KÜHNER (1972 b), quelques espèces pourvues d'un pore germinatif de type classique, présentent, en plus, au-dessus de lui, un épaissement considérable d'une couche de la paroi, formant une papille que l'on est tenté de comparer à la papille bien étudiée par CLÉMENÇON chez les champignons sans pore que sont les Cortinaires ; de tels pores sont dits papilleux. L'un des exemples les plus spectaculaires de pore papilleux est fourni par *Coprinus verrucispermus* (Fig. 28), car l'épaissement en lentille biconvexe qui surmonte le pore, et qui est relativement transparent, est séparé de la medulla transparente par un feuillet très opaque. Dans d'autres espèces à pore papilleux, comme *Psathyrella* (*Lacrymaria*) *velutina*, il n'y a pas de démarcation aussi nette entre la medulla du pore proprement dit et l'épaissement de la paroi qui la surmonte, mais celui-ci est, comme l'épaissement de *C. verrucispermus*, bien plus large que ne l'est la medulla du pore, qui semble ainsi fortement élargie dans sa partie externe.

= AMINCISSEMENT DE L'ÉPISPORE AU SOMMET DE LA SPORE.

Une différenciation apicale particulièrement répandue chez diverses *Agaricales* (*Strophariaceae*, *Inocybe*, etc...), consiste en un amincissement important, et brusque de l'épispore à l'extrême sommet de la spore ; cette différenciation est déjà sensible en photonique, surtout sur des spores ayant subi un traitement alcalin qui gonfle légèrement l'épispore. Nous qualifions de *subporées* de telles spores (Fig. 29).

Il peut arriver qu'au sommet de la spore l'épispore soit, non seulement amincie, mais en outre plus ou moins modifiée dans sa constitution, ce qui se traduit par exemple par une opacité moins grande aux électrons et (ou) une moins grande résistance aux lessives de bases fortes (Fig. 30).

Il n'est pas rare que, dans une même coupure homogène, certaines espèces aient des spores typiquement porées, alors que d'autres ont des spores seule-

ment subporées ; tous les intermédiaires existent probablement entre les deux types de différenciations apicales que nous venons d'examiner.

Le vocable « cal » (en allemand « Kallus ») a été utilisé pour désigner des différenciations apicales si variées suivant les auteurs que nous avons décidé de l'abandonner. Pour SINGER, au niveau d'un cal, la paroi sporique est amincie. CLÉMENÇON appelle au contraire « Kallus » une papille apicale pleine, c'est-à-dire correspondant à un épaissement de la paroi. Pour R. HEIM, qui a été le premier à utiliser le terme cal, il n'y a, ni amincissement, ni épaissement de la paroi au niveau du cal, mais simplement une hétérogénéité dans le matériau constitutif de la paroi.

e. *L'appendice apiculaire* (Fig. 31 et 32).

Chez les *Agaricales* l'appendice apiculaire se présente comme un tube entièrement rempli par un bouchon.

L'épisporie ne participe qu'à la constitution de la paroi du tube, mais joue toujours un rôle fondamental à cet égard. Les couches extérieures à l'épisporie se retrouvent en général au niveau de l'apicule, mais elles y sont fréquem-

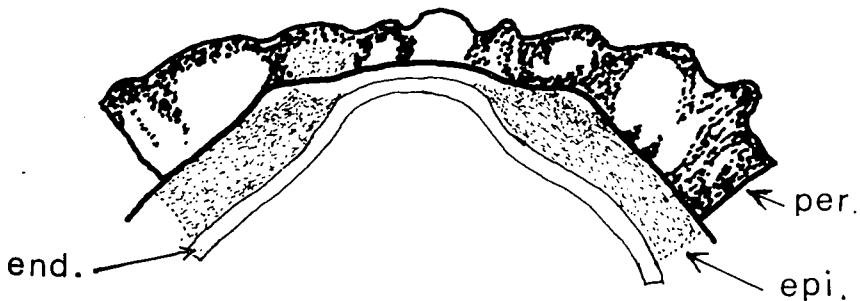


Fig. 30. — Partie supérieure de la spore de *Hebeloma cylindrosporum*, montrant qu'au sommet de la spore l'épisporie est non seulement fortement et brusquement amincie, mais encore modifiée dans sa constitution, ce qui se traduit par une transparence aux électrons plus grande. (D'après un cliché d'électronique de BESSON).

ment plus minces qu'autour du corps de la spore. L'épisporie, qui s'amincit vers l'extrémité libre de l'appendice apiculaire, s'arrête naturellement, comme les couches plus externes, au niveau du hile, puisque celui-ci correspond au niveau de rupture de la paroi d'abord continue de la spore au stérigmate.

BESSON a reconnu qu'il est fréquent, chez les *Agaricales*, que l'aspect, en électronique, du matériau constitutif du bouchon qui remplit le tube apiculaire varie d'une de ses extrémités à l'autre ; ces variations sont, tantôt progressives, tantôt assez brutales pour que deux ou trois tronçons puissent être distingués dans ce bouchon. BESSON appelle *bouchon primaire* le tronçon qui obture la cicatrice du hile, car c'est naturellement le premier formé. CLÉMENÇON appelle *couvercle* (Deckel) le tronçon le plus éloigné du hile, tronçon qui est naturellement le dernier formé.

Chez les *Agaricales* qui possèdent une endospore, les tronçons du bouchon apiculaire se présentent souvent, en électronique, comme des dépendances de couches endosporiques, avec lesquelles elles sont en continuité ; c'est ainsi que

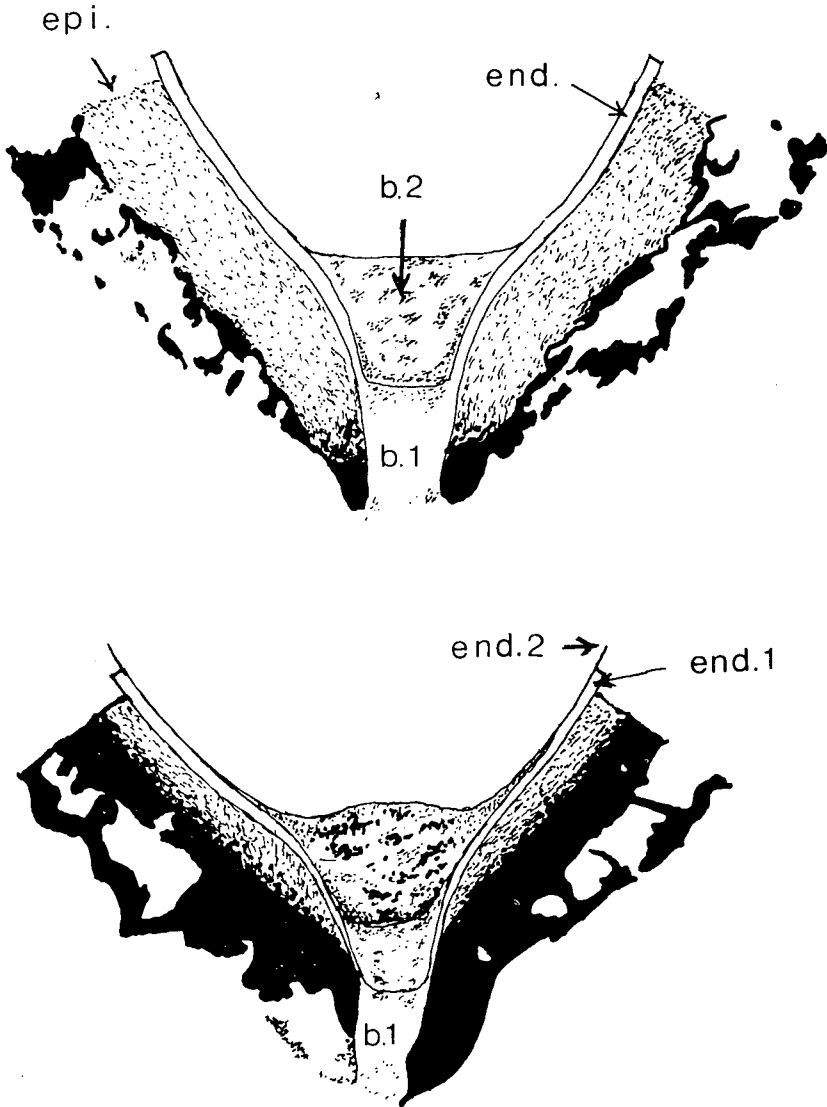


Fig. 31. — Partie inférieure de la spore de *Hebeloma sacchariolens* (en haut) et de *Hebeloma radicosum* (en bas), montrant les rapports entre le bouchon (b.), qui obture l'appendice apiculaire et l'endospore (end.). (Schémas exécutés d'après des clichés d'électronique de BÉSSON). En haut l'endospore est réduite à un feuillet (blanc), qui engaine le bouchon secondaire (b.2) et conflue avec le bouchon primaire (b.1). En bas l'endospore comprend, en plus du feuillet blanc (end. 1), qui se comporte comme celui de la figure supérieure vis-à-vis des bouchons, un feuillet interne grisâtre (end. 2), beaucoup plus mince que le précédent; remarquer ses rapports avec la partie du bouchon apiculaire la plus éloignée du hile. On reconnaît l'épispore (epi.) et la périspore noire creusée de cavités qui ne laissent subsister que les ornements.

le bouchon primaire est en continuité avec le feuillet externe de l'endospore, qui gaine le couvercle, et que ce dernier peut être en continuité avec un feuillet endosporique plus interne (Fig. 31).

Si de tels rapports entre le bouchon apiculaire et l'endospore semblent fréquents, ils ne sont pas obligatoires. BESSON a en effet montré que des spores dépourvues d'endospore de *Coprinus verrucispermus* présentent pourtant un bouchon apiculaire remarquablement développé, depuis la cicatrice hilare jusqu'à la cavité du corps de la spore, où il se dilate « en tête de clou » (Fig. 32).

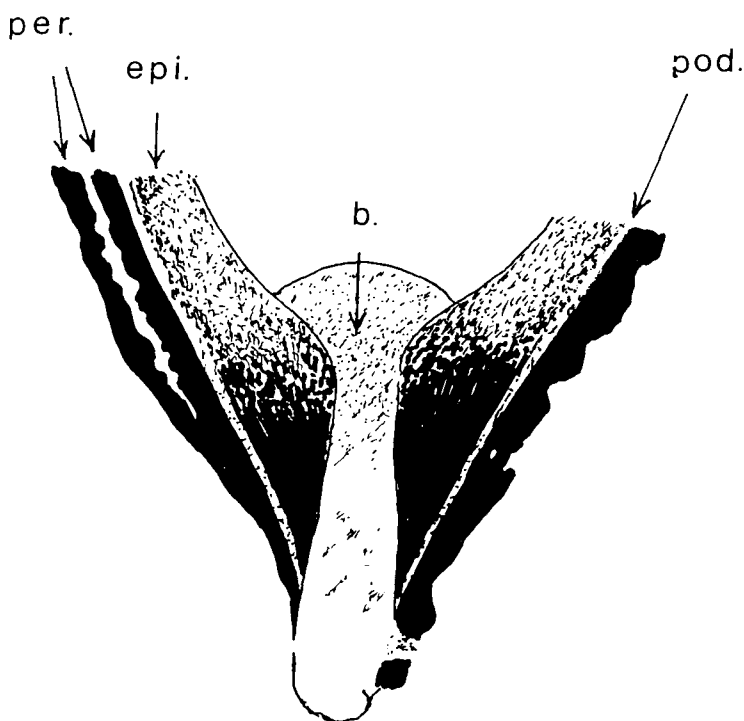


Fig. 32. — Partie inférieure de la spore de *Coprinus verrucispermus*, montrant la différenciation d'un bouchon (b.), obturant l'appendice apiculaire alors qu'il n'y a pas d'endospore. Schéma exécuté d'après un cliché d'électronique de BESSON. La paroi montre, de l'intérieur vers l'extérieur : l'épispore (epi), le mince podostratum (pod.) et la partie épaisse de la périspore (per.), ici noire, creusée d'une cavité du côté gauche du dessin.

f. Localisation des pigments dans la paroi de la spore.

Il est évident que la coloration naturelle de la spore de nombreuses *Agaricales* est due, au moins en grande partie, à l'épispore et, lorsqu'il y a des ornements périsporiges, également à ceux-ci. Chez nombre d'*Agaricales* chromosporées dont la spore possède une endospore, on arrive à dégager celle-ci de l'épispore en écrasant la spore entre lame et lamelle; l'épispore colorée se brise, dégageant plus ou moins l'endospore, nettement plus élastique, moins fragile; on constate alors que l'endospore peut être colorée, par exemple en violacé comme l'épispore chez *Stropharia umbonatescens*; lorsqu'elle l'est c'est

en général bien plus légèrement que les couches qui l'enveloppent; très fréquemment elle est même totalement incolore (K. 1934).

Si le pore germinatif des Chromosporés est souvent si facilement visible et si, pendant longtemps, on a cru qu'il correspond à une perforation épisporique, c'est évidemment parce que la medulla qui l'obture n'est pas pigmentée et que, de ce fait, elle tranche sur l'épispore environnante.

B. LE STOCK NUCLEAIRE DE LA SPORE ET LE COMPORTEMENT NUCLEAIRE DANS LE MYCELIUM PRIMAIRE.

1^o. LE STOCK NUCLEAIRE DE LA SPORE.

Comme nous l'avons fait remarquer à propos de l'étude des *Boletales*, si la spore des champignons de cet ordre ressemble à celle de nombreuses *Agaricales* chromosporées par des caractères de sa paroi, tels que pigmentation et différenciation d'une endospore, elle en diffère par le fait qu'elle ne renferme qu'un seul noyau lorsqu'elle est mûre.

Il est en effet probable que la spore est toujours binucléée à maturité dans les carpophores normaux tétrasporiques des *Agaricales chromosporées*.

C'est pratiquement une certitude pour celles des *Agaricales* dont la paroi sporique est ocracée ou violacée sous le microscope puisque le caractère binucléé de la spore a été vérifié par divers chercheurs de l'Université de Lyon dans toutes les espèces de la liste qui suit, et qu'aucune espèce appartenant à l'un ou à l'autre des genres de cette liste n'a montré de spores uninucléées à maturité. Les Diplômes d'Etudes supérieures restés inédits de CLAVEL (1960) et LELONG (1962) ont fourni l'ossature de cette liste. Les investigations de ces deux chercheurs ont porté sur des coupes au microtome de matériel inclus dans la paraffine après fixation au Hollande; l'hématoxyline ferrique a été utilisée pour les colorations.

Agrocybe.

A. arvalis, dura, firma, paludosa.

Conocybe.

C. pygmaeoaffinis, spicula.

Cortinarius.

C. bicolor, brunneus, caesiocyaneus, callisteus, cephalixus, cinnabarinus, cinnamomeus, claricolor, crassus, cumatilis, dibaphus, duracinus, elegantior, glaucopus, humicola, infractus, integerrimus, laniger, largus, obtusus, orellanus, phoeniceus, purpurascens, rigidus, rufoolivaceus, salor, semisanguineus, subporphyropus, subtortus, subvalidus, torvus, traganus, triformis, turmalis, varius, venetus (Clavel).

Crepidotus.

C. amygdalosporus, applanatus, cesatii, epibryus sensu Rom., *fragilis, luteolus, mollis, pubescens, variabilis* (Kühner).

Flammula.

F. astragalina, carbonaria, gummosa, inopus, lenta, scamba, spumosa (Lelong), *conissans, graminis.*

Galerina.

G. hypnorum, marginata, mniophila, paludosa, sideroides, sphagnorum, tibii-cystis, triscopa (Lelong).

Gymnopilus.

G. hybridus, liquiritiae (Lelong).

Hebeloma.

H. circinans, radicosum, sinapizans, sinuosum, testaceum, truncatum (Clavel), *fastibile, leucosarx, marginatulum, pusillum, repandum, sacchariolens, spoliatum, subsaponaceum* (Bruchet).

Hypholoma.

H. dispersum, elongatum, sublateritium, udum (Lelong), *capnoides, fasciculare*.

Inocybe.

I. asterospora, boltonii, bongardii, corydalina, haemacta, hystrix, leucoblema, napipes (Clavel).

Naucoria.

N. confragosa (Lelong), *granulosa, hololeuca, limulata, subincarnata* (Clavel), *autochtona, pellucida*.

Phaeocollybia.

P. christinae sensu Heim, *festiva, jennyae* sensu Lange, *lugubris* (Lelong).

Pholiota.

P. adiposa, flammans, lucifera, mutabilis, squarrosa (Lelong), *mulleri*.

Psilocybe.

P. semilanceata (Lelong), *coprophila, crobula*

Ramicola.

R. centunculus (Clavel).

Stropharia.

S. albonitens, coronilla, melasperma (Lelong).

Chez les *Coprinus*, *Psathyrella*, *Panaeolus* et *Agaricus* (= *Psalliota*) il est difficile de se faire une idée du stock nucléaire de la spore en raison de l'opacité de la paroi sporique dont la couleur sombre empêche de distinguer le contenu de façon suffisamment claire

Par contre, chez les *Agaricales leucosporées* que sont les *Lépiotes*, la numération des noyaux des spores n'offre aucune difficulté. Utilisant notamment la méthode de Giemsa, nous avons constaté que les spores sont binucléées chez les espèces des sections *Procerae* et *Annulosae*, chez la plupart des espèces de la section *Clypeolariae* et chez *L. irrorata*. Par contre nous nous n'avons trouvé que des spores uninucléées chez les *Clypeolariae* que sont *L. fuscovinacea* et *parvannulata*, chez les *Seminudae* que sont *L. bucknallii*, *L. hetieri*, *L. seminuda* et chez l'*Integrellae* qu'est *L. rufipes* (K. 1977).

Il est intéressant de noter que le genre *Lepiota*, qui, par l'absence de pigmentation de ses spores, semble, de tous les genres d'*Agaricales*, le plus proche des *Tricholomatales*, nous montre un comportement nucléaire de la baside à la spore, qui est celui des autres *Agaricales* pour certaines espèces, celui de nombreuses *Tricholomatales* pour d'autres

2°. LE COMPORTEMENT NUCLEAIRE DU MYCELIUM PRIMAIRE.

Dans la liste qui suit, nous avons rassemblé les résultats obtenus par divers

Chercheurs de l'École lyonnaise de Mycologie, au premier rang desquels il convient de citer H. C. Yen (1949-50).

Nous avons considéré comme primaires les *mycéliums dépourvus de boucles et de dicaryons* ; si, dans la plupart des cas, chacun de ces mycéliums était issu d'une seule spore, il est arrivé, dans quelques cas, que de tels mycéliums soient apparus au fil de repiquages de mycéliums initialement secondaires.

Le comportement nucléaire a été étudié sur le mycélium à des stades variés de son développement

Il a été étudié, d'une part sur le mycélium jeune, dont la continuité avec la spore dont il était issu était encore facilement reconnaissable, mycélium que nous appelons alors « germination » (G dans la liste qui suit), d'autre part sur le mycélium âgé, dont les rapports avec la spore d'origine sont, à nos yeux, perdus depuis longtemps, le plus souvent à la suite de repiquages plus ou moins nombreux (M dans la liste qui suit).

Pour le mycélium âgé, les noyaux n'ont été dénombrés que dans les articles terminaux, car c'est là que se manifestent de la façon la plus nette les différences entre espèces ; dans la liste qui suit, ce nombre est chiffré, ou, lorsqu'il est supérieur à 4, compris dans l'abréviation « Cen » (= Cénocytique). Lorsque les noyaux sont nombreux dans les articles terminaux, leur nombre est en général bien plus faible dans les articles intercalaires, où il peut éventuellement descendre jusqu'à 1.

Concernant les germinations, le dénombrement est fait alors que le mycélium n'est pas encore cloisonné ; c'est avec réserves qu'il faut accueillir les nombres indiqués lorsqu'ils sont faibles, car il peuvent avoir été pris sur des mycéliums encore trop peu développés ; par contre l'indication « cén. » conserve toute sa valeur.

Agrocybe.

M. cén. *A. aegerita, dura, firma, paludosa, praecox.*

G. cén. *A. dura, firma, paludosa, pediades, praecox.*

Bolbitius.

M. cén. *B. vitellinus.*

G. cén. *B. vitellinus.*

Conocybe.

M. cén. *C. aff. neoantipus.*

M. 1. *C. aberrans, pubescens, spicula, tenera* ; 1-3 *C. coprophila.*

G. 1 (3). *C. spicula.*

Coprinus.

M. cén. *C. callinus, congregatus, friesii, heptemerus, heterosetulosus, hexagonosporus, hiascens, impatiens, lagopus, micaceus, patouillardi, pellucidus, plagioporus, pyrhhantes, saccharinus, sassii, sclerocystidiosus, silvaticus, stellatus, stercorarius, subdisseminatus, subimpatiens, subpurpureus, truncorum.*

M. 1. *C. gonophyllus.*

G. cén. *C. auricomus, friesii, gonophyllus, hexagonosporus, impatiens, lagopus, plagioporus, plicatilis, pyrhhantes, radians, stercorarius, sassii, sclerocystidiosus.*

Crepidotus.

M. 2 (4-6). *C. pubescens.*

G. 2. *C. pubescens.*

Flammula.

- M. cén. *F. carbonaria*, *conissans*, *decussata*, *graminis*, *gummosa*, *lenta*, *lubrica*, *spumosa*.
G. cén. *F. graminis*, *gummosa*, *spumosa*.

Galerina.

- M. cén. *G. clavata*, *graminea*, *hybrida*, *marginata*, *mycenopsis*, *paludosa*, *rubiginosa* et var. *annulata*, *sphagnorum*, *unicolor*.
M. 3 (1). *G. mniophila*. 1. *G. sideroides*, *triscopa*.
G. cén. *G. badipes*, *clavata*, *mycenopsis*, *sphagnorum*.
G. 3-4. *G. marginata*. 1 (2). *G. sideroides*.

Gymnopilus

- M. cén. *G. hybridus*, *liquiritiae*, *spectabilis*.
G. cén. *G. hybridus*.

Hebeloma.

- M. cén. *H. anthracophilum*, *edurum*, *radicosum*, *sinapizans*, *truncatum*.
M. 1. *H. longicaudum*, *sinuosum*, *subsaponaceum*.
G. cén. *H. sinapizans*.
G. 1-2. *H. longicaudum*, *sinuosum*, *subsaponaceum*.

Hypholoma.

- M. cén. *H. capnoides*, *elongatum*, *fasciculare*, *sublateritium*, *udum* sensu Q.
M 1. *H. dispersum*, *polytrichi*.
G. cén. *H. capnoides*, *elongatum*, *sublateritium*.
G. 3-4 *H. fasciculare*. 1-4. *H. dispersum*.

Lepiota.

- M. 1. *L. cystophoroides*, *felina*, *fuscovinacea* (mycéliums primaires obtenus à la suite de bouture de carpophores).

Naucoria.

- M. 1. *N. autochtona*, *pellucida*.
G. 1 (2). *N. autochtona*, *pellucida*.

Panaeolus.

- M. cén. *P. ater*, *fimicola*, *retirugis*, *semiovatus*, *subbalteatus*.
M. 1.3. *P. acuminatus*. 1. *P. campanulatus*, *sphinctrinus*.
G. cén. *P. acuminatus*, *papilionaceus*, *semiovatus*, *subbalteatus*.

Pholiota.

- M. cén. *P. aurivella*, *mulleri*, *mutabilis*.
G. cén. *P. mutabilis*.

Psathyrella (au sens de *Drosophila*).

- M. cén. *P. atomata*, *gracilis*, *pennata*, *velutina*.
M. 1 (2-3). *P. marcescibilis*. 1. *P. bifrons*, *microrhiza*, *prona*, *silvestris*.
G. cén. *P. atomata*, *bifrons*, *candolleana*, *gracilis*, f. *corrugis*, *marcescibilis*, *microrhiza*.

Psilocybe.

- M. cén. *P. coprophila*, *semilanceata*, *wassonii*.
M. 4-1. *P. inquilina*. 3-1. *P. atrorufa*. 1. *P. caeruleascens*, *tenax*, *velifera*.
G. cén. *P. coprophila*, *crobula*, *semilanceata*.

Stropharia.

M. cén. *S. coronilla*, *melasperma*, *merdaria*, *squamosa*, *umbonatescens*.

G. cén. *S. melasperma*, *squamosa*, *umbonatescens*.

G. 1-3. *S. semiglobata*.

On ne manquera pas de remarquer l'absence, dans cette liste, des énormes genres *Cortinarius* et *Inocybe*, ainsi que d'autres genres, tels que *Agaricus*, *Alnicola*, *Phaeocollybia*, etc... Elle est due au fait que, dans les conditions ordinaires, nous ne sommes pas parvenus à obtenir la germination des spores d'espèces de ces genres.

On notera que lorsque la germination est cénocytique, les articles terminaux du mycélium primaire le sont également, comme si l'état binucléé de la spore était déjà un état cénocytique, simplement réduit à sa plus simple expression.

C. DEVELOPPEMENT DU CARPOPHORE DES AGARICALES.

1^o. L'ANGIOCARPIE ET SES DIVERSES MODALITES. (Fig. 33).

D'après l'excellente mise au point de REIJNDERS (1963), à laquelle nous ferons maints emprunts par la suite parce qu'elle traite du développement du carpophore dans l'ensemble des champignons lamellés, toutes les *Agaricales* dont le développement a été étudié à ce jour se sont révélées angiocarpes et pour toutes il s'agit d'**angiocarpie primaire**, c'est-à-dire que l'hyménophore s'ébauche à l'intérieur du primordium, à une profondeur plus ou moins grande.

L'angiocarpie est particulièrement évidente chez les *Agaricales* dont l'hyménophore reste abrité jusque près de la fin du développement par un voile (anneau ou cortine) tendu entre le stipe et le bord du chapeau.

A la suite de FRIES on distingue le *voile partiel*, qui va du stipe au bord du chapeau, abritant les lames à l'origine, et le *voile universel*, qui recouvre également le chapeau.

a. Les Agaricales angiocarpes dépourvues de voile universel.

Celles qui possèdent un voile partiel sont appelées **paravélangiocarpes** par REIJNDERS. Presque toutes les *Agaricales* auxquelles REIJNDERS attribue ce mode de développement ont un revêtement piléique cellulaire ou formé d'articles dressés perpendiculairement à la surface du chapeau, c'est-à-dire un revêtement qu'il est facile de distinguer par sa structure du voile partiel dont la structure est toujours filamenteuse.

Parmi les *paravélangiocarpes* dont le voile partiel forme un anneau, REIJNDERS cite *Agrocybe praecox* et *Panaeolus* (*Anellaria*) *semiovatus*; un examen à la loupe de carpophores sur le point de s'entr'ouvrir conduit déjà à l'idée que le tissu qui constitue leur anneau membraneux ne se prolonge pas au-dessus du chapeau, que ce n'est donc qu'un voile partiel.

Mais dans la majorité des espèces considérées comme *paravélangiocarpes* par REIJNDERS, il n'y a pas d'anneau; souvent même on ne voit aucune trace de voile sous-tendu en examinant à la loupe des carpophores sur le point de s'ouvrir; pour reconnaître leur paravélangiocarpie, il faut étudier le développement du carpophore depuis des primordiums minuscules; on s'aperçoit alors de la présence d'un voile partiel chez les jeunes ébauches de carpophores, mais ce voile ne se développant plus guère par la suite, il n'en reste aucune trace visible à l'œil nu ou à la loupe chez le jeune adulte.

Dans un même ensemble naturel on peut rencontrer des espèces dont le voile partiel se développe en anneau et d'autres où, cessant de bonne heure son développement, on n'en voit pas ou guère de traces chez l'adulte. *Agrocybe*

semiorbicularis et *Panaeolus campanulatus* sont dans ce dernier cas ; seraient encore dans ce cas, selon REIJNDERS, *Coprinus bisporus* et *miser*.

Le terme « *lipsanenchyme* » a été proposé par REIJNDERS « pour désigner le tissu rémanent chez les très jeunes primordiums (lorsque le pileus et le stipe se différencient) dans l'angle formé par la base du pileus et le stipe ». Le voile partiel annuliforme de *Agrocybe praecox* et de *Panaeolus semiovatus* résulte du développement du lipsanenchyme.

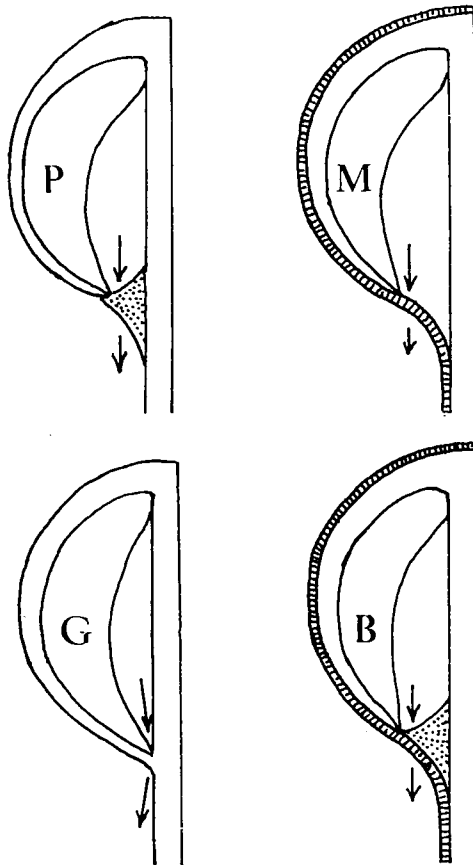


Fig. 33. — Schémas illustrant les diverses modalités d'angiocarpie primaire. Paravélangiocarpie (P). Gymnangiocarpie (G.). Monovélangiocarpie (M). Bivélangiocarpie (B). Le voile universel est hachuré ; le voile partiel est pointillé. Les flèches marquent l'emplacement de la rupture qui se produira lors de l'épanouissement du chapeau.

REIJNDERS appelle **gymnangiocarpes** des espèces qui, à aucun stade de leur développement, ne montrent de voiles, ni même de lipsanenchyme ; les gymnangiocarpes sont quand même angiocarpes car les hyphes de la surface du stipe se poursuivent au début dans celles de la marge du chapeau, mais pas au-dessus de son revêtement, qui est hyméniforme ; selon REIJNDERS *Coprinus plicatilis* en est un exemple.

Comme on le voit, la paravélangiocarpie et la gymnangiocarpie peuvent se rencontrer dans des espèces d'un même genre (ici *Coprinus*), voire dans des espèces appartenant à une même section de genre ou à des sections voisines. Il est bien évident que la gymnangiocarpie n'est qu'un cas limite de la paravélangiocarpie, le voile partiel étant, suivant les espèces, bien développé, plus ou moins rudimentaire ou nul, et l'on conçoit que, pour plusieurs espèces (*Bolbitius* et *Pluteolus* par exemple), REIJNDERS ait hésité à dire si elles sont plutôt paravélangiocarpes que gymnangiocarpes.

Pour classer une espèce parmi les paravélangiocarpes ou les gymnangiocarpes, REIJNDERS ne s'est servi que de coupes axiales de primordiums inclus au préalable dans la paraffine. En examinant, sur le vivant, des scalps d'*Agaricales* à revêtement piléique cellulaire, qui passaient pour dépourvues de voile universel, nous avons découvert, chez certaines, au-dessus du revêtement cellulaire, quelques hyphes filamenteuses dispersées, qui, à notre avis, représentent des restes d'un voile universel si peu développé qu'il doit forcément passer inaperçu sur coupes à la paraffine. Il est donc probable que plusieurs espèces considérées comme paravélangiocarpes ou gymnangiocarpes par REIJNDERS, ne le sont qu'approximativement (K. 1935).

b. *Les Agaricales qui présentent un voile universel.*

La notion de voile universel s'impose quand ce voile forme, à la surface du chapeau, une couche que l'on peut très facilement éliminer sans léser le revêtement piléique sous-jacent. Divers *Psathyrella* et *Coprinus* fournissent des exemples bien connus de ce cas. Les larges plaques blanchâtres appliquées à la surface du chapeau noircissant de *Coprinus picaceus* (qui doit son nom à cet aspect) proviennent de la disjonction d'un voile universel initialement continu. Les mèches si facilement caduques du chapeau de *Coprinus lagopus* ou de *C. radiatus* sont également des productions du voile universel ; de même les granules piléiques auxquels *C. micaceus* doit son nom.

Alors que, chez les *Agaricales*, le voile partiel a toujours une structure filamenteuse, les articles allongés qui constituent ses hyphes ne se différenciant pas d'une façon remarquable, le voile universel est beaucoup plus diversifié. On sait que, dans le genre *Coprinus*, plusieurs sections sont caractérisées par des particularités structurales du voile universel : dans certaines espèces on n'y trouve que des articles allongés, de forme banale, qui constituent des hyphes tantôt grêles et enchevêtrées, tantôt plus grosses et fasciculées parallèlement de manière à former des mèches, comme chez *C. lagopus* ou *radiatus* ; dans d'autres ce voile universel présente des articles globuleux, comme chez *C. micaceus* et dans le groupe de *C. stercorarius*.

Chez les espèces à voile universel facilement séparable, le revêtement piléique s'en distingue par la cohésion plus grande de ses articles, parfois en outre par leur forme ; chacun sait que, par exemple chez les *Psathyrella*, le voile universel tranche, par sa structure filamenteuse, sur le revêtement piléique dont la structure est franchement cellulaire.

À côté d'*Agaricales* dont le voile universel est facilement séparable du revêtement piléique, il en est où il est étroitement adné à celui-ci ; c'est le cas des *Hypholoma* du groupe *fasciculare* (*Nematoloma* Karst.), où le voile universel filamenteux est étroitement adné à la cuticule pseudoparenchymatique, ce que FAYOD avait déjà bien remarqué puisqu'il écrivait, dans sa définition du genre *Nematoloma* : « Espèces... à cuticule piléique cellulaire et à voile général (épicutis) fibreux. ».

Il arrive même que, sur le chapeau, il n'y ait pas de revêtement distinct du voile universel ; c'est le voile universel qui tient lieu de revêtement piléique ; *Cystoderma carcharias* fournit un exemple très connu de ce cas ; le voile annulaire, de structure filamenteuse du côté interne, de structure celluleuse du côté externe, se poursuit sur le stipe qu'il guêtre et sur le chapeau dont il forme le revêtement

Dans de nombreuses Lépiotes de la section friesienne *Clypeolarii*, le revêtement du chapeau est rompu en une multitude d'écaillés ou de mèches qui laissent apercevoir la chair piléique mise à nu ; or, très souvent, on trouve, dans la partie inférieure du stipe, des écaillés ou mèches exactement semblables à celles du chapeau ; les mèches du chapeau ne sont donc pas des formations qui lui sont spéciales ; elles proviennent de la rupture de la partie supérieure d'un voile universel initialement continu, de la partie inférieure ou (et) moyenne du stipe, à la surface du chapeau.

Quelques *Agaricales* qui possèdent un voile universel passent pour dépourvues de voile partiel ; ce sont les **monovélangiocarpes** de REIJNDERS. *Cystoderma carcharias* est un exemple typique de ce cas, illustré parmi les *Agaricales* par *Phaeolepiota aurea*. Nombre d'*Inocybe* n'auraient également qu'un voile, le voile universel ; c'est déjà ce que prétendait FRIES.

Mais la plupart des *Agaricales* qui possèdent un voile universel ont également un voile partiel ; elles sont **bivélangiocarpes** dans la terminologie de REIJNDERS. Sont dans ce cas les Lépiotes autres que les *Cystoderma*, ainsi que pas mal d'*Agaricales* chromosporées, qu'il s'agisse de types possédant un anneau, comme des *Agaricus* (= *Psalliota*), des *Stropharia* ou des *Pholiota*, ou de types sans anneau.

Il est essentiel de retenir que si, dans nombre d'espèces, le voile partiel joue un rôle essentiel dans la constitution de l'anneau, celui-ci comporte fréquemment, en outre, des parties du voile universel, qui le doublent à la face inférieure, ou qui le bordent. C'est pourquoi il ne faut pas baptiser voile partiel tout anneau ; dans les cas où l'on hésitera sur sa nature exacte, on pourra l'appeler tout simplement « voile sous-tendu ». Le schéma Fig. 33 risque de laisser croire qu'au niveau du voile sous-tendu des bivélangiocarpes la limite entre voile universel et voile partiel est toujours tranchée ; il est donc bon de souligner que, dans bien des cas, il n'en est rien et que, même sur des coupes radiales examinées au microscope, on observe au contraire un passage progressif d'un des tissus à l'autre.

La *bivélangiocarpie* passe d'une part à la *paravélangiocarpie* par le biais d'espèces dont le voile universel est si réduit qu'il risque de passer inaperçu sur des coupes radiales, comme nous l'avons rappelé plus haut, d'autre part à la *monovélangiocarpie* par le biais d'espèces dont le voile partiel est réduit à un lipsanenchyme rudimentaire.

2°. ORDRE D'APPARITION DES DIFFÉRENTES PARTIES DU CARPOPHORE.

Chez plusieurs *Agaricales* les premières parties du carpophore à être reconnaissables dans le primordium sont, soit le stipe, identifiable à l'alignement longitudinal de ses hyphes (espèces **stipitocarpes**), soit le chapeau (espèces **piléocarpes**), soit souvent ces deux parties à la fois (espèces **piléostipitocarpes**). Chez d'autres *Agaricales* l'hyménophore est toujours l'une des premières parties du carpophore à être reconnaissable, soit qu'il commence sa différenciation avant le chapeau et le stipe (espèces **hyménocarpes**), soit qu'il s'ébauche en

même temps que le chapeau (espèces **hyménopiléocarpes**) ou en même temps que le chapeau et le stipe (espèces **isocarpes**).

S'il est vrai, comme il semble résulter de l'inventaire de REIJNDERS, que les Coprins sont, suivant les espèces, piléostipitocarpes, isocarpes ou hyménocarpes, l'ordre d'apparition des différentes parties du carpophore ne semble pas présenter un grand intérêt systématique. On peut toutefois remarquer que, dans l'état actuel de nos connaissances, les *Agaricales* stipitocarpes appartiennent uniquement à des genres dont aucune espèce n'a de pore germinatif et dont aucune n'a la paroi sporique violette ou noire (la spore est ocracée ou blanche), alors que les *Agaricales* hyménocarpes, hyménopiléocarpes ou isocarpes ne comprennent que des genres chromosporés, dont certains représentants au moins ont un pore germinatif.

De cet aperçu, on est tenté de conclure, avec REIJNDERS, que le type stipitocarpe de développement est le plus primitif, le type hyménocarpe le plus évolué.

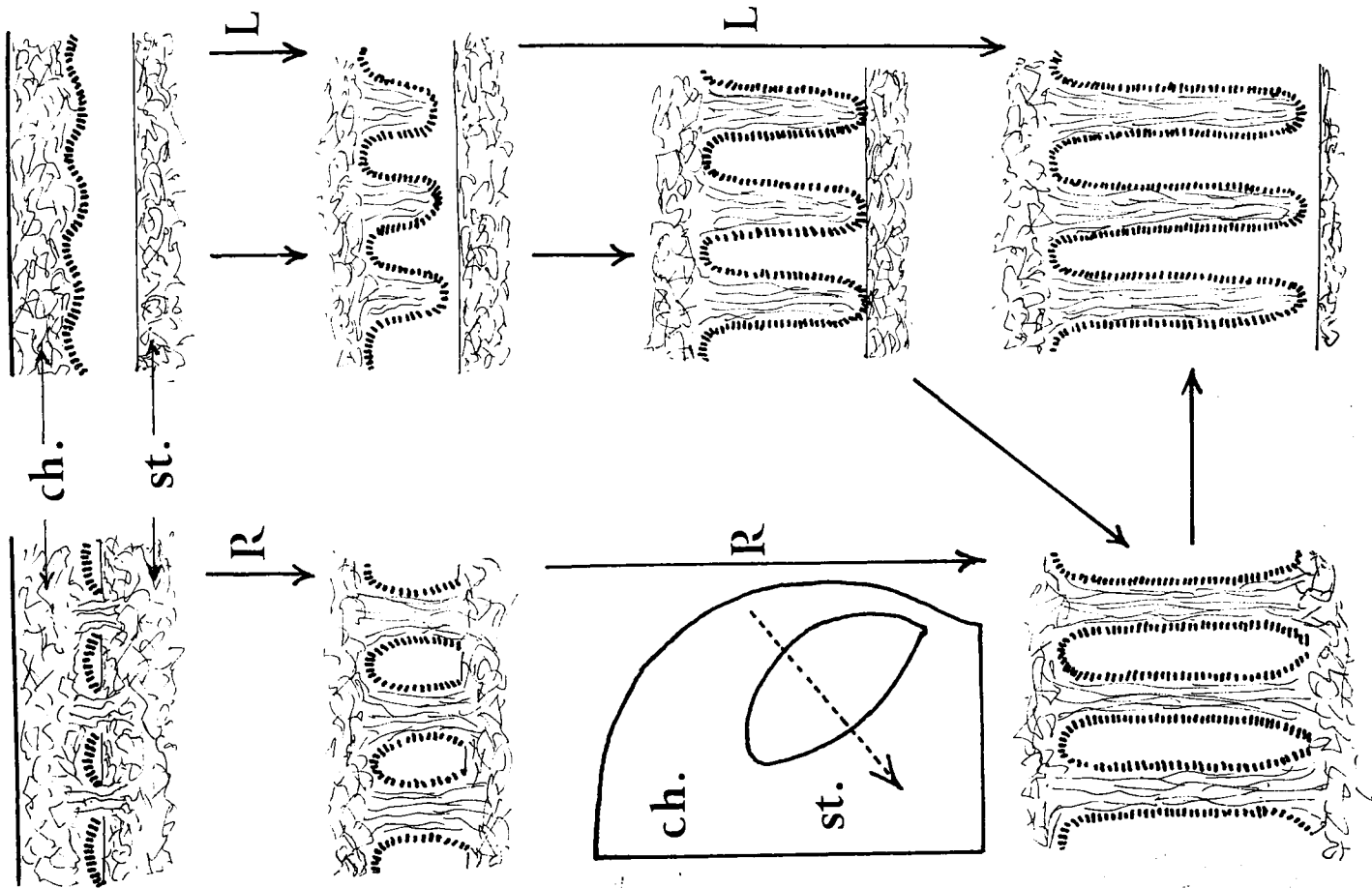
3°. DEVELOPPEMENT DES LAMES (Fig. 34).

Dans la majorité des *Agaricales*, les lames se présentent, au début de leur développement, comme des plis rayonnants d'une zone centrée sur le stipe ; ce sont ces plis qui, en devenant de plus en plus élevés deviendront les lames de l'adulte ; au début ils sont bas et même, à un stade suffisamment précoce du développement du carpophore, ils n'existent pas, la zone qui leur donnera naissance étant alors unie. Une couche très chromophile, dont la structure palissadique rappelle celle du futur hyménium, tapisse d'une façon continue la zone centrée sur le stipe, déjà avant la formation des plis et lorsque ceux-ci s'édifient, cette couche les tapisse de façon continue, tant au fond des sillons qui les séparent que sur leurs flancs et sur leur arête. Un tel mode de développement est dit **lévhyménien** pour rappeler que la couche palissadique comme le futur hyménium revêt une surface à l'origine unie.

Dans nombre d'*Agaricales*, les plis qui sont à l'origine des lames se forment au plafond d'une cavité annulaire, dite prélamellaire par ATKINSON, qui, en 1916, attribuait sa formation à des tensions occasionnées par des inégalité dans les vitesses de croissance des différentes parties du primordium. Selon les espèces, cette cavité annulaire est haute, de sorte que, tant que les plis sont encore bas, leur tranche est éloignée du plancher de cette cavité, ou elle est au contraire si basse que, dès l'origine des plis, la tranche de ceux-ci est très proche de ce plancher, voire éventuellement le touche très tôt.

Divers auteurs ont prétendu que, dans plusieurs *Agaricales*, en particulier dans plusieurs Coprins, les lames naissent d'une façon différente. Le croquis que nous avons publié en 1926 et que nous reproduisons ici (Fig. 35), représente une partie d'une coupe pratiquée en travers d'un jeune chapeau encore fermé de Coprin ; on voit, en haut, les hyphes du stipe sectionnées en travers et, en bas, les hyméniums caractérisés, chez les Coprins, par le pavage continu de volumineuses pseudoparaphyses, dans lequel sont enchassées les basides. On ne peut qu'être frappé par les rapports qui existent à ce stade, d'une part entre lames adjacentes, l'hyménium d'une lame étant en continuité avec celui de la lame adjacente, d'autre part entre les hyphes de la trame des lames et celles de la surface du stipe.

Un dessin de BULLER relatif à une autre espèce de Coprin, montre aussi nettement les rapports existant entre les hyphes de la trame des lames et celles de la surface du stipe. Dès 1916, ATKINSON avait noté qu'à certains stades du développement des Coprins, les hyphes de la trame des lames s'entrelacent avec



celles de la surface du stipe. Il est clair qu'à de tels stades, si l'on peut parler de lames, on ne peut parler d'arête de lames ; les arêtes ne se formeront de façon définitive que lorsque, peu avant l'épanouissement du chapeau, les lames se sépareront les unes des autres et du stipe.

Quelle est l'origine de la structure que nous venons de décrire ? Partant du schéma de développement des lames commun à la majorité des *Agaricales*, schéma qui vient d'être rappelé, on peut imaginer que lorsque la croissance en hauteur des plis a amené leur tranche au contact du stipe ces arêtes s'ouvrent sur sa surface. ATKINSON attribuait cette ouverture à la pression exercée sur le stipe par la croissance en hauteur des plis, pression tendant de plus en plus à rejeter sur les côtés les articles de la palissade qui, à l'origine, revêtait l'arête des plis comme leurs faces. Quoiqu'il en soit, dans l'hypothèse que nous venons d'évoquer, la structure illustrée plus haut serait d'origine secondaire ; c'était l'opinion d'ATKINSON.

Mais plusieurs auteurs ont prétendu que, chez certaines espèces, elle est d'origine primaire ; même à des stades d'extrême jeunesse du carpophore (primordiums) on n'observerait jamais, chez ces espèces, de plis à arête libre, comme on en voit de façon régulière chez les *Agaricales* de type lévhyménien. Lorsque apparaît la couche palissadique chromophile qui fait penser au futur hyménium, celle-ci ne forme à aucun stade de zone continue centrée sur le stipe ; elle est limitée à des bandes rayonnantes situées sur les mêmes rayons que les futurs espaces interlamellaires, et qui sont séparés les unes des autres par des bandes d'hyphes unissant la trame du chapeau à la surface du futur stipe, d'abord directement tant qu'il n'y a pas encore de lames, puis, à partir du moment où celles-ci commencent à se développer, par l'intermédiaire de leur trame. C'est la discontinuité originelle de la surface palissadique préfigurant le futur hyménium qui a fait baptiser **rupthyménien** le développement en question (LOCQUIN, 1953), par opposition au développement lévhyménien.

L'existence d'un développement rupthyménien, admise par plusieurs auteurs, a été niée par d'autres. C'est que le problème est difficile à résoudre, d'une part pour des raisons techniques, d'autre part à cause de l'existence possible d'intermédiaires entre ces deux modes de développement.

Fig. 34. — Schémas illustrant les ressemblances et les différences entre les développements *rupthyménien* (R) et *lévhyménien* (L) des lames. Dans la colonne de gauche est intercalé un schéma de coupe radiale dans un primordium de carpophore (ch = chapeau ; st = stipe) sur lequel le pointillé fléché indique l'orientation des coupes auxquelles sont consacrés les autres schémas. Les 3 croquis de la colonne de gauche réunis par les flèches R montrent 3 stades caractéristiques du développement *rupthyménien* : on remarquera que, même tout au début, (croquis supérieur) la couche palissadique qui est à l'origine plus ou moins lointaine de l'hyménium, est discontinue et que, pendant longtemps, les ébauches de lames n'ont pas d'arête : celle-ci ne s'individualise que tardivement (flèche allant de gauche à droite en bas de figure). Les 3 croquis de la colonne de droite réunis par les flèches L illustrent le développement *lévhyménien* typique ; ils montrent que les lames naissent par plissement de plus en plus accentué du plafond de la *cavité prélamellaire* et qu'à tous les stades elles présentent une arête distincte de la surface du stipe. On remarquera la continuité originelle de l'assise palissadique (croquis supérieur de la colonne de droite), qui est la caractéristique fondamentale du développement lévhyménien, celle qui l'oppose au type rupthyménien. Les 3 croquis supérieurs de la colonne de droite réunis par des flèches présentent une variante du type lévhyménien dans laquelle l'arête des lames arrive finalement au contact du stipe. La flèche oblique, unissant la colonne de droite à la colonne de gauche, correspond à un cas particulier dans lequel l'arrivée des arêtes des lames au contact du stipe est suivie de leur ouverture sur la surface de ce dernier (développement *faussement rupthyménien*).

Concernant les difficultés techniques, il est évident qu'il est nécessaire de suivre le développement depuis les premiers stades pour ne pas risquer de confondre un développement réellement ruphyménien avec un développement lévhyménien, dans le cas particulier où celui-ci conduirait à une ouverture de l'arête arrivée au contact du stipe. Il est également nécessaire d'étudier toutes

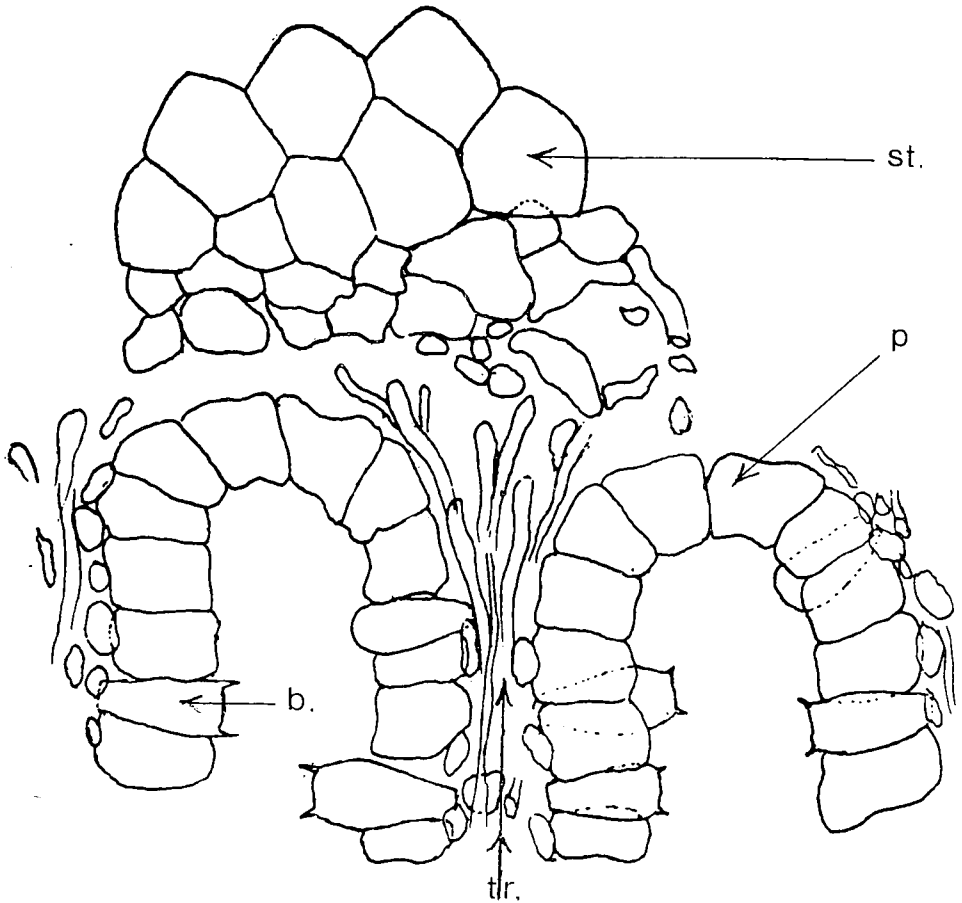


Fig. 35. — Partie de coupe transversale de jeune carpophore d'un *Coprinus* du groupe de *C. ephemerus*, dont le chapeau était encore fermé, pour montrer qu'à ce stade l'arête des lames n'est pas encore individualisée : les hyphes de la trame des lames (tr.) s'étalent à la surface du stipe (st.) et l'hyménium d'une lame, reconnaissable à ses volumineuses pseudoparaphyses (p), et à ses basides (b), est en continuité avec celui de la lame adjacente autour du stipe.

les coupes sériées pratiquées dans un carpophore entier car, comme l'a fait remarquer ATKINSON dès 1916, on peut facilement être induit en erreur en n'examinant que quelques coupes, par exemple que celles qui sont pratiquées trop près de l'axe du carpophore, dans la région où les lames sont plus ou moins adnées au stipe dans nombre d'espèces.

Si le mode ruphyménien existe réellement, il est vraisemblable qu'il est

relié au mode lévhyménien par des transitions insensibles car les modes lévhyménien et rupthyménien ont parfois été signalés dans des espèces différentes d'un même genre très naturel, comme par exemple le genre *Coprinus*. Partant du mode rupthyménien typique, c'est-à-dire où les bandes rayonnantes de tissu palissadique qui donneront naissance à l'hyménium sont séparées les unes des autres par des bandes relativement larges et formées de nombreuses hyphes unissant le tissu du chapeau à celui de la surface du stipe, il est facile de concevoir que dans certaines espèces ces dernières bandes soient étroites et formées d'hyphes moins nombreuses, et que dans d'autres, ces hyphes soient si peu nombreuses qu'elles échappent sur certaines coupes.

ATKINSON avait fait remarquer que, si la formation de la cavité prélamellaire est due à des tensions, on peut bien s'attendre à ce que, chez les espèces où elle reste très basse, son plafond soit encore relié au plancher par des hyphes ou par de lâches faisceaux d'hyphes, alors que chez les espèces où la cavité prélamellaire devient haute, de telles hyphes disparaissent vite, rompues dès que la distance entre le plafond palissadique et le plancher de cette cavité est devenue suffisamment grande.

Quoiqu'il en soit, dans les limites de l'ordre des *Agaricales*, tel que conçu ici, le développement rupthyménien n'a été indiqué que chez des espèces chromosporées, à pore germinatif : divers *Coprins* et quelques espèces d'autres genres, à spores noires, brunes ou ocracées, dont le revêtement piléique a une structure celluleuse.

Il est donc logique de considérer que le mode rupthyménien de développement des lames constitue un caractère évolué, comme la différenciation d'un revêtement piléique celluleux et celle d'un pore germinatif, vraisemblablement aussi la pigmentation de la paroi sporique.

4°. DEVELOPPEMENT DE L'HYMENIUM.

« Lamellae... papilionaceae » i. e. *variegatae*, écrivait FRIES dans la diagnose de sa coupure *Panaeolus*. Comme l'a fait remarquer FAYOD, si les lames des *Panaeolus* sont mouchetées de plages noires et de plages claires, c'est parce que les spores ne sont pas mûres en même temps sur ces plages.

BULLER a précisé qu'à un moment donné toutes les spores portées par les basides d'une même plage sont dans le même état de développement (Fig. 35). Lorsque les spores sont mûres leur paroi est d'un noir opaque et la plage correspondante est noirâtre. Après projection de ces spores, la plage est devenue pâle. Une nouvelle génération de basides y produit une nouvelle génération de spores ; tant que la paroi de celles-ci est encore incolore, la plage reste pâle ; elle passe ensuite au brun puis au noir au fur et à mesure que les parois sporiques deviennent de plus en plus pigmentées. Après projection des spores de cette seconde génération, la plage est redevenue pâle. Selon BULLER, chez *P. campanulatus*, une plage donnée peut être environ 10 fois pâle et, en alternance, environ 10 fois noire, c'est-à-dire que pendant les quelques jours où le carpophore projette des spores, une même plage verra se succéder une dizaine de générations de basides et de spores.

D'après les observations de BULLER et les nôtres, des lames *papilionacées* (nous disons plus souvent *nuageuses* ou *nébuleuses*) peuvent se rencontrer dans des genres fort variés, comme le montre la liste suivante d'espèces où cette particularité a été notée par BULLER (B) ou par nous même.

Agaricus.

A. arvensis (B), *campestris* (B), *silvaticus* (B).

Agrocybe.

A. aegerita, erebia.

Cortinarius.

C. arvinaceus (B), collinitus (B), elegantior.

Crepidotus.

C. calolepis, mollis (B).

Flammula.

F. alnicola, carbonaria (B), scamba.

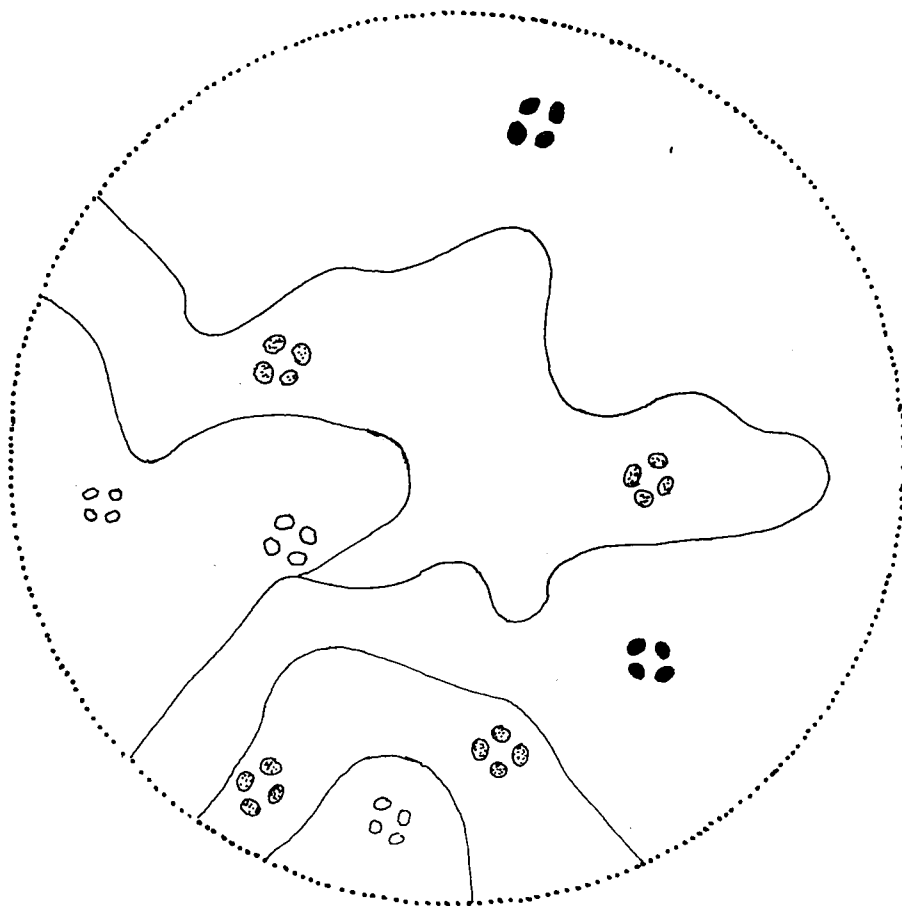


Fig. 36. — Schéma d'un hyménium de *Panaeolus* vu de face, avec mise au point sur les spores, pour illustrer l'aspect microscopique du caractère papilionacé des lames. On a indiqué par des lignes courbes les limites entre plages dont les spores ne sont pas au même stade de développement, ce que l'on reconnaît sur ce schéma au fait que certaines sont blanches (spores jeunes à paroi encore non colorée), alors que d'autres sont pointillées (spores plus âgées à paroi brune), d'autres enfin noires (spores mûres à paroi noire). Chaque groupe de 4 spores correspond à l'ensemble des spores portées par une même baside, ensemble appelé « tétrade ». Pour ne pas compliquer inutilement le dessin on n'a figuré dans chaque plage que deux (voire éventuellement une seule) des nombreuses tétrades de spores produites. (Inspiré de BULLER).

Hebeloma.

H. sinapizans.

Hypholoma.

H. capnoides, dispersum, ericaeum (B), fasciculare (B.), subericaeum, sublateritium.

Panaeolus.

P. campanulatus (B), foenicicii (B), papilionaceus (B), semiovatus (B).

Pholiota.

P. aurivella, destruens, fusca, mutabilis (B), squarrosa.

Psathyrella.

P. pyrotricha (B), spadicea, velutina (B).

Psilocybe.

P. coprophila, semilanceata (B).

Stropharia.

S. aeruginosa (B), albonitens, coronilla, merdaria, semiglobata (B), umbo-natescens.

Si les plages des lames des *Panaeolus* sont frappantes, c'est parce qu'elles sont relativement étendues et que les spores sont noires à maturité. Là où la pigmentation des spores mûres est moins sombre et surtout si, en même temps, les plages sont plus petites que chez les *Panaeolus*, l'aspect nuageux des lames échappe plus facilement ; pour le détecter sûrement il faut observer obliquement et à la loupe les faces de lames de carpophores qui viennent d'être cueillis, car il est clair que sur des carpophores récoltés depuis quelque temps et qui ont séjourné après la récolte dans des positions variées, des spores mûres d'une plage peuvent être projetées sur une plage voisine dont les spores étaient immatures.

FRIES a distingué ses deux grandes coupures d'*Agaricales* à spores noires, *Panaeolus* et *Psathyrella* en se basant en particulier sur le fait que les lames sont nuageuses dans la première et pas dans la seconde.

Il est probable que, dans de nombreuses *Agaricales* autres que les *Psathyrella* friesiens, les lames ne soient pas nuageuses, mais il est vraisemblable que, dans certaines coupures, tous les intermédiaires existent suivant les espèces, entre des lames nuageuses et d'autres qui ne le sont absolument pas, ceci suivant les dimensions des plages ; il est évident que si les plages ont une largeur trop faible, celles-ci passeront inaperçues lors d'observations à l'aide d'une simple loupe.

Comme nous l'avons montré en 1935 sur des *Conocybe*, les dernières basides formées par un carpophore sont souvent plus courtes que celles de première génération, et peuvent avoir une forme sensiblement différente ; alors que les premières basides sporifères des *Conocybe* sont claviformes-pédonculées, les dernières peuvent être obovales ou elliptiques (Fig. 36).

C'est pourquoi, contrairement à la plupart des auteurs, nous négligeons habituellement d'indiquer la longueur des basides dans nos descriptions d'espèces.

D. UN ASPECT DES ACTIVITES BIOCHIMIQUES DU MYCELIUM : L'OXYDATION DE PRODUITS PHENOLIQUES.

Dans la première partie de cette suite, partie consacrée aux *Boletales*, ARPIN a rappelé que les changements de coloration du carpophore de plusieurs espèces,

qui surviennent à la suite d'un froissement, d'une cassure ou d'une coupure, sont dus à l'oxydation de substances phénoliques contenues dans le carpophore, oxydation catalysée par des enzymes particulières, naturellement appelées *phénol-oxydases*.

Les phénoloxydases sont extrêmement répandues chez les champignons, même chez nombre d'espèces dont la chair est immuable à la coupure ; c'est que manquent chez elles les produits phénoliques à oxyder ; la présence de phénoloxydases peut être mise en évidence chez plusieurs espèces à chair immuable en appliquant sur le carpophore entier ou sur sa section une solution renfermant

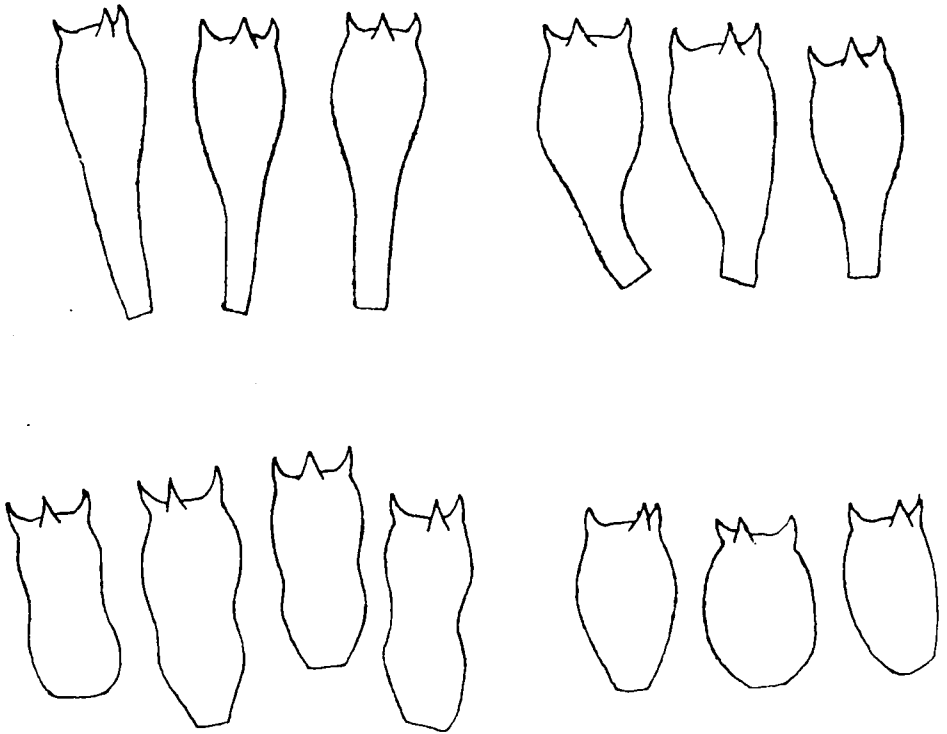


Fig. 37. — Basides d'une même espèce de *Conocybe* à divers âges de développement du carpophore. En haut, à gauche, basides d'un jeune carpophore ; en bas à droite, basides d'un vieux carpophore.

un produit phénolique adéquat ; la solution le plus souvent employée est la teinture de gaiac, qui provoque l'apparition d'une coloration bleue sur la chair des espèces renfermant une phénoloxydase convenable. Dans un travail consacré aux réactions macrochimiques chez les Champignons, BATAILLE (1948) a rapporté les observations faites par lui, à l'aide de cette teinture, sur nombre d'espèces.

L'intérêt systématique de la détection de certaines phénoloxydases au niveau du mycélium a été bien mis en évidence par les auteurs qui ont travaillé sur

les champignons lignivores. On sait que de nombreux champignons lignivores produisent une *pourriture blanche* du bois, alors que d'autres produisent une *pourriture brune*, et que l'expérience a appris que le type de pourriture constitue un caractère dont l'intérêt systématique est indéniable et dépasse, dans plusieurs ensembles, le niveau de l'espèce. La détermination directe du type de pourriture au laboratoire demandant de longs mois, on a recherché si certaines activités biochimiques rapidement reconnaissables sur les mycéliums en culture ne seraient pas en corrélation avec le type de pourriture.

En 1928 BAVENDAMM prétendit que seul le mycélium de champignons responsables de la pourriture blanche est capable d'oxyder le triphénol qu'est l'*acide gallique* introduit dans un milieu gélosé, oxydation qui se manifeste par l'apparition d'une zone brune autour du fragment de mycélium déposé sur un tel milieu.

Cette conclusion servit de point de départ aux expériences de DAVIDSON, CAMPBELL et BLAISDELL (1938), visant à éprouver la valeur du test de BAVENDAMM, et aux études de M. K. NOBLES (1948), qui a utilisé ce test à la confection d'une clé qu'elle a publiée dans le but de faciliter l'identification des champignons lignivores dont on ne possède que le mycélium. Ces recherches ont montré que, si des exceptions existent à la règle de BAVENDAMM, elles sont rares.

En 1958, BODIN a recherché les phénoloxydases mycéliennes dans de nombreuses espèces d'*Aphyllorphorales*, en utilisant, non plus seulement le triphénol qu'est l'*acide gallique*, mais trois monophénols : le *gaïacol*, le *paracrésol* et la *tyrosine*. La technique utilisée est simple ; on repique le mycélium du champignon sur un milieu nutritif gélosé, et, après 6 semaines de culture, on découpe, contre l'implant, une lame de milieu envahi par le mycélium ; cette lame, toujours de la même dimension, dite bouture, est déposée sur un milieu gélosé dans lequel on a dissous le phénol à tester. Au bout d'une semaine on note le résultat. L'oxydation se manifeste par l'apparition d'une coloration caractéristique du phénol utilisé : rouge avec le gaïacol (G), brune avec l'acide gallique (Ag), brune à brun orangé avec le paracrésol (P), noire avec la tyrosine (T). Alors qu'avec certaines espèces la gélose au phénol se colore suivant une zone plus ou moins large tout autour de la bouture (++++ à +++ suivant la largeur plus ou moins grande de cette zone de diffusion), avec d'autres la coloration est localisée sous la bouture (++) ou dans la bouture (+) ; avec d'autres enfin aucune coloration n'apparaît (0). Pour le paracrésol la zone de diffusion étant moins nettement limitée, sa largeur est difficile à mesurer et l'on se contente de dire, en cas de réaction positive, si cette zone est large (TF) ou localisée aux abords de la bouture (F) ; si la réaction est moins marquée on l'exprime par M (réaction moyenne) ou L (réaction légère).

En utilisant les techniques mises au point par BODIN, des recherches étendues ont été entreprises au Laboratoire de Mycologie de la Faculté des Sciences de Lyon, mais cette fois sur des champignons à lames. Les résultats obtenus étant restés pour la plus grande part inédits (Diplômes d'études supérieures de PIROARD, 1956, et de VIALE, 1961), nous les résumons ci-dessous, en nous limitant à cette place à l'ordre des *Agaricales*, au sens étroit où nous prenons ici ce vocable

Nous exprimons les résultats comme BODIN, à cette différence près que, pour gagner de la place, nous remplaçons +++++ à + par 5 à 1. Le milieu de culture utilisé pour obtenir les boutures à tester est généralement le milieu Malt-Agar de NOBLES ; un milieu à l'hydrolysate de caséine n'a été employé que dans quelques cas, ce qui est indiqué par (h).

Agaricus (au sens *Psalliota*).

- Ag. 5 *comtulus*, cf. *lanipes*, *radicatus*, *xanthodermus* (h) et var. *lepiotoides* (h) — 4.5 *abruptibulbus* — 4 *meleagris*, *silvicola*.
G. 5 *abruptibulbus*, *comtulus*, cf. *lanipes*, *meleagris*, *radicatus*, *xanthodermus* (h) et var. *lepiotoides* (h) — 4 *silvicola*.
T. 4 cf. *lanipes* — 2.5 cf. *lanipes* (h) — 0.5 *abruptibulbus* — 0 *comtulus*, *meleagris*, *radicatus*, *silvicola*, *xanthodermus* (h) et var. *lepiotoides* (h).
P. 0 *abruptibulbus* (h), *comtulus*, cf. *lanipes* (h), *meleagris*, *radicatus*, *silvicola*, *xanthodermus* (h) et var. *lepiotoides* (h).

Agrocybe.

- Ag. 5 *pediades* (h), *praecox* — 4 *dura* (h) — 0 *aegerita*.
G. 5 *pediades*, *praecox* — 4 *dura* — 0 *aegerita*.
T. 1 *aegerita* — 0 *dura*, *pediades*, *praecox*.
P. F *dura*, *praecox* — M *pediades* — (L) *aegerita*.

Bolbitius.

- Ag. 0.5 *titubans*.
G. 0 *titubans*.
T. 0 *titubans*.
P. 0 *titubans*.

Conocybe.

- Ag. 4 *pubescens*, *togularis* sensu Ricken — 0.5 *rickenii*.
G. 4 *pubescens*, *togularis* sensu Ricken — 0.5 *rickenii*.
T. 3 *rickenii* — 1.5 *togularis* — 0 *pubescens*.
P. F *togularis* — M *rickenii* — L *pubescens*.

Coprinus.

- Ag. 5 *comatus* — 3 *martinii* (h) — 2.5 *plicatilis* — 2 *disseminatus* — 0.5 *verrucispermus* (h) — 0 *lagopus*, *sassii* (h), *verrucispermus*.
G. 5 *comatus* — 4 *plicatilis* — 2.5 *verrucispermus* (h) — 2 *lagopus* — 1 *disseminatus*, *martinii* — 0 *hiascens*, *sassii*, *verrucispermus*.
T. 4 *plicatilis* — 0 pour tous les autres cités pour Ag. et G.
P. M *plicatilis* — LM *hiascens* — 0 pour tous les autres.

Cortinarius (h).

- Ag. 3 *vibratilis* — 2 *cephalixus* — 1 *parvus*.
G. 4 *vibratilis* — 2 *cephalixus* — 1 *parvus*.
T. 4 *cephalixus* — 1 *vibratilis* — 0 *parvus*.
P. F *cephalixus*, *vibratilis* — 0 *parvus*.

Crepidotus.

- Ag. 4 *epibryus* sensu Rom. — 0.5 *applanatus*.
G. 3 *epibryus* — 0.5 *applanatus*.
T. 3.5 *applanatus* — 1 *epibryus*.
P. F *applanatus* — L *epibryus*.

Flammula.

- Ag. 5 *alnicola*, *carbonaria*, *gummosa*, *lubrica*, *scamba*, *spumosa* — 4 *graminis*, *lenta*.
G. 5 *lenta*, *lubrica* — 4 *alnicola*, *spumosa*, *scamba* — 2.5 *carbonaria* — 1 *graminis*, *gummosa*.
T. 4 *graminis* — 3 *alnicola* — 2 *scamba* — 1.5 *lubrica* — 0 *carbonaria*, *gummosa*, *lenta*, *spumosa*.

P. *F alnicola, carbonaria, graminis, scamba* — MF *gummosa* — M *spumosa* — 0 *lenta, lubrica*.

Galerina.

Ag. 4 *badipes, graminea, marginata* — 3,5 *laricina* — 3 *triscopa* — 2 *mycenopsis* — 1,5 *camerina* (h) — 1 *sideroides* (h) — 0,5 *hypnorum, mniophila* — 0 *rubiginosa, var. annulata*.

G. 3 *badipes, marginata, mycenopsis* — 2 *graminea, laricina, sideroides, triscopa* — 0,5 *mniophila, rubiginosa, var. annulata* — 0 *camerina, hypnorum*.

T. 4 *hypnorum, mniophila, mycenopsis, sideroides* — 3 *laricina* — 1 *triscopa* — 0,5 *badipes* — 0 *graminea, laricina, marginata, rubiginosa var. annulata*.

P. TF *mniophila* — F *hypnorum, laricina, sideroides* — M *laricina, badipes, marginata, rubiginosa var. annulata, triscopa* — L *mycenopsis* — 0 *graminea*.

Gymnopilus.

Ag. 5 *hybridus, spectabilis* (h) — 3,5 *liquiritiae* — 1 *bellulus*.

G. 5 *hybridus* — 4 *liquiritiae, spectabilis* — 0 *bellulus*.

T. 4 *spectabilis* — 3,5 *liquiritiae* — 2 *hybridus* — 0 *bellulus*.

P. TF *liquiritiae, spectabilis* — F *bellulus* — 0 *hybridus*.

Hebeloma (résultats de BRUCHET).

Ag. 3 *circinans, subsaponaceum, radicosum* — 2,5 *longicaudum* — 2 *anthracophilum, crustuliniforme, edurum, hiemale, oculatum, pusillum, sacchariolum, sinapizans, vaccinum, velutipes* — 1,5 *kuehneri, remyi, spoliatum* — 1 *album, alpinum, ingratum, mesophaeum, sarcophyllum* — 0,5 *cistophilum, collariatum, leucosarx, marginatum, repandum* — 0 *calyptrosporium, fastibile, minus, testaceum, truncatum*.

G. 2 *circinans, longicaudum, radicosum* — 1 *anthracophilum, crustuliniforme, edurum, hiemale, kuehneri, oculatum, pusillum, remyi, sacchariolum, sinapizans, subsaponaceum, vaccinum, velutipes* — 0,5 *mesophaeum, spoliatum* — 0 *album, alpinum, calyptrosporium, cistophilum, collariatum, fastibile, ingratum, leucosarx, marginatum, minus, repandum, sarcophyllum, testaceum, truncatum*.

Hypoloma.

Ag. 5 *dispersum, fasciculare, polytrichi, sublateritium* — 4 *elongatum* — 3 *subericaeum*.

G. 5 *dispersum* — 4 *elongatum, polytrichi, subericaeum, sublateritium* — 3 *fasciculare*.

T. 4 à 2 *sublateritium* — 0,5 *fasciculare* — 0 *dispersum, elongatum, subericaeum*.

P. TF *fasciculare* — F *elongatum, polytrichi, sublateritium* — M *subericaeum* — L *sublateritium* — 0 *dispersum*.

Lepiota.

Ag. 5 *procera, excoriata* — 4 *cristata* (h), *fuscovinacea, naucina* (h) — 3,5 *irrorata* — 3 *seminuda* (h), *serena* (h).

G. 5 *naucina, procera* — 4 *excoriata* — 3 *cristata, irrorata* — 2 *seminuda* — 1 *fuscovinacea, Serena*.

T. 3,5 *seminuda* — 3 *naucina* — 2 *serena* — 0,5 *fuscovinacea*.

P. F *seminuda* — LM *fuscovinacea* — L *serena* — 0 *cristata, naucina*.

Leucocortinarius.

- Ag. 5 *bulbiger*.
- G. 5 *bulbiger*.
- P. 0 *bulbiger*.

Naucoria.

- Ag. 5 *carpophila* — 4.5 *confragosa* — 4 *erinacea*, *furfuracea*.
- G. 5 *carpophila*, *furfuracea* — 4.5 *confragosa* — 4 *erinacea*.
- T. 5 *erinacea* — 0 *carpophila*, *furfuracea*.
- P. TF *erinacea* — 0 *carpophila*, *furfuracea*.

Panaeolus.

- Ag. 5 *papilionaceus* — 3 *acuminatus* — 0.5 *fimicola* — 0 *campanulatus*, *foeniseccii*, *sphinctrinus*.
- G. 4 *fimicola*, *papilionaceus* — 2.5 *acuminatus* — 0 *campanulatus*, *foeniseccii*, *sphinctrinus*.
- T. 4 *acuminatus*, *fimicola*, *papilionaceus* — 3 *foeniseccii* — 1 *campanulatus*, *papilionaceus* (autre souche) — 0 *sphinctrinus*.
- P. F *fimicola* — MF *foeniseccii* — M *acuminatus*, *campanulatus*, *papilionaceus*.

Pholiota.

- Ag. 5 *lucifera*, *mulleri* — 4 *adiposa*, *squarrosa* (h) — 0 *destruens*.
- G. 5 *mulleri* — 3 *adiposa*, *squarrosa* — 0.5 *lucifera* — 0 *destruens*.
- T. 4 *adiposa* — 3 *destruens* — 1 *lucifera* — 0 *mulleri*.
- P. TF *adiposa*, *destruens*, *squarrosa* — M *lucifera* — 0 *mulleri*.

Psathyrella (au sens *Drosophila*)

- Ag. 5 *velutina* — 4 *fusca*, *gracilis*, *marcescibilis*, *microrhiza*, *silvestris* — 3.5 *tephrophylla* — 2 *appendiculata*, *cotonea* — 1.5 *sphagnicola* — 0.5 *pennata*, *squamosa* — 0 *stercoraria*.
- G. 5 *fusca* (h), *marcescibilis*, *microrhiza*, *velutina* — 4 *gracilis*, *silvestris*, *tephrophylla* — 3 *cotonea*, *squamosa* — 2 *sphagnicola* — 1 *stercoraria* (h) — 0 *appendiculata*, *pennata*.
- T. 1 *sphagnicola* — 0 pour tous les autres cités pour Ag. et G.
- P. LM *sphagnicola* — 0 pour tous les autres.

Psilocybe.

- Ag. 5 *aztecorum*, *caerulescens*, var. *nigripes*, *wassonii* — 4.5 *hoogshageni*, *mixacensis* — 4 *caerulescens*, *semperviva* — 5 à 3.5 *atorrufa* — 3 *mexicana*, *semilanceata* — 1 *coprophila*.
- G. 5 *aztecorum*, *caerulescens* et var. *nigripes*, *hoogshagenii*, *mixacensis*, *semperviva*, *wassonii* — 4 *semilanceata* — 4 à 2.5 *atorrufa* — 2.5 *coprophila* — 1 *mexicana*.
- T. 1.5 *coprophila* — 1 *atorrufa*, *semperviva* — 0.5 *aztecorum*, *hoogshageni* — 0 *caerulescens*, var. *mazatecorum* et var. *nigripes*, *mexicana*, *mixacensis*, *semilanceata*, *wassonii*.
- P. TF *semperviva* — MF *mixacensis* — M *aztecorum*, *hoogshageni* — LM *mexicana* — L *atorrufa*, *caerulescens*, var. *mazatecorum* et var. *nigripes*, — 0 *coprophila*, *wassonii*.

Stropharia.

- Ag. 5 *coronilla* — 4 *umbonatescens* — 3 *cubensis*.

G. 5 *coronilla* — 1 *umbonatescens* — 0.5 *cubensis*.

T. 1 *cubensis*, *umbonatescens* — 0 *coronilla*.

P. F *umbonatescens* — MF *cubensis* — 0 *coronilla*.

E. PREMIER APERÇU DES DIFFERENCES ENTRE LES FAMILLES DISTINGUEES PAR NOUS DANS L'ORDRE AGARICALES.

Dans l'ordre *Agaricales* nous distinguons 4 familles : *Cortinariaceae*, *Strophariaceae*, *Coprinaceae* et *Agaricaceae*.

Les *Dermini* friesiens et les autres champignons ayant même couleur de sporée, soit ocracé, ferrugineux ou brun ferrugineux sont répartis par nous en 2 familles : *Cortinariaceae* et *Strophariaceae*.

La famille **Cortinariaceae** ne comprend pratiquement que des espèces ayant les spores de ces couleurs. Ces spores sont généralement dépourvues de pore germinatif. Les lames sont plus ou moins adnées. Il s'agit de champignons mésopodes, ni lignicoles, ni fimicoles, dont beaucoup sont susceptibles de contracter des symbioses de type ectomycorrhizique avec les racines de plantes ligneuses. Des champignons capables de contracter de telles symbioses sont inconnus dans les autres familles d'*Agaricales*.

Dans notre famille **Strophariaceae**, qui ne comprend que des chromosporés, nous rangeons à la fois des *Dermini*, des *Pratelli* et des *Coprinarii* (*Panaeolus*). Ceux des *Pratelli* dont la spore est violacée ou pourprée sous le microscope se trouvent tous dans cette famille. Toutes les espèces possédant des chryso-cystides s'y trouvent également, avec nombre d'espèces qui n'en présentent pas. Les spores sont pourvues ou dépourvues de pore suivant les espèces. Les lames sont adnées et leur arête est couverte de poils marginaux, qui la rendent plus ou moins stérile. A côté de types mésopodes largement prédominants, cette famille renferme les seules *Agaricales* pleuropodes ou apodes.

Dans nos deux dernières familles, *Coprinaceae* et *Agaricaceae*, dont on ne connaît que des représentants mésopodes, il n'y a pas de *Dermini*.

La famille **Coprinaceae** ne comprend que des *Pratelli* et *Coprinarii* et des espèces qui ont même couleur de spores que celles de l'une ou l'autre de ces deux séries friésiennes. Le pore germinatif est généralement bien visible. La pigmentation brune ou noire de la spore est très sensible à l'acide sulfurique, qui la fait pâlir et virer vers l'ardoisé ; cette particularité est spéciale aux espèces de cette famille et permet de la délimiter nettement du côté des *Strophariaceae* à spores noires que sont les *Panaeolus*, dont la couleur noire ou brune de la paroi sporique est remarquablement résistante à l'acide sulfurique.

La famille **Agaricaceae** comprend des *Pratelli* dont la couleur brune des spores résiste à l'acide sulfurique, les *Agaricus* (= *Psalliota*), et des *Leucospori*, les *Lepiota*. Dans ces deux coupures les lames sont, en règle générale, absolument libres et le stipe distinct de l'hyménophore au sens friisien. Alors que les pigmentations de la paroi des hyphes ou d'incrustations de celles-ci sont fréquentes dans les couches superficielles du chapeau de nombreuses espèces d'autres familles (*Cortinariaceae* et *Strophariaceae* par exemple), elles manquent à ces hyphes chez les *Agaricales* chromosporées que sont les *Psalliotes* ; lorsque ces hyphes sont colorées dans ce genre, leur pigmentation est uniquement intracellulaire (vacuolaire). Par l'absence de pigmentation de leur paroi sporique les *Lépiotes* sont à la limite de l'ordre des *Agaricales*.

Telle que circonscrite dans la « Flore analytique », la famille *Naucoriacées* correspond à l'ensemble des familles *Cortinariaceae* + *Strophariaceae* telles qu'admises ici. Si nous avons pris comme type de cet ensemble la coupure *Naucoria*, c'est parce que son contenu friisien est si diversifié qu'on y ren-

contre la plupart des tendances qui se sont exprimées dans l'ensemble *Cortinariaceae* + *Strophariaceae*.

La plupart des auteurs modernes admettent ces deux dernières familles, mais il faut souligner que, par rapport aux systèmes de SINGER, de A.H. SMITH et de ROMAGNESI, nous avons ici considérablement déplacé la limite entre *Cortinariaceae* et *Strophariaceae*, aux dépens de la première de ces familles.

Les représentants de la famille *Bolbitiaceae*, reconnue par SMITH comme par SINGER, ont été versés par ROMAGNESI dans les *Cortinariaceae*, par nous dans les *Strophariaceae*.

La famille *Crepidotaceae*, admise par SINGER, n'est actuellement reconnue ni par SMITH, ni par ROMAGNESI, ni par nous-même ; ses représentants sont versés dans les *Cortinariaceae* par SMITH et par ROMAGNESI, dans les *Strophariaceae* par l'auteur de ces lignes.

La famille *Agaricaceae* est comprise à peu près de la même façon par SINGER, par ROMAGNESI et par nous ; à noter que SMITH en exclut les types leucosporés que sont les Lépiotes.

Seule la famille *Coprinaceae* est comprise pratiquement dans le même sens par SINGER, par SMITH, par ROMAGNESI et par l'auteur de ces lignes, à ce détail près que SMITH, comme SINGER, y place les *Panaeolus* que nous versons, en accord avec ROMAGNESI, dans les *Strophariaceae*, notamment à cause de la présence de chrysocystides dans plusieurs espèces du genre.

L'ordre dans lequel nous étudierons ces familles est celui qui nous a paru le plus commode pour exposer l'historique de la classification des *Agaricales* : il ne faut pas lui chercher d'autres significations.

(à suivre)

BIBLIOGRAPHIE

J. DUSUZEAU et L. SONTTHONNAX. — Essai de classification des Lépidoptères producteurs de Soie. Extrait des *Comptes rendus des Travaux du Laboratoire d'Etudes de la Soie*, 1895-1898, et des *Annales du Laboratoire d'Etudes de la Soie*, vol. 10, 1899-1900 et vol. XI, 1901-1902. Réédité par les Editions Sciences Nat Paris, 1976 et Compiègne, 1977.

Fascicule 1 : 52 pages et 23 planches hors-texte en noir ; fasc. 2 : 78 p. et 31 pl. id. ; fasc. 3 : 76 p. et 29 pl. id. ; fasc. 4 : 86 p. et 28 pl. id.

Les Editions Sciences Nat (2, rue André-Mellenne, 60200 Compiègne) viennent de rééditer les quatre fascicules du travail de J. DUSUZEAU et L. SONTTHONNAX sur les Lépidoptères *Attacidae* (appelés alors *Saturnidae*), dont la première publication a été faite à Lyon de 1895 à 1904.

Toutes les espèces d'*Attacidae* du monde connues alors sont décrites dans cet ouvrage, dont les 111 planches en noir groupent de bonnes figures les représentant presque toutes. Ces descriptions sont accompagnées de celles des premiers états, en particulier des cocons, lorsque ces derniers sont connus.

Cet ouvrage peut être utile pour la détermination des *Attacidae* du globe, à condition de ne pas oublier que d'assez nombreuses espèces, en particulier d'Afrique, ont été découvertes et décrites depuis sa première publication, et que le statut taxonomique de certains de ces *Attacidae* a pu être l'objet de révision depuis.

Cl. DUFAY.