

BULLETIN MENSUEL
DE LA
SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON
FONDÉE EN 1822

RECONNUE D'UTILITE PUBLIQUE PAR DECRET DU 9 AOUT 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

KÜHNER R. — Les grandes lignes de la classification des Agaricales (suite)	234
VIETTE P. — Nouvelles Pyrales de Madagascar	304

PARTIE SCIENTIFIQUE

LES GRANDES LIGNES DE LA CLASSIFICATION DES AGARICALES

SENSU STRICTO

(suite)

par R. KÜHNER.

II. LES FAMILLES, TRIBUS ET GENRES D'AGARICALES

SENSU STRICTO.

COPRINACEAE Roze, 1876,

sensu Kühner et Romagnesi, 1953, non sensu Roze, nec Heim, 1934.

INTRODUCTION.

Telle qu'ici conçue la famille *Coprinaceae* est plus vaste que l'ensemble *Coprinidées* nommé par ROZE (1876), qui le considérait comme famille. En effet les *Coprinidées* de ROZE ne comprenaient que le genre *Coprinus*, alors que nous incluons dans nos *Coprinaceae*, non seulement le genre friesien *Coprinus*, mais encore nombre d'espèces que l'on classe actuellement dans le genre *Psathyrella* et que FRIES rangeait dans son énorme genre *Agaricus*. Elle est par contre moins vaste que la famille *Coprinaceae*, telle que la concevait R. HEIM en 1934, qui comprenait, outre ces deux genres, les *Stropharia*, les *Psalliota*, les *Leucocoprinus*, etc...

A notre famille *Coprinaceae* correspond exactement la famille *Coprinacées* de la « Flore analytique » et l'ensemble qu'en 1936, nous appelions *série des Mélanosporés*, que nous définissions comme suit : « Spores brunes ou noires sous le microscope, à couleur se conservant bien en herbier, prenant une teinte purpuracée, lilacine ou ardoisée dans l'acide sulfurique. Espèces fragiles, à stipe presque toujours blanc, à chapeau plus ou moins hygrophane, en général gris ou brun, à lames presque jamais nuageuses, souvent pourvues de cystides faciales différentes de celles des *Hypholoma* » (de la section *Fasciculares*).

Dans cette « série » nous distinguons deux tribus : *Coprinés* et *Psathyrellés*, qui correspondent aux deux seuls genres (*Coprinus* et *Psathyrella*) que nous admettons ici, comme dans la « Flore analytique ».

Lorsque, en 1936, nous avons créé la *série des Mélanosporés*, nous n'y avons pas inclus le genre *Panaeolus*, car, si la pigmentation de ses spores peut rappeler celle de divers Coprins et *Psathyrella* par le fait qu'elle est obscure, noirâtre, elle en est profondément différente par sa grande résistance à l'acide sulfurique. Nous plaçons ici les *Panaeolus* dans la famille *Strophariaceae*, car plusieurs représentants de ces deux ensembles présentent des cystides du même type particulier (chrysocystides).

Le matériel pigmentaire de la paroi sporique des *Coprinaceae* est sensible à d'autres réactifs que l'acide sulfurique. LOCQUIN (1949) a montré que la paroi sporique des Coprins s'éclaircit lorsqu'on la traite successivement par l'ammoniaque puis par l'acide acétique ; nous avons indiqué (BESSON et KÜHNER, 1972) que la spore des *Psathyrella* se comporte comme celle des Coprins vis-à-vis d'un tel traitement.

Si la paroi s'éclaircit à la suite du traitement ammoniacocétique, elle le fait plus ou moins selon les espèces. Nous avons été surtout frappé par le fait que ce traitement fait plus ou moins virer au roux la couleur de la spore ; nous l'avons vérifié chez *Coprinus auricomus*, *martinii*, *narcoticus*, *niveus*, *picaceus*, *verrucispermus* et chez *Psathyrella coprobia*, *caput-medusae*, *gracilis*, *pennata*, *subatrata* ; chez *P. gracilis* le virage au roux est si manifeste que la spore traitée ressemble presque à une spore de *Conocybe*. Pour chacune des espèces où la spore a été observée dans l'ammoniaque après le traitement ammoniacocétique, nous avons constaté un retour à la couleur initiale de la spore ; le changement provoqué par ce traitement est donc réversible.

Traitée par une lessive de KOH (généralement 5 % à 10 %), à la température de 120° C pendant 30 minutes, la paroi décolorée de la spore mûre n'est jamais typiquement dextrinoïde en présence d'acide acétique iodé (BESSON et KÜHNER, 1972) ; elle ne montre aucune coloration en présence de ce réactif ou du réactif de Melzer (M) chez *Coprinus atramentarius*, *congregatus*, *curtus*, *disseminatus*, *impatiens*, *insignis*, *martinii*, *narcoticus*, *niveus*, *patouillardii*, *radiatus*, *rostrupianus*, *stercorarius*, *sterquilinus* (M), *verrucispermus* et chez *Psathyrella atomata* (M), *fusca*, *marcescibilis*, *melanthina*, *sphagnicola*, *spintrigera*. La paroi n'a pris une faible teinte jaunâtre en présence de l'acide acétique iodé que chez *Coprinus auricomus*, *insignis*, *picaceus*, *plicatilis*, *silvaticus* et chez *Psathyrella coprobia*, *gracilis*, *subatrata*. Décolorée par KOH, la paroi sporique est toujours fortement cyanophile, même ultracyanophile dans plusieurs espèces.

Le traitement potassique qui décolore l'épispore, ne la gonfle pas de façon remarquable, pas plus qu'un traitement ammoniacocétique suivant le traitement potassique.

Comme nous l'avons fait remarquer en 1936, chez les *Psathyrella*, les basides sont claviformes ou piriformes à maturité (Fig. 46, en bas, à droite) ; chez les *Coprinus*, on trouve généralement de telles basides, qui dépassent de peu le niveau des pseudoparaphyses, mais elles sont habituellement accompagnées de basides prolongées au sommet en un col atténué ou cylindracé, saillant, parfois longuement (Fig. 44).

Il est généralement très facile d'obtenir des mycéliums de *Coprinaceae*, sur milieux gélosés, à partir de spores, et il n'est pas rare, particulièrement pour le genre *Coprinus*, qu'on obtienne sans difficulté la fructification de ces mycéliums au laboratoire. Dans la plupart des *Coprinaceae* on obtient même aisément des mycéliums à partir de spores isolées. Tout ceci explique pourquoi le genre *Coprinus* a depuis longtemps déjà attiré les Biologistes s'intéressant au cycle de développement des *Hyménomycètes* ou à des problèmes de génétique liés à ce cycle.

COPRINEAE Fayod

1889, ut *Coprinoidae*, sensu Kühner, 1936, non Fayod.

Cette tribu, qui, pour FAYOD, comprenait les genres *Coprinus* (démembré) et *Panaeolus*, ne comprend pour nous que le genre *Coprinus*.

Coprinus (Pers. ex Fr.) Gray.

C'est uniquement à cause du point de départ de la nomenclature mycologique, tel qu'il a été fixé conventionnellement, que GRAY doit d'être considéré comme le premier auteur ayant élevé *Coprinus* à la dignité générique. Il ne faut pas oublier, que, bien avant lui, en 1797, PERSOON, qui a forgé l'étiquette *Coprinus* recouvrant l'ensemble que nous étiquetons aujourd'hui sous ce nom,

a présenté *Coprinus* comme genre. Dès 1794 il avait délimité cet ensemble, mais comme section du genre *Agaricus*, sans le nommer.

Bien que très naturel, le genre *Coprinus* est probablement, de tous les genres de champignons à lames, celui qui montre le plus de diversité concernant des particularités de tous ordres ; habitat, caractères macro- et microscopiques du carpophore, types d'angiocarpie, modes de développement des lames et de l'hyménium, caractères des spores, présence ou absence de boucles et enfin thallies.

I. L'HABITAT.

L'étiquette générique *Coprinus* rappelle que de nombreuses espèces de cet ensemble sont fimicoles ; environ un tiers ou un quart. Pourtant nombre d'espèces ne le sont pas : plusieurs viennent sur la terre, soit dans l'herbe comme *C. comatus*, soit sur la terre humique des bois, comme *C. picaceus* ; d'autres viennent indifféremment sur le sol ou sur les bois pourrissants, comme *C. micaceus* ; quelques espèces, enfin, comme *C. boudieri*, sont spéciales aux charbonnières.

II. CARACTERES DU CARPOPHORE SERVANT A DEFINIR LE GENRE COPRINUS OU A LE SECTIONNER.

A. CARACTERES UTILISES POUR DEFINIR DES SECTIONS A L'INTERIEUR DU GENRE COPRINUS OU POUR LE DEMEMBRER.

1^o. LA MORPHOLOGIE EXTERNE DU CARPOPHORE ET LA CLASSIFICATION.

a. LE SYSTEME FRIESIEN.

Dès *Epicrasis*, FRIES reconnaît deux grandes divisions dans le genre *Coprinus* : *Pelliculosi* et *Veliformes*, divisions basées sur le comportement du chapeau à maturité des spores.

Chez les *VELIFORMES*, le chapeau, particulièrement mince, s'ouvre sur le dos des lames, ce qui lui donne un aspect plissé-sillonné.

Chez les *PELLICULOSI*, le chapeau peut se lacérer à la fin, mais il ne s'ouvre pas comme celui des *Veliformes*, parce qu'il comporte une pellicule membraneuse ou subcharnue.

Ces deux grandes divisions regroupent 10 sections, définies essentiellement, sinon exclusivement, par des caractères du voile. Voici, à titre d'exemple, les définitions des sections de *Pelliculosi*.

COMATI. Volvacés-annelés ; revêtement piléique (confondu avec la volve) lacéré en squames.

ATRAMENTARI. Subannelés (non volvacés) ; chapeau ponctué-maculé par de petites squames innées.

Dans les sections suivantes il n'y a, sur le stipe, aucune trace d'anneau ou de formations évoquant une volve.

PICACEI. Sur le chapeau, volve flocculeuse « contexto-contigua » puis se gerçant et se disjoignant en squames superficielles. Dans *Hym, Eur.* cette « volve » sera appelée « voile universel ».

TOMENTOSI. Chapeau d'abord voilé de squames floconneuses lâches, caduques. Plus ou moins fimicoles.

MICACEI. Chapeau couvert de squames ou granules micacés caducs. Non fimicoles.

GLABRATI. Chapeau glabre, initialement dépourvu de voile et de squames floconneuses ou micacées.

Certaines des sections de *Veliformes* sont définies comme des sections de

Pelliculosi. Les *Cyclodei* ont même définition que les *Comati*, les *Lanatulii* que les *Tomentosi*, les *Hemerobii* que les *Glabrati*.

b. AUTRES SYSTEMES.

La subdivision friesienne *Pelliculosi-Veliformes* est abandonnée par KARSTEN dès 1879. Cet auteur, mettant au premier plan les caractères du voile, écartèle le genre *Coprinus* de FRIES en 4 genres distincts :

Onchopus, réservé aux espèces soi-disant pourvues d'une volve au pied, comme *C. sterquilinus*.

Pselliophora, créé pour les espèces à anneau plus ou moins individualisé, comme *C. comatus* et *atramentarius*.

Coprinellus, caractérisé par l'absence de voile universel.

Coprinus se trouve alors réduit aux espèces qui présentent un voile universel sur le chapeau, mais qui n'ont pas, sur le stipe, de formations plus ou moins annuliformes ou volviformes.

Ce système visait simplement à établir, à partir du genre friesien *Coprinus*, des coupures parallèles à celles que FRIES avait reconnues dans son énorme genre *Agaricus*. KARSTEN précisait en effet que les *Onchopus* correspondent aux *Volvaires*, les *Pselliophora* aux *Lépiotes*, et les *Coprinellus* aux *Pluteus*. Il est inutile de souligner combien un tel système est artificiel ; qu'il suffise de rappeler qu'il conduisait KARSTEN à placer *sterquilinus* et *comatus* dans deux genres distincts et à retenir dans un même genre les *Pelliculosi* typiques que sont *C. comatus* et *atramentarius*, avec le typiquement véliforme *C. ephemeroides*.

En 1881, toujours obsédé par le soi-disant parallélisme entre les *Coprinus* et les *Agaricus* friesiens, KARSTEN détache des Coprins, dont les spores sont typiquement noirâtres, les espèces à spores brunes, comme *C. friesii*, sous l'étiquette générique **Coprinopsis**.

En 1889 il n'admet plus que 3 genres : *Oncopus* (orthographe modifiée par rapport à 1879), *Pselliophora* et *Coprinus*. Sont réduits à l'état de sous-genres de *Coprinus*, les *Coprinellus* (devenus *Coprinulus*) et les *Coprinopsis*.

La subdivision friesienne *Pelliculosi-Veliformes*, admise par QUÉLET en 1888, l'est encore par EARLE en 1909.

Pour EARLE le genre *Coprinopsis* ne doit pas être réservé aux espèces à spores brunes, suivant la définition de KARSTEN ; EARLE y range aussi des espèces à spores noires. En fait EARLE a complètement modifié le sens du genre *Coprinopsis* tel que défini par KARSTEN ; il y place tous les Coprins véliformes dépourvus d'anneau. Il est incompréhensible qu'avec une telle définition du genre *Coprinopsis*, EARLE ait conservé *C. friesii* comme espèce type, puisque l'auteur de cette espèce, QUÉLET, l'avait placée dans les *Pelliculosi*.

Les Coprins autres que les *Coprinopsis* sont répartis par EARLE en 3 genres : *Coprinellus*, *Coprinus* et *Annularius*.

EARLE a profondément modifié la définition donnée par KARSTEN de son genre *Coprinellus*. Il n'en a conservé que l'absence d'anneau. Alors que KARSTEN caractérisait *Coprinellus* par l'absence de voile universel, EARLE y place, non seulement les *Glabrati* de FRIES, mais encore les espèces des sections *Micacei*, *Tomentosi* et *Picacei* de cet auteur, que KARSTEN rangeait dans le genre *Coprinus* sensu stricto, justement à cause de la présence d'un voile universel.

Contrairement à KARSTEN, EARLE réserve *Coprinus* sensu stricto pour les *Pelliculosi* dont le stipe présente un anneau plus ou moins bien formé, comme les *C. comatus* et *atramentarius*, adoptant la dénomination générique **Annularius** Roussel pour ranger les *Veliformes* dont le stipe présente un anneau.

Si EARLE a choisi *C. comatus* comme type du genre *Coprinus* c'est parce que, dans tous les ouvrages de FRIES, à commencer par le *Systema*, la première espèce décrite est précisément cette espèce.

Dans un historique de la classification des champignons lamellés on ne peut éviter de citer la publication de EARLE « The Genera of the North American Gill Fungi » datée de 1909. Nous aurons donc à y revenir à plusieurs reprises, mais, dès maintenant, nous devons souligner qu'il s'agit d'un travail particulièrement médiocre, traduisant, de la part de son auteur, outre une absence de connaissance personnelle des champignons, une méconnaissance totale des textes friesiens, puisque EARLE renvoie continuellement au *Sylloge* de Saccardo pour désigner des sections qui avaient été en réalité nommées et caractérisées par FRIES. Il est en outre étrange qu'à l'époque où EARLE a écrit son travail, il ait tenu à ce que les genres ne soient définis que macroscopiquement ; c'est ainsi qu'aucune mention n'est faite de la forme des spores des *Entoloma*, *Nolanea*, *Eccilia* et *Leptonia*. Enfin nous ne saurions oublier que EARLE est l'auteur qui a proposé d'écarteler le genre *Russula* en 5 genres distincts !

2°. UTILISATION DE CARACTERES MICROSCOPIQUES DU CARPOPHORE DANS LA CLASSIFICATION DES ESPECES.

Dans les Systèmes de classement tenant compte de caractères microscopiques, la présence, sur le stipe, d'un anneau ou d'une formation ressemblant à une volve est considérée comme d'importance secondaire.

C'est ainsi que FAYOD, qui répartit les Coprins friesiens en 5 genres, et qui admet *Coprinus* sensu stricto, à peu près dans le sens de KARSTEN, le définissant par la spore brun-noir et le chapeau mécheux, y place, non seulement des espèces sans anneau, comme *picaceus*, *lagopus*, *stercorarius*, etc..., mais aussi *comatus*, qui présente un anneau distinct.

FAYOD reprend deux étiquettes génériques de KARSTEN, *Coprinopsis* et *Pselliophora*, mais en modifiant passablement le sens donné à ces coupures par leur créateur.

Il oppose les *Coprinopsis* aux *Coprinus* sensu stricto par leur spore brun-pourpre, leur voile universel peu développé et leur chapeau généralement brunâtre, alors que, selon lui, les espèces de *Coprinus* sensu stricto sont blanches ou grisâtres. FAYOD range ici, notamment *C. micaceus*. D'après nos observations le revêtement piléique des *Micacei* est celluleux monostrate, mais les parties supérieures de la chair piléique peuvent prendre un caractère subcelluleux, de sorte que nous comprenons bien que FAYOD ait écrit que la cuticule de ses *Coprinopsis* est « mono ou même pluristrate », mais il nous paraît ahurissant qu'il ait pu écrire, dans la définition de son genre *Coprinus* « Cuticule celluleuse monostrate ou souvent poileuse au moins dans la jeunesse ».

De même que FAYOD a modifié la compréhension du genre *Coprinopsis*, ce qu'il a d'ailleurs explicitement admis, il a modifié la définition du genre *Pselliophora*, puisqu'il en a exclu les seules espèces qui présentent un anneau bien développé, le réduisant aux *Atramentarii*, *C. atramentarius* et *insignis*. FAYOD n'a pas souligné les caractères qu'il considérait comme différentiels de ses *Pselliophora* ; on peut penser qu'il s'agissait de particularités de la trame des lames, qu'il disait « quasi-bilatérale par le développement du subhyménium qui est fort lâche, celluleux » ; nous avons en effet vérifié que, de part et d'autre d'un médiostrate étroit, régulier, d'hyphes longues et plus ou moins grêles, se trouve un sous-hyménium de cellules plus courtes et plus grosses, sous-hyménium qui, chez *C. insignis*, est vésiculeux, polystrate, et dont la largeur tranche sur l'étroitesse du médiostrate. Nous doutons qu'il s'agisse réellement d'un caractère

différentiel des *Atramentarii*, car nous avons retrouvé une structure au moins analogue chez des espèces sans affinité avec eux, comme *C. flocculosus* et *auricomus*. Nous pensons que la structure de la partie supérieure du chapeau, dont FAYOD ne parle pas, est beaucoup plus caractéristique des *Atramentarii* : sous un revêtement d'hyphes couchées, cylindriques - allongées, la partie supérieure de la chair est constituée par des articles enflés, ventrus, qui forment une sorte d'hypoderme celluleux-vésiculeux.

Enfin FAYOD a créé, aux dépens du genre *Coprinus*, ses genres **Lentispora** et **Ephemerocybe**, qui renferment des espèces à spores lenticulaires. Les *Lentispora*, avec *C. ephemeroides*, sont caractérisés par « leur cuticule celluleuse se détachant du pileus sous forme de débris furfuracés lors de l'expansion de celui-ci » (Fig. 38, en haut) ; les *Ephemerocybe*, avec *C. ephemerus* et *plicatilis*, sont des *Veliformes* typiques (« lames se fendant par le dos lors de la grande période d'accroissement »), qui diffèrent des *Lentispora* par leur cuticule monostrate, celluleuse-hyméniforme.

J. E. LANGE (1915), qui conserve intact le genre *Coprinus* au sens friesien, groupe les espèces qui ne présentent pas de restes de voile universel sur le chapeau dans une section *NUDI*, qui comprend les *Ephemerocybe* de FAYOD, et dont la définition est celle des *Coprinellus* de KARSTEN ; ayant remarqué que le revêtement piléique de ces espèces est formé de cellules arrondies, il les a réparties en deux groupes : *SETULOSI* (avec *C. ephemerus*) et *GLABRI* (avec *C. plicatilis*), selon que ce revêtement présente ou non des poils dressés, unicellulaires (Fig. 38, en bas). Alors que FAYOD n'a donné d'indications sur la structure du voile universel des autres Coprins que pour ses *Lentispora*, LANGE a utilisé systématiquement les différences de structure du voile universel pour classer les Coprins autres que ses *Nudi*. Il distingue parmi eux les *FARINOSI*, dont le voile est à base d'articles globuleux (Fig. 38, en haut), et les *COMATI*, qui ne montrent que des hyphes filamenteuses à la surface du chapeau. Il ne signale qu'une espèce intermédiaire à ce point de vue, *C. domesticus*, dont il dit le voile formé, dans sa partie supérieure de cellules cylindriques, et dans sa partie inférieure de cellules globuleuses.

LANGE n'a pas poussé très loin l'analyse microscopique du voile piléique ; nous rappelons ci-dessous quelques-unes des variations importantes de sa structure qui ont été utilisées dans la « Flore analytique » pour classer les espèces.

Dans certaines espèces, dont le voile est exclusivement de structure filamenteuse, les hyphes de ce voile sont de fort calibre et fasciculées parallèlement, pouvant alors former des mèches retroussées. Dans d'autres espèces dont le voile est exclusivement ou essentiellement filamenteux, les hyphes sont plus étroites et souvent enchevêtrées ; parmi ces dernières figurent, à côté d'espèces dont les articles du voile sont de forme simple et à paroi mince, des champignons où ces articles présentent des ramifications plus ou moins nombreuses ou (et) dont la paroi est épaissie ; plusieurs espèces du groupe *friesii* se font remarquer, comme l'avait noté J. E. LANGE pour l'une d'elles, par la présence de ramifications plus ou moins nombreuses aux articles du voile, qui sont d'ailleurs fréquemment épaissis. Chez *C. vermiculifer* les articles du voile ne sont pas ramifiés, mais leur paroi est distinctement épaissie.

En 1949 SINGER a créé une subsection *Alachuani* pour les espèces qui présentent à la surface du chapeau des hyphes filamenteuses avec de petits rameaux latéraux souvent à angle droit et formant une structure « dichophysoïde » ; les parois de ces hyphes sont parfois épaissies et (ou) colorées. Il est permis de se demander si cette subsection, qui regroupe les *C. picaceus* et *friesii* est naturelle.

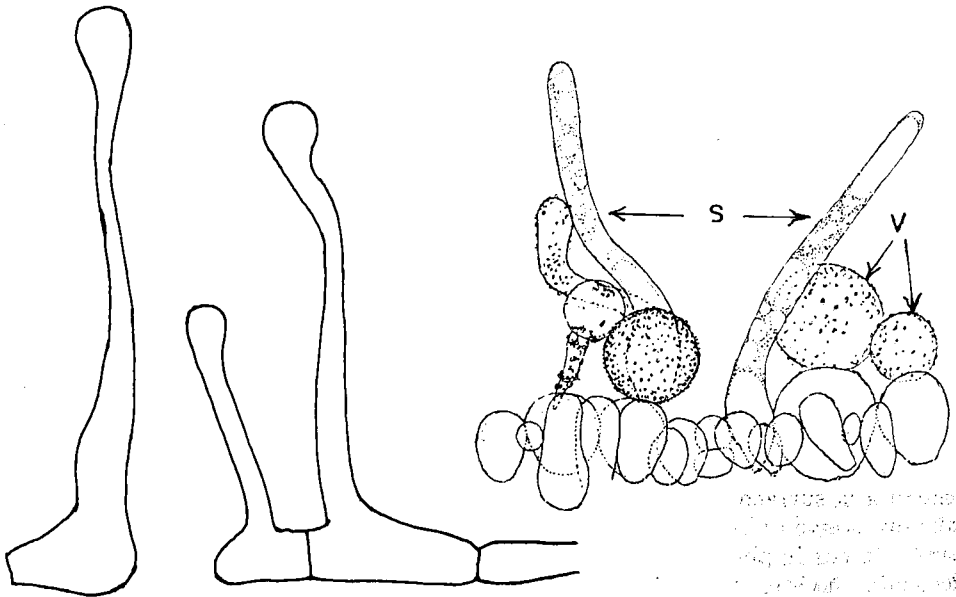
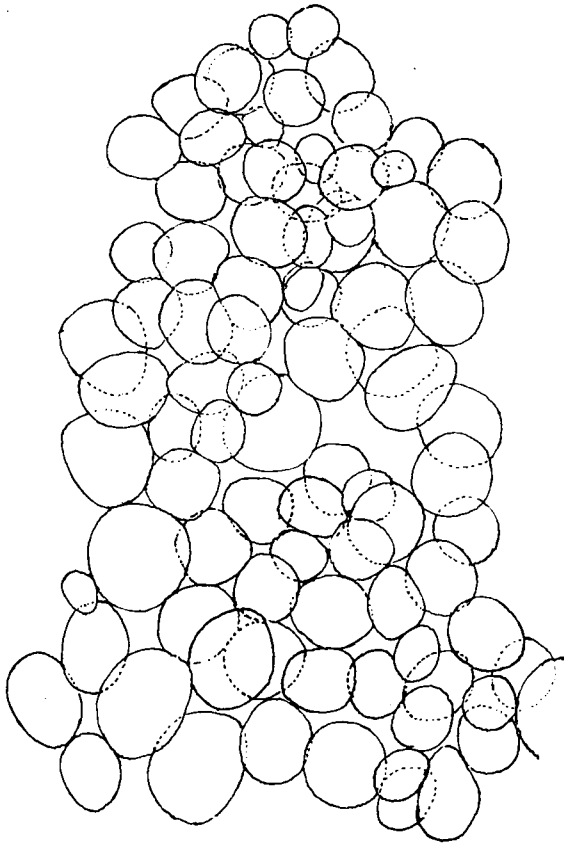


FIG. 1. — A. Embryo of the first cleavage stage.
B. Embryo of the second cleavage stage.
C. Embryo of the third cleavage stage.
D. Embryo of the fourth cleavage stage.
E. Embryo of the fifth cleavage stage.

Parmi les espèces dont le voile piléique est essentiellement formé de cellules globuleuses, celles du groupe de *C. stercorarius* sont remarquables par le fait que ces cellules sont densément verruqueuses (Fig. 15, en haut, à gauche) ; il ne faut pas confondre ces verrues caractéristiques, qui font partie de la paroi cellulaire, avec les cristaux qui peuvent ponctuer la paroi des articles du voile d'autres espèces et qui, contrairement à ces verrues, disparaissent en présence d'acide chlorhydrique.

LANGE a fait remarquer qu'en ce qui concerne la structure du voile piléique, chacune des sections friésiennes *Tomentosi* et *Lanatuli* est hétérogène, comprenant, à côté d'espèces à voile filamenteux (*fimetarius* dans les *Tomentosi*, *lagopus* et *radiatus* dans les *Lanatuli*), des espèces à voile comprenant des cellules rondes (*niveus* dans les *Tomentosi*, *narcoticus* dans les *Lanatuli*). LANGE a très justement fait remarquer qu'il est bien plus commode de répartir l'ensemble *Tomentosi* + *Lanatuli* en *Comati* et *Farinosi*, en se basant sur les différences tranchées que fournit la structure du voile, que de le répartir, comme le faisait FRIES, en *Pelliculosi* (*Tomentosi*) et *Veliformes* (*Lanatuli*), en se basant sur des différences qui, selon LANGE, se ramènent peut-être simplement à une épaisseur plus ou moins grande du chapeau.

Il semble bien, en effet, que FRIES se soit souvent laissé guider dans sa répartition des espèces entre *Pelliculosi* et *Veliformes*, par des différences de dimensions du chapeau. C'est sans doute ce qui l'a conduit à ranger dans sa section *Furfurelli* des *Veliformes*, non seulement *C. ephemerus*, qui est typiquement vélifforme, par son chapeau radié-sillonné, mais encore par exemple *C. stercorarius*, dont il écrivait qu'il s'écarte des *Veliformes* typiques par son chapeau à stries indistinctes, « vix hiascens ». L'examen de la structure de la surface du chapeau confirme que ces deux espèces ne doivent pas être rapprochées. L'aspect « *primitus leviter furfuratus, dein nudus* » attribué par FRIES au chapeau de *ephemerus*, est dû aux poils de son revêtement, qui en font un *Setulosi*, alors que, si le chapeau de *stercorarius* est « *furfure denso micaceo candido sat persistente obtectus* », c'est à cause d'un voile de structure celluleuse, qui en fait un *Farinosi*.

La limite entre *Setulosi* et *Farinosi* n'est pas toujours aussi tranchée que l'imaginait LANGE ; LANGE a rangé dans ses *Farinosi* *C. curtus*, dont le chapeau présente effectivement un voile universel celluleux évident, mais il n'a pas remarqué que le revêtement piléique proprement dit de cette espèce est monostrate et qu'il présente éventuellement quelques poils caractéristiques des *Setulosi* ; LANGE a rangé dans ses *Setulosi* *C. disseminatus*, parce que les vésicules globuleuses qui représentent le voile universel à la surface du chapeau (Fig. 38, en bas, à droite) sont assez peu nombreuses pour lui avoir échappé.

3°. LA DISTINCTION PELLICULOSI-VELIFORMES REPOSE-T-ELLE SUR DES DIFFERENCES STRUCTURALES ?

Il semble que ce problème n'ait pas été sérieusement abordé, depuis que KARSTEN puis LANGE ont prétendu que la distinction *Pelliculosi-Veliformes* est

Fig. 38. — En haut : un *Lentispora* (*Coprinus patouillardii*). A gauche : structure d'un des flocons qui recouvrent le chapeau des jeunes individus. A droite : spores vues dans différentes positions. De haut en bas : de profil, par le sommet poré, par la base apiculée, par la face dorsale et par la face ventrale ; on reconnaît que ces spores sont comprimées dorsiventralement, lenticulaires.

En bas : deux espèces de *Setulosi*. A gauche, sétules du stipe de *C. curtus* ; à droite, revêtement piléique de *C. disseminatus*, montrant les sétules (s) saillantes au-dessus de la cuticule hyméniforme, et les vésicules du voile universel (v).

plus théorique que réelle ou qu'elle ne présente qu'un intérêt systématique secondaire. Nous même regrettons de n'y avoir pas suffisamment prêté attention.

Concernant les *Veliformes*, nos recherches ont surtout porté sur deux espèces : *C. disseminatoides* (*Fl. anal.* p. 391), *Setulosi* bisporique dépourvu de voile universel, et *C. patouillardii*, dont le chapeau est revêtu d'un épais voile universel de structure celluleuse. Dans ces deux espèces, il n'y a en général qu'une lamellule entre deux grandes lames consécutives.

Des coupes transversales pratiquées dans de jeunes chapeaux encore fer-

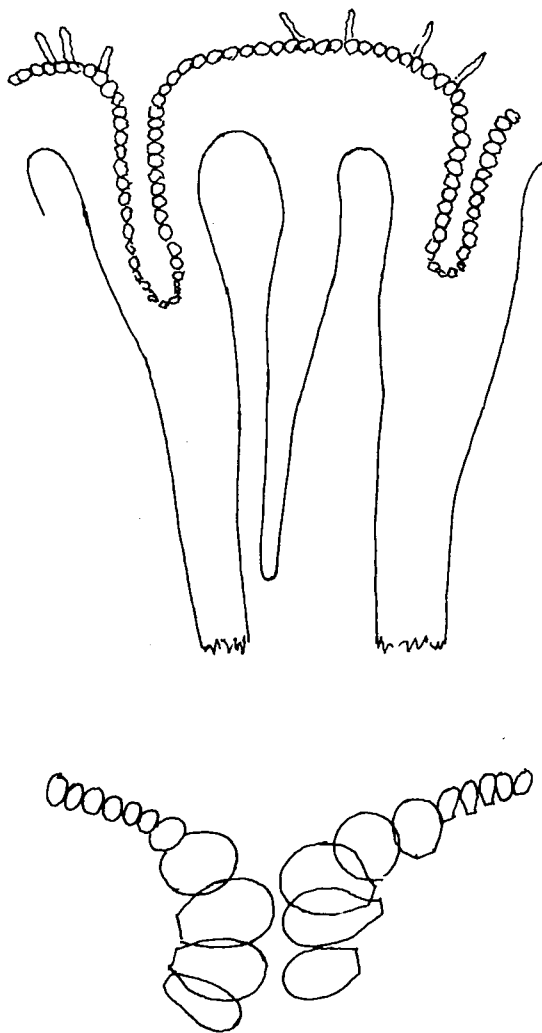


Fig. 39. — Coupes transversales dans le chapeau encore fermé de *C. disseminatoides* (en haut) et de *C. flocculosus* (en bas). Remarquer comme, dans le *Setulosi* « véliforme » qu'est *C. disseminatoides*, la cuticule celluleuse (pourvue de sétules), se poursuit jusqu'au fond de profonds sillons existant au dos des grandes lames, mais absents au dos des lamellules. Chez *C. flocculosus*, les cellules de la cuticule piléique sont plus grosses sur les flancs des sillons qu'ailleurs.

més du *Setulosi* nous ont montré que les sillons du dos des grandes lames sont déjà bien formés, étroits, mais profonds puisqu'ils pénètrent jusque dans la base des lames (Fig. 39, en haut) qui, de ce fait, est plus épaisse que les autres parties de celles-ci. A ce stade le revêtement cellulaire du chapeau, évident sur les côtes, se poursuit sans discontinuité sur les flancs des sillons et au fond de ceux-ci. En somme lorsque le chapeau commence à s'épanouir, il n'a pas besoin de se fissurer radialement ; sa surface supérieure se comporte simplement comme le tissu d'une ombrelle que l'on ouvre. Sur le chapeau encore fermé nous n'avons pas vu de sillons au dos des lamellules, mais après épanouissement du chapeau un sillon tapissé de grosses vésicules se forme aussi au dos des lamellules.

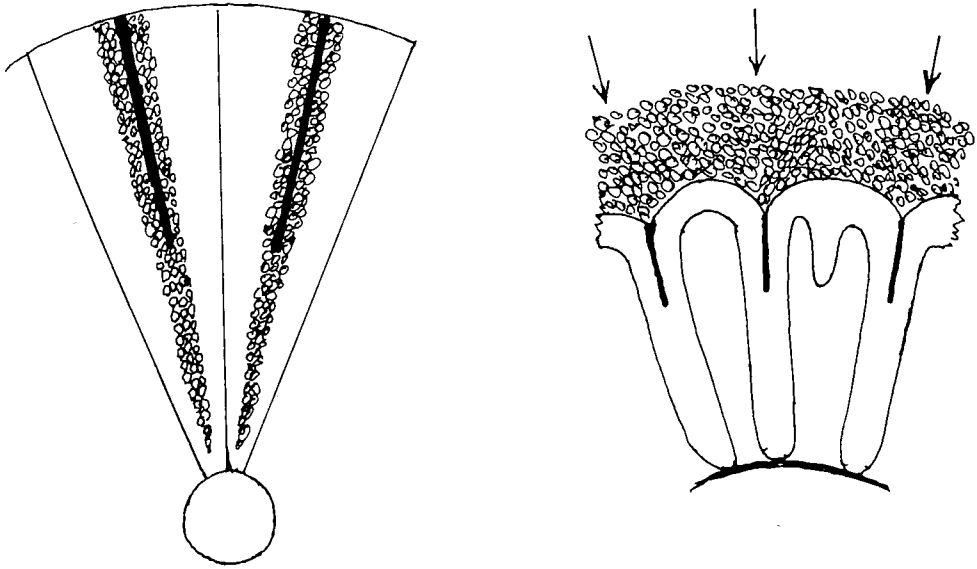


Fig. 40. — Schémas relatifs à une espèce typiquement « véliiforme » : *Coprinus patouillardii*.

A gauche, secteur de chapeau épanoui vu par dessus ; remarquer que l'épais voile de structure cellulaire (fig. 38), qui recouvrait initialement le chapeau de façon continue (ici fig. de droite), s'est rompu radialement en bandes rayonnantes qui correspondent au dos des lamellules, du fait que le chapeau s'est clivé radialement le long du plan de symétrie des grandes lames.

A droite : coupe transversale d'un chapeau encore fermé ; le voile cellulaire est encore continu, mais un sillon déjà préformé au dos des grandes lames indique le plan suivant lequel lames, chapeau et voile vont se cliver ; les flèches indiquent les plans de clivage.

D'après nos observations, certaines espèces rangées par FRIES dans ses *Pelliculosi* ne se comportent pas autrement que l'espèce typiquement *véliiforme* dont il vient d'être question ; certains *Micacei* sont en effet dans ce cas (Fig. 47, à droite). Dès 1926 nous avons signalé que, chez *C. radians*, le chapeau des jeunes exemplaires est distinctement sillonné, mais non réellement fendu, les coupes transversales montrant que chaque sillon est tapissé par une cuticule monostate évidente. Chez *C. flocculosus* les sillons sont également formés avant l'épanouissement, et leurs flancs sont nettement tapissés par la cuticule cellulaire

monostrate, dont les articles sont simplement plus volumineux ici que sur les côtes (Fig. 39, en bas).

Examinons maintenant *C. patouillardii*, espèce typiquement véliforme, dont le chapeau, contrairement à celui du *Setulosi* étudié à l'instant, est couvert d'un épais voile de structure celluleuse, qui ne dégage jamais nettement son revêtement. Ce voile, d'abord absolument continu, se disjoint lors de l'épanouissement du chapeau, en bandes rayonnantes placées sur les mêmes rayons que les lamellules (Fig. 40, à gauche) ; cette disjonction est due à l'ouverture d'un sillon sur le dos de chaque grande lame. Si l'on pratique une coupe transversale du chapeau encore fermé (Fig. 40, à droite), on constate que si, sous l'épais voile continu, la surface du chapeau n'est pas sillonnée au dos des lamellules, elle l'est déjà nettement au dos des grandes lames, chaque sillon se poursuivant assez longuement dans la trame de la lame correspondante par une ligne brune, évoquant une fente refermée sur elle-même. De toute évidence l'épanouissement « véliforme » du chapeau est préparé alors qu'il est encore fermé, par une organisation structurale particulière.

Un *Pelliculosi* typique, tel que *C. picaceus*, se comporte certainement de façon différente, car lorsque l'on enlève les plaques du voile piléique, on s'aperçoit que le chapeau est seulement strié par transparence. En 1926, nous avons indiqué que le chapeau de *C. radiatus* (que nous appelions alors *C. fimetarius*) n'est également strié que par transparence et nous avons publié deux croquis de coupes transversales de jeunes chapeaux, dont l'un est reproduit ici (Fig. 41, en haut et au milieu) qui montrent que les sillons qui existent à ce stade au dos des lames ne se trouvent pas à la surface du chapeau ; sous le voile, la surface du chapeau est encore absolument continue et unie.

Pas plus que chez *C. radiatus*, nous n'avons vu, à la surface supérieure du chapeau de *C. filamentifer*, de sillons à cuticule distincte au dos des lames. *C. picaceus*, *radiatus* et *filamentifer* différant des *C. disseminatoides*, *radians*, *flocculosus* et *patouillardii* par la présence, à la surface du chapeau, d'un voile universel de structure filamenteuse, on pourrait imaginer que leur comportement différent est lié à cette différence structurale. Il semble qu'il n'en soit rien car, chez *C. pseuroradiatus*, très voisin de *C. radiatus*, notamment par la structure filamenteuse de son voile universel, nous avons noté qu'avant de s'épanouir le chapeau présente à la surface de profonds sillons au dos des lames.

Il est évident que le problème de la distinction *Pelliculosi* - *Veliformes* mériterait d'être repris du point de vue anatomique chez de nombreuses espèces.

Si, dans les premiers stades de l'épanouissement du chapeau, celui-ci n'a pas à se fissurer radialement au dos des lames chez les *Veliformes*, il est évident que, chez la plupart des espèces de cet ensemble, l'épanouissement se poursuit et s'achève par un clivage de la trame des lames suivant leur plan de symétrie, c'est-à-dire à partir du fond du sillon préformé chez le jeune encore fermé. BULLER a montré qu'un tel clivage peut se produire, même chez un *Pelliculosi* aussi typique que *C. sterquilinus* (Fig. 41, en bas).

B. CARACTERES GENERAUX DU CARPOPHORE DES COPRINS ; DISSEMINATION DES SPORES.

Dans la période moderne, les grands traits de l'organisation du carpophore des Coprins en rapport avec la dissémination des spores ont été étudiés avec un soin méticuleux par BULLER (1924) ; dans les lignes qui vont suivre, nous lui ferons maints emprunts.

Pour FRIES le genre *Coprinus* se distingue de toutes les autres coupures de

champignons à lames par le fait que, lorsque le chapeau s'ouvre, les lames sont « in laticem nigram diffluentes » (*Epicr.*), ce que l'on traduit en français par « déliquescentes ». Il ne faut pas confondre les lames que FRIES disait « diffluentes » avec celles qu'il disait « liquescentes »; c'est ainsi que, pour le genre *Bolbitius*, dont les représentants ressemblent, à la couleur des spores près, à certains *Coprins*, FRIES a écrit (*Epicr.*) « Lamellae... liquescentes, sed vix diffluentes », et (*Monogr.*) « Lamellae una cum pileo liquescunt, sed non diffluent ».

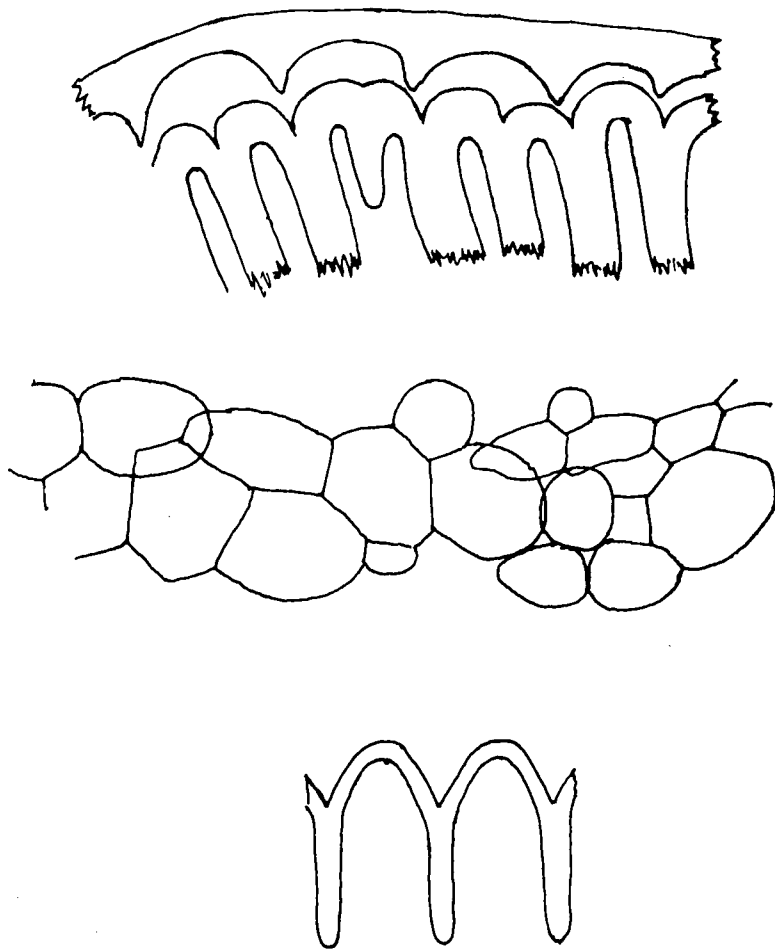


Fig. 41. — Coupes transversales dans le chapeau de deux espèces de *Coprins*.

En haut et au milieu : coupes dans le chapeau encore fermé de *Coprinus radiatus*, illustrant le type « Pelliculosi ». Le schéma supérieur montre clairement qu'il n'y a originellement aucun sillon à la surface du chapeau (Comparer avec la fig. 39, en haut, qui illustre le type « Véliforme »). Ce schéma ayant été réalisé sur des coupes faites à main levée, la compression exercée sur le chapeau a amené des déformations et le clivage du chapeau, accentuant par là la structure « Pelliculosi ». Au milieu : structure de la chair piléique sous la cuticule (non figurée), montrant qu'aucun sillon préformé ne la traverse.

En bas : coupe dans le chapeau épanoui de *C. sterquilinus* (d'après BULLER), montrant le clivage des lames lors de l'épanouissement (comparer avec la fig. 47 au milieu, qui représente une partie du chapeau encore fermé de la même espèce).

Pour FRIES, les *Coprinus* sont encore remarquables par le fait qu'au début du développement les lames sont « cohaerenti-stipati ».

Dans *Monogr.* FRIES ajoute que les lames des *Coprinus* sont « furfure micaceo irroratis ». Il est clair que les éléments responsables de ce dernier aspect sont les cystides faciales. De nombreux *Coprinus* présentent en effet, sur les faces des lames, des cystides si enflées et saillantes qu'on les voit facilement à la loupe (Fig. 42). Plusieurs espèces sont cependant dépourvues de pleurocystides, par exemple divers petits *Coprinus* de la section *Setulosi*, et même des espèces qui comptent parmi les plus grosses du genre, *C. comatus* et *sterquilinus*, qui constituent notre section *Comati*.

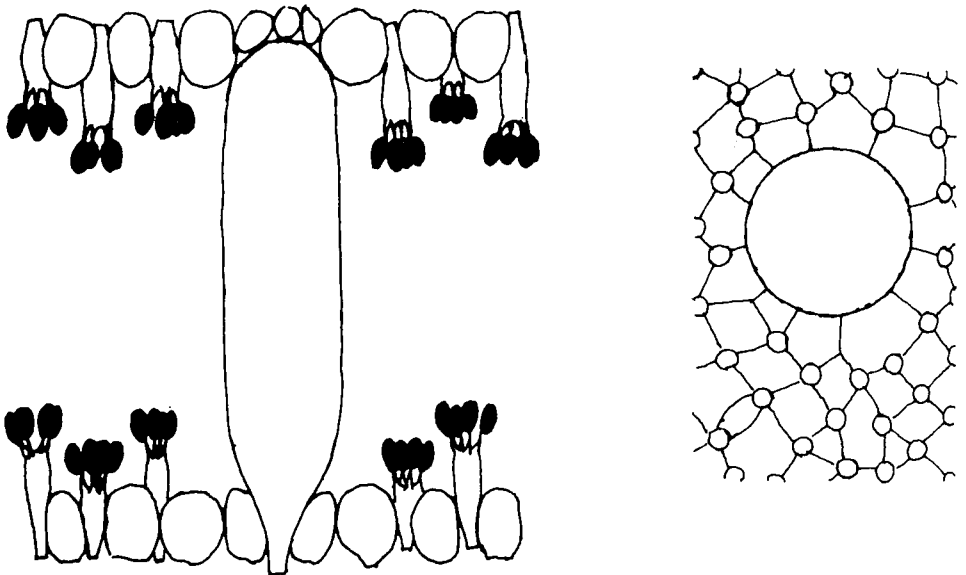


Fig. 42. — Éléments de l'hyménium des *Coprinus* (schématisé, d'après BULLER).

A gauche : *C. atramentarius* ; coupes transversales montrant une longue cystide formant pont entre lames adjacentes (comparer avec la fig. 47 et la fig. 48), les pseudoparaphyses et les basides sporifères.

A droite : *C. micaceus* ; vue de face de l'hyménium, montrant une large cystide et le pavage continu de pseudoparaphyses, dans lequel sont enchassés les pieds des basides.

Les espèces qui possèdent des pleurocystides peuvent être classées en deux catégories, comme l'a montré BULLER. Chez *C. micaceus*, *radians*, et chez une foule d'autres *Coprinus*, les cystides sont banales, en ce sens qu'elles n'ont de rapports morphologiques qu'avec la lame d'où elles émanent. Chez quelques espèces, l'allongement des cystides d'une lame conduit leur extrémité libre à buter contre la lame adjacente, puis à s'enfoncer plus ou moins dans l'hyménium de cette lame et à se souder à elle ; dans ces espèces les cystides finissent donc par être fixées par leurs deux extrémités, formant des ponts entre lames adjacentes ; c'est ce qui se passe, comme l'a montré BULLER, non seulement dans les petits *Coprinus* du groupe *friesii*, mais également chez les espèces de grande taille

que sont *C. atramentarius* (Fig. 42 et 47, à gauche) et *C. picaceus*. Il est évident que la caractéristique friesienne du genre *Coprinus* « lamellis... primo cohaerenti-stipatis » convient particulièrement à ces espèces. Au moment où commence la dissémination des spores, une telle disposition des cystides, fixées par leurs deux extrémités, ne peut évidemment persister que chez les espèces dont le chapeau s'ouvre peu à ce moment, comme *C. atramentarius*. Selon BULLER, chez *C. lagopus*, le chapeau s'ouvrant quand débute la dissémination des spores, les cystides qui formaient ponts entre lames adjacentes, ne restent plus fixées que par un bout.

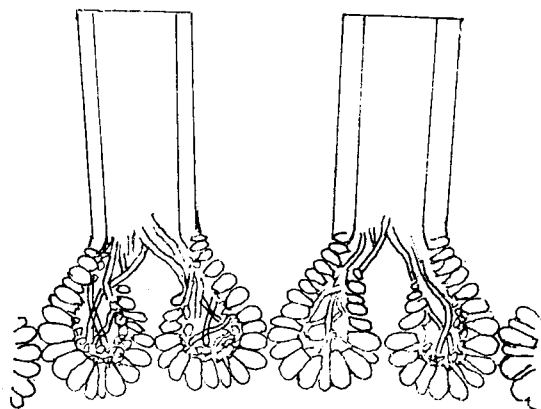
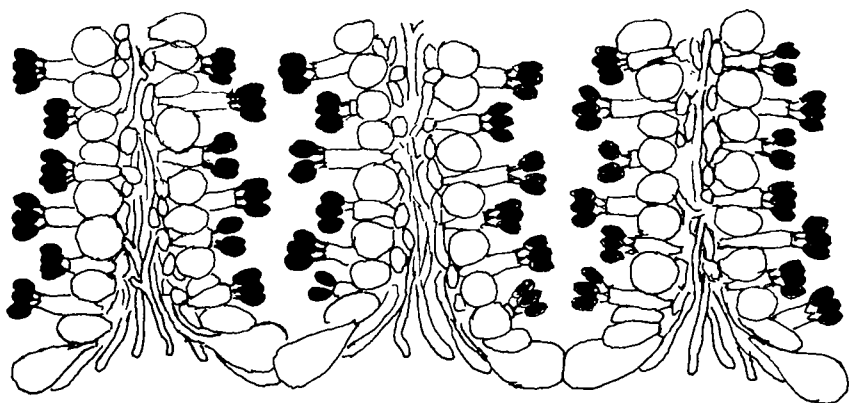
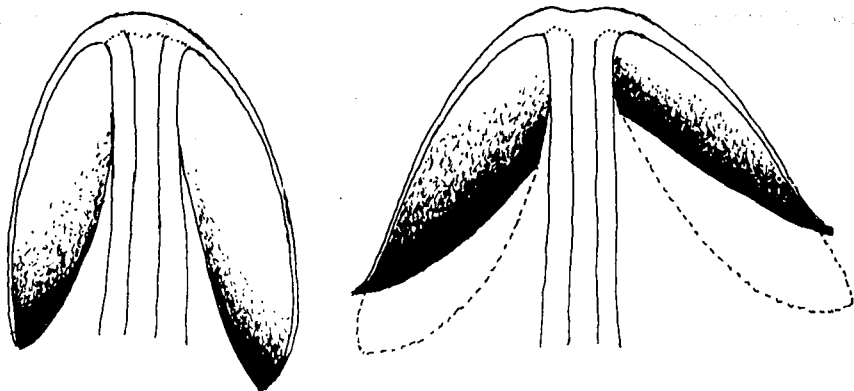
Les pleurocystides manquant chez divers Coprins, il est peut-être plus important de noter, dans le cadre de la définition friesienne du genre, qu'avant l'épanouissement du chapeau, les lames adjacentes des Coprins peuvent être unies l'une à l'autre par leur hyménium dans la région où elles touchent le stipe, la fente séparant ces lames étant fermée autour du stipe, comme elle est fermée du côté du chapeau (Fig. 35 et 43). Cette disposition est sans doute liée au fait, découvert par BULLER, que chez les Coprins typiques, les deux faces d'une lame sont parallèles, alors que chez les autres *Hyménomycètes* lamellés, les feuilletts sont progressivement amincis de leur base touchant le chapeau, vers leur arête, de sorte que leur section transversale est triangulaire.

A vrai dire, on a très rarement pris la peine de rechercher si les lames sont unies autour du stipe par leurs hyméniums, de sorte que nous ne saurions affirmer que cette disposition remarquable est commune à toutes les espèces du genre *Coprinus*.

Rappelons qu'aux stades où cette disposition est réalisée, l'arête des lames n'est pas encore individualisée et que la trame des feuilletts est ouverte sur le revêtement pédiculaire, comme on le voit sur les figures citées. Quelle que soit l'origine de cette disposition, on est tenté de penser que cette union des lames avec le stipe n'est pas sans rapport avec le fait bien connu que, chez les Coprins les plus typiques, la formation et la maturation des spores commencent par l'extrémité antérieure des lames, puis par leur arête (Fig. 43, en haut), car la différenciation des tissus du stipe se poursuit dans le même sens basifuge. Quoi qu'il en soit, on ne connaît, en dehors du genre *Coprinus*, aucun genre de Champignons lamellés où la formation et la maturation des spores commencent par l'extrémité antérieure des lames puis par leur arête. Très souvent il n'y a pas de différence au point de vue formation et maturation des spores entre l'extrémité antérieure des lames et leur extrémité postérieure, entre leur arête et leur base. Même, dans plusieurs types gymnocarpes de l'ordre des *Tricholomatales*, types dans lesquels l'arête des lames ne contracte jamais de rapports avec le stipe, le développement des lames et de l'hyménium ont lieu en direction basifuge sur le stipe si les lames sont décurrentes, et centrifuge sous le chapeau, l'extrémité antérieure des lames étant alors la dernière formée, la dernière à hyménium fonctionnel, à l'inverse des Coprins.

La déliquescence des lames est un caractère fondamental du genre *Coprinus* ; en effet la déliquescence des lames est inconnue en dehors de ce genre, où elle est par contre extrêmement répandue.

Il ne faut cependant pas perdre de vue qu'on a été amené à ranger dans le genre *Coprinus* quelques espèces à lames non déliquescentes, ceci pour diverses raisons que nous rappellerons lorsque, traitant plus loin du genre *Psathyrella*, nous chercherons à préciser ses limites du côté du genre *Coprinus*. Parmi ces espèces à lames non déliquescentes, citons ici *C. plicatilis*, que Fries lui même rangeait dans le genre *Coprinus* malgré cette particularité, et *C. disseminatus*,



qu'il rangeait dans la coupure *Psathyrella*. BULLER, qui a tenu à laisser *C. disseminatus* dans le genre *Psathyrella*, a pourtant montré que son hyménium est construit comme celui de *Coprins* à lames déliquescentes (Fig. 44, en haut).

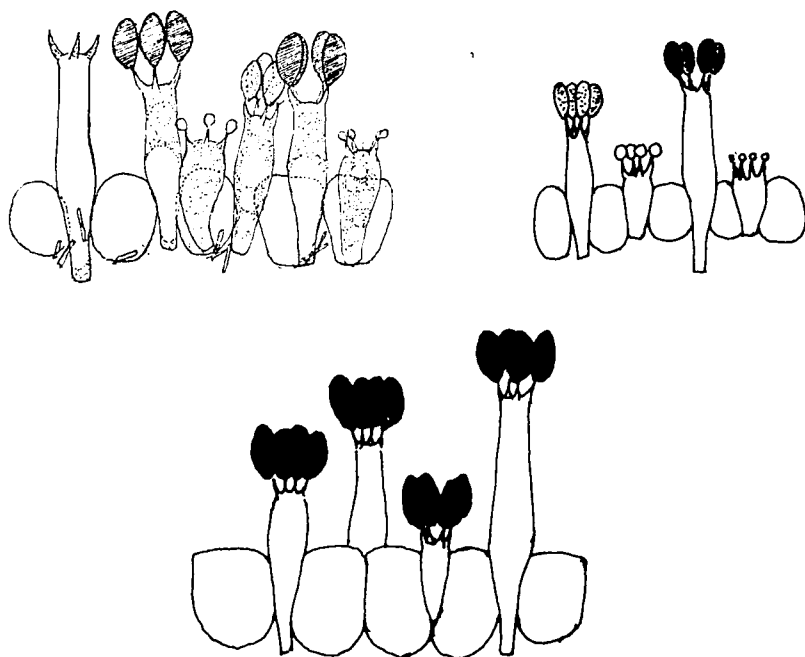


Fig. 44. — Hyménium de 2 espèces de *Coprins* à basides de 4 longueurs différentes (basides tétramorphiques).

En haut : *Coprinus disseminatus*. Remarquer que les 4 longueurs de basides correspondent nettement à 4 générations différentes, ce que l'on reconnaît immédiatement aux dimensions et à la pigmentation des spores qu'elles portent.

En bas : *Coprinus micaceus*. Bien qu'il y ait également des basides de 4 longueurs, elles portent toutes des spores qui semblent également mûres ; en fait ce n'est pas tout à fait vrai ; les premières basides à projeter leurs spores sont les plus longues ; les dernières à le faire sont les plus courtes.

(La figure de droite et celle du bas sont tirées de BULLER).

← Fig. 43. — Quelques particularités des lames des *Coprins* (schématisé, d'après BULLER).

En haut : coupes axiales de *Coprinus atramentarius* commençant à murir ses spores (à gauche) et en cours d'autodigestion des lames (à droite). Sur la figure de droite la ligne pointillée indique la place de l'arête des lames avant autodigestion et permet donc d'avoir une idée précise de l'importance de l'autodigestion ayant déjà eu lieu. Remarquer que la maturation des spores, reconnaissable au noircissement des lames, et l'autodigestion commencent par l'extrémité antérieure des lames et par leur arête.

Au milieu : coupes transversales dans les lames d'un chapeau encore fermé de *C. radiatus* (*lagopus*, sensu Buller) montrant que les lames adjacentes sont, à un moment donné, cohérentes autour du stipe (qui serait en bas du dessin, mais qui n'a pas été figuré) et que leur arête n'est pas encore individualisée, les hyphes de la trame des lames s'étendant sur la surface du stipe (Comparer avec la fig. 35).

En bas : coupes transversales dans les lames d'un chapeau encore fermé de *C. sterquilinus*, montrant que les lames adjacentes (dépourvues de pleurocystides chez cette espèce) sont, à un moment donné, cohérentes par leur arête ; la forme de l'arête suggère un développement du même type que celui de *C. radiatus*, figuré au-dessus.

Les basides y sont séparées les unes des autres par des pseudoparaphyses volumineuses, et surtout, caractère qu'on ne rencontre chez aucune chromosporée en dehors du genre *Coprinus*, les basides sont polymorphiques. D'après leur longueur et leur forme les basides de *C. disseminatus* se classent en 4 catégories : les basides les plus courtes, qui ne dépassent que de peu les pseudoparaphyses, sont banalement claviformes ; les autres se terminent par un col cylindracé, saillant, plus ou moins long suivant la catégorie à laquelle elles appartiennent. Il est facile de voir que ces 4 catégories de basides différent en outre les unes des autres par l'état de développement des spores qu'elles portent. Les basides les plus longues sont les premières à ébaucher, à murir et à projeter leurs spores ; les plus courtes sont les dernières à le faire.

Que les premières basides à projeter leurs spores soient plus longues que celles qui sont les dernières à le faire ne nous apparaît pas comme un caractère remarquable des Coprins, car nous pensons avoir maintes fois remarqué que, dans les genres les plus variés de champignons lamellés, les premières basides fonctionnelles formées par un carpophore sont plus longues que les dernières.

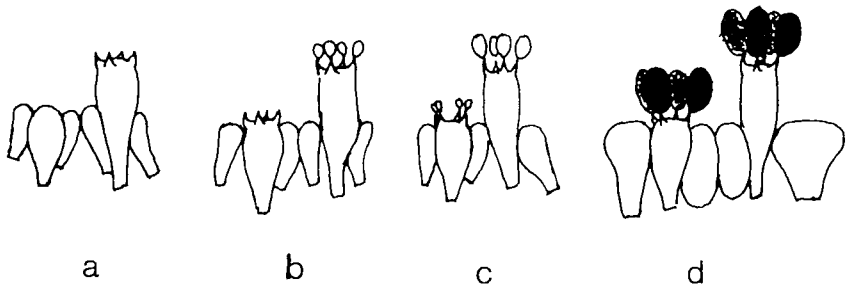


Fig. 45. — Hyménium d'un Coprin à basides dimorphiques : *Coprinus sterquilinus* (schématisé d'après BULLER). a, b, c, d, correspondent à des stades successifs du développement de l'hyménium. Si finalement (d) les spores des deux générations de basides semblent mûres en même temps, on reconnaît facilement, en considérant les stades antérieures, qu'il s'agit bien de deux générations : en (c) on voit que les basides les plus longues portent des spores qui ne sont pas au même stade que celles des courtes ; en (b) on voit que seules les basides les plus longues portent des ébauches de spores ; en (a) on voit que seules les basides les plus longues ont poussé leurs stérigmates.

Ce qui est remarquable, chez les Coprins, c'est le fait que les basides de différentes longueurs se classent en catégories nettement délimitées.

Comme l'a montré BULLER, chez les Coprins à lames déliquescentes il y a, soit 4 longueurs de basides (*C. micaceus*) (Fig. 44, en bas), soit seulement 2 longueurs (Fig. 42, 43, 45).

La déliquescence des lames à partir de l'arête, qui caractérise les Coprins les plus typiques, correspond évidemment à un phénomène d'autodigestion puisqu'on peut l'observer, non seulement dans la nature, mais aussi au laboratoire, en culture pure.

BULLER a montré que, pour permettre une dissémination convenable des spores, l'autodigestion des lames à partir de l'arête est un phénomène rendu indispensable par deux particularités qui opposent les lames des Coprins déliquescents à celles des autres Hyménomycètes lamellés.

Comme nous l'avons rappelé plus haut, les lames de la plupart des Hyménomycètes lamellés sont amincies de la base vers l'arête ; en outre ces lames pré-

sentent un géotropisme tel qu'elles disposent leur plan de symétrie dans une situation exactement verticale ; pour ces deux raisons lorsque les basides ont projeté leurs spores, celles-ci, dans leur chute verticale, ne rencontrent aucun obstacle s'opposant à leur sortie du carpophore et donc à leur dissémination (Fig. 46, à gauche). Après étude de quelques Coprins à lames déliquescentes BULLER est arrivé à la conclusion que leurs lames, dont les faces sont plus ou moins parallèles (Fig. 47, 48), ne sont pas géotropiques, de sorte que leur plan de symétrie n'est pas forcément tout à fait vertical. On conçoit que, dans de telles conditions, les spores risqueraient, après leur projection, de retomber sur l'hymé-

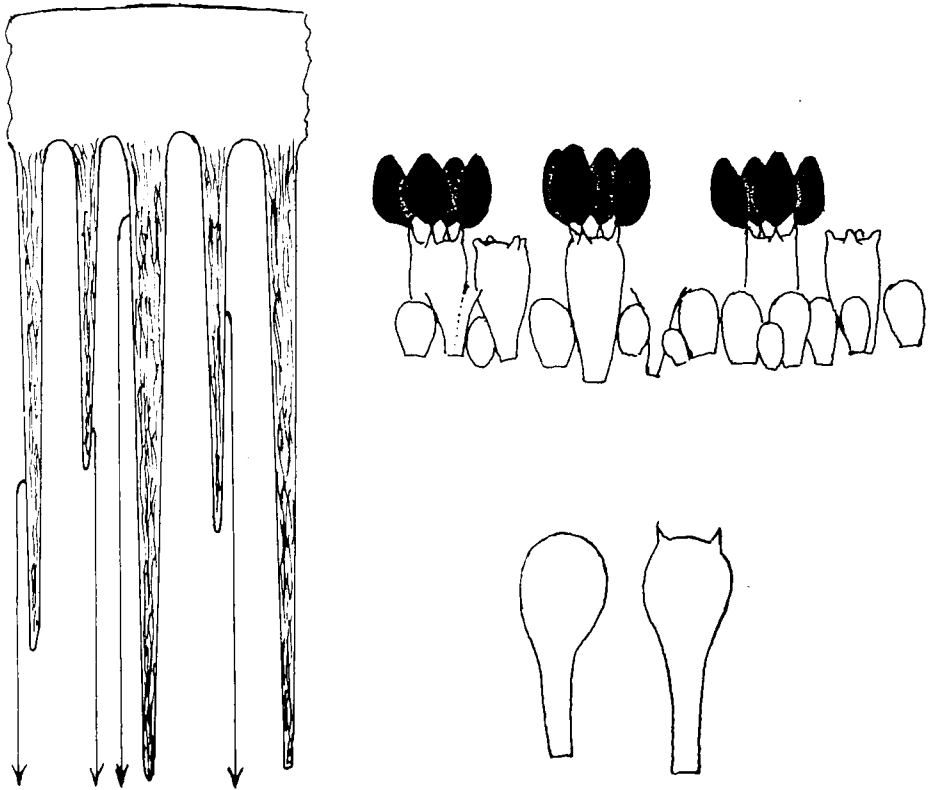


Fig. 46. — Croquis destinés à montrer certaines particularités qui opposent les autres *Agaricales* aux Coprins.

A gauche, schéma de coupe transversale dans le chapeau et les lames de *Panaeolus campanulatus* (imité de BULLER), montrant qu'en raison de la forme triangulaire de la coupe transversale des lames et du géotropisme positif de celles-ci, aucun obstacle ne s'oppose à ce que les spores projetées par les basides parviennent en dehors du carpophore sous l'effet de la pesanteur ; les trajectoires suivies par les spores à partir de leur projection sont représentées par les lignes verticales fléchées.

A droite, en haut : hyménium de *Panaeolus campanulatus* (d'après BULLER). Remarquer qu'il y a plusieurs générations de basides ; outre la génération portant des spores mûres, on reconnaît facilement 2 basides d'une génération suivante, qui ont poussé leurs stérigmates, mais qui n'ont pas encore ébauché de spores, et 2 basides d'une génération passée, réduites à la partie inférieure de leur paroi. Remarquer d'autre part qu'à maturité des spores toutes les basides sont de même longueur.

A droite, en bas : Basides d'un *Psathyrella macrospore*, montrant le type fondamental de baside des *Coprinaceae* : la baside claviforme-pédonculée ou pyriforme.

nium qui les a produites ou sur l'hyménium d'en face, autrement dit de ne pas être disséminées hors du carpophore si l'autodigestion de la partie de chaque lame ayant projeté ses spores ne permettait à la partie suivante de disséminer les siennes.

Pour que le système fonctionne avec les moindres pertes de spores, il est naturellement nécessaire que toutes les basides de cette partie murissent et projettent leurs spores en même temps, juste avant d'être elles-mêmes atteintes

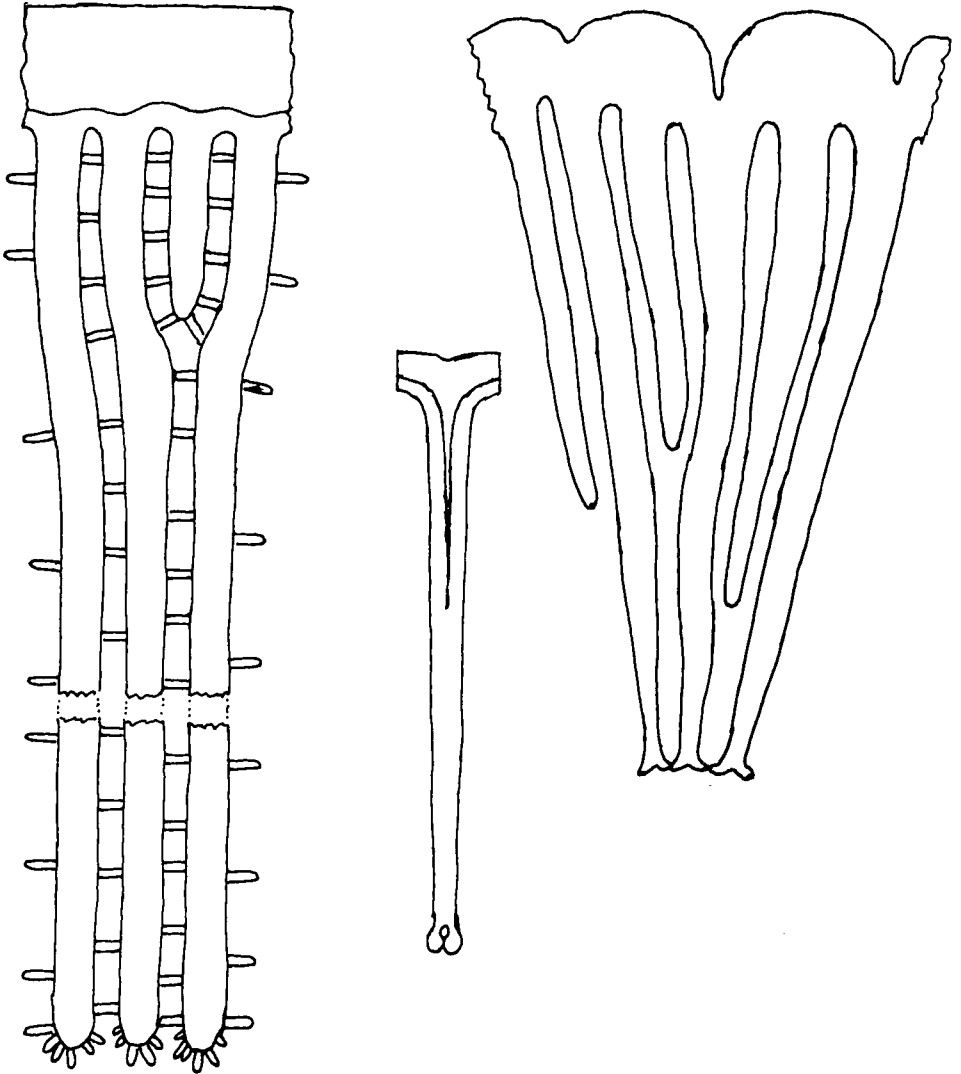


Fig. 47. — Schémas de coupes transversales dans le chapeau et les lames (d'après BULLER). De gauche à droite : *Coprinus atramentarius* (remarquer le parallélisme des faces des lames et les cystides formant ponts entre lames adjacentes), *C. sterquilinus* (dépourvu de pleurocystides) et *C. micaceus* (qui présente des pleurocystides, non figurées ici). Les croquis de *C. atramentarius* et de *C. sterquilinus* illustrent bien le type « Pelluculosi ».

par l'autodigestion (Fig. 48). En fait lorsqu'on compare l'hyménium d'un *Coprin* déliquescent à celui d'un *Coprin* non déliquescent comme *C. disseminatus*, si l'on note des analogies certaines, telles que grand développement des pseudoparaphyses et polymorphisme des basides, on ne peut manquer d'être frappé par

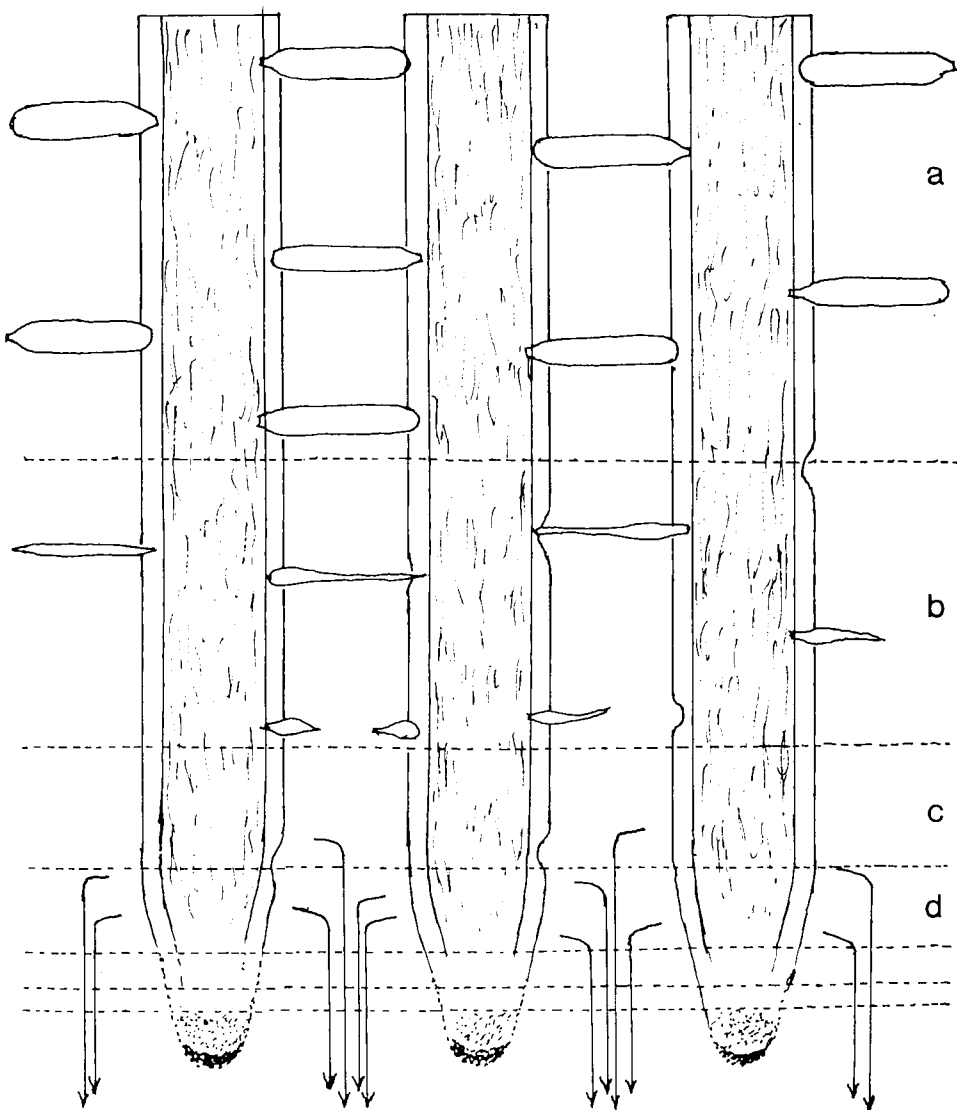


Fig. 48. — Maturation, projection des spores et autodigestion chez *Coprinus atramentarius*. Coupes transversales dans 3 lames adjacentes (schématisé d'après BULLER). Dans la zone (a) les spores (non figurées) sont presque mûres et les cystides, qui forment ponts entre lames adjacentes, sont encore bien turgides. Dans la zone (b) les spores sont mûres et les cystides ont perdu leur turgidité; elles entrent en collapsus et subissent l'autodigestion. Dans les zones (c) et (d) les spores sont projetées; les trajectoires suivies depuis leur projection sont indiquées par des traits fléchés. Les zones situées plus bas ont projeté leurs spores antérieurement et sont actuellement sujettes à autodigestion.

une importante différence : si, en un point donné de l'hyménium, les spores de *C. disseminatus* sont loin d'être mûres en même temps, comme nous l'avons précisé plus haut (Fig. 44, en haut), celles d'un Coprin déliquescents atteignent leur maturité presque au même moment pour les basides longues et pour les courtes (Fig. 44, en bas) ; la différence est juste suffisante pour que ces basides ne projettent pas leurs spores exactement en même temps ; les basides les plus longues projettent leurs spores les premières, puis se ratatinent, de sorte qu'elles ne gênent pas la projection par les basides courtes, qui se produit peu de temps après.

La longueur de la période au cours de laquelle un carpophore de Coprin projette des spores dépend naturellement des dimensions du carpophore. Chez les plus grandes espèces, comme *C. comatus*, ou *atramentarius*, elle est de l'ordre de 24 à 48 heures ; chez de petites espèces, il arrive qu'elle ne dépasse guère 2 ou 3 heures pour les carpophores les moins petits et 30 minutes pour les plus petits (BULLER).

Chez plusieurs petits Coprins, notamment des *Setulosi*, l'ouverture du chapeau et la dissémination des spores qui lui est liée commencent à des heures déterminées. BULLER signale un *Setulosi* qui commence à épanouir son chapeau vers minuit, de sorte que, dans les premières heures du jour, la projection est achevée. Selon MANACHÈRE (1967-1970), chez cet autre *Setulosi* qu'est *C. congregatus*, l'épanouissement du chapeau, qui s'accompagne du début de la dissémination des spores, a lieu au lever du jour, et non en pleine journée ; l'allongement spectaculaire du stipe, qui prélude à cet épanouissement, a lieu dans la nuit qui précède ce dernier.

Il s'agit évidemment d'adaptations rendues nécessaires par le caractère très aqueux du carpophore et par la ténuité de son chapeau, qui font que le carpophore se flétrit très vite en plein soleil.

Il semble a priori évident que ces particularités sont réglées par l'alternance des jours et des nuits, comme le pensait d'ailleurs BULLER en 1909.

En utilisant des cultures pures sur milieu gélosé d'un Coprin de la section *Setulosi*, *C. congregatus*, MANACHÈRE, du Laboratoire de Mycologie de l'Université de Lyon et ses Collaborateurs, ont commencé l'analyse de ce phénomène avec beaucoup de précision. Deux facteurs principaux, lumière et température, distinguant le jour de la nuit, il était nécessaire de dissocier ces deux facteurs pour reconnaître leur action éventuelle, ce qui a été tenté au laboratoire.

Dans un premier temps, MANACHÈRE s'est attaché à l'action du facteur lumière, en plaçant ses cultures dans une enceinte à température constante (25° C). Il a constaté que si des cultures de *C. congregatus* sont maintenues continuellement à l'obscurité, elles ne produisent pas la moindre ébauche de carpophore ; des cultures continuellement éclairées produisent par contre des primordiums, mais ceux-ci avortent.

MANACHÈRE a obtenu un développement absolument normal de carpophores en soumettant les cultures à une alternance régulière de 12 heures de lumière et de 12 heures d'obscurité, alternance imitant l'alternance naturelle des jours et des nuits ; des cultures soumises à ces conditions, après un préséjour à l'obscurité, produisent des carpophores qui s'épanouissent généralement 5 ou 6 jours après le début de l'éclairage intermittent ; l'heure de l'épanouissement ne dépend plus de l'alternance naturelle des jours et des nuits ; elle dépend uniquement des conditions réalisées au laboratoire, de sorte qu'en réglant celles-ci convenablement, il est possible d'obtenir des carpophores sporulants à quelque heure du jour ou de la nuit que l'on désire.

Avec un peu d'habitude, il est possible de reconnaître, d'après l'allure d'un carpophore, s'il est au début de la dernière nuit ou de l'avant dernière nuit précédant l'épanouissement du chapeau et la dissémination des spores. Si, avant que ne commence l'avant dernière nuit, le carpophore est éclairé de façon ininterrompue, il avorte, ne forme pas de spores, l'obscurité de l'avant dernière nuit est donc indispensable à un développement normal (en fait 4 heures d'obscurité suffisent). Mais cette obscurité n'est pas suffisante ; si on la prolonge de façon continue, on n'obtient que des carpophores anormaux, dont le chapeau, qui s'ouvre à peine, renferme peu de spores et ne se lyse pas. Pour que le développement s'achève normalement la période obscure correspondant à l'avant dernière nuit doit être suivie d'une période éclairée, comme, dans la nature, l'avant dernière nuit est suivie du dernier jour précédant celui de l'épanouissement. L'épanouissement du chapeau et la dissémination des spores se produisent environ 24 heures après le début de cette période éclairée, au cours de laquelle ont lieu les divisions du noyau de fusion de la baside et, par conséquent, la formation des 4 noyaux destinés aux 4 spores.

L'obscurité de la nuit qui précède l'épanouissement n'a aucune influence sur la fin du développement du carpophore ; celle-ci reste absolument normale si l'on remplace cette dernière période obscure par une période éclairée.

Il ne faudrait pas réduire, à priori, l'influence sur le développement du carpophore de *C. congregatus*, de l'alternance jour-nuit à une alternance lumière-obscurité, car la température est en moyenne plus élevée le jour que la nuit.

ROBERT, de l'équipe de MANACHÈRE, s'est demandé s'il ne serait pas possible de remplacer l'obscurité de l'avant dernière nuit par un abaissement de température. Il a montré (1971) que la période d'obscurité, qui, sous température constante de 25° C, est indispensable au développement normal du carpophore de *C. congregatus*, peut être remplacée par une période où la température est abaissée d'environ 10° C.

Les deux facteurs, lumière et température, qui différencient le jour de la nuit, peuvent donc, dans la nature, se substituer l'un à l'autre ou agir de concert pour faire en sorte que l'épanouissement du carpophore et la dissémination des spores du petit Coprin véliforme qu'est *C. congregatus* aient lieu au lever du jour.

III. PRESENCE OU ABSENCE DE BOUCLES.

Concernant ce caractère comme beaucoup d'autres, le genre *Coprinus* est fort diversifié.

Certaines espèces présentent une boucle à chaque cloison d'hyphes (boucles que nous qualifions de *constantes*) ; d'autres présentent à la fois des cloisons bouclées et des cloisons sans boucle (boucles que nous qualifions d'*inconstantes*) ; d'autres enfin sont totalement dépourvues de boucles.

Une statistique portant sur près de 60 espèces conduit à la conclusion que les espèces bouclées prédominent (environ 80 % des espèces le sont). Parmi celles-ci les espèces à boucles inconstantes semblent les plus nombreuses (70 % des espèces bouclées) ; la tendance à la disparition des boucles est donc importante dans ce genre puisque l'ensemble des espèces à boucles inconstantes ou absentes correspond à 85 % des espèces pour lesquelles ces particularités ont été examinées avec précision.

L'intérêt systématique de la présence ou de l'absence de boucles ne dépasse guère le niveau de l'espèce ; en effet, dans nombre de sections du genre, les différentes possibilités concernant ce type de caractères sont représentées.

IV. CARACTERES DES SPORES.

Comme nous l'avons rappelé plus haut, la paroi sporique n'est pas noire chez tous les *Coprinus* ; nous avons vu que KARSTEN avait temporairement détaché du genre *Coprinus*, sous l'étiquette *Coprinopsis*, des espèces qui, comme *C. friesii*, ont les spores brunes.

Nous avons également indiqué que FAYOD a détaché du genre *Coprinus*, pour en faire un genre *Lentispora*, des espèces qui, par leurs spores comprimées-lenticulaires (Fig. 38), s'opposent à la majorité des *Coprinus*, dont les spores sont banalement elliptiques.

Concernant la dorsiventralité des spores il n'est pas inutile de rappeler que si, dans nombre d'espèces, le pore est exactement apical, tronquant transversalement le sommet de la spore, dans d'autres il est franchement incliné sur le côté ventral ou externe de la spore.

La structure du sommet de la spore varie d'une espèce à une autre ; si nombre d'espèces ont un pore germinatif de type banal, d'autres, comme *C. verrucispermus*, ont un pore germinatif dont la medulla est surmontée d'une épaisse lentille biconvexe, un pore que nous avons appelé plus haut papilleux (Fig. 28).

Enfin il ne faut pas oublier la diversité d'épaisseur et d'organisation des couches de la paroi extérieures à l'épispore.

Si, dans les espèces à spores lisses, l'épaisseur de la périspore est généralement si faible que cette couche passe inaperçue en photonique, dans quelques espèces à spores également lisses, la périspore est si épaisse que son existence a été remarquée en 1915 par RICKEN chez l'espèce qu'il déterminait *macrocephalus* et par J. E. LANGE chez *C. narcoticus* (Fig. 15) ; ce dernier auteur rappelle que cette épaisse enveloppe hyaline été reconnue par E. C. HANSEN chez *C. stercorearius* dès 1897.

D'autre part quelques espèces de *Coprinus* ont la paroi sporique fortement verruqueuse. L'intérêt systématique de la verrucosité des spores ne dépasse guère, dans le genre *Coprinus*, le cadre de l'espèce ; des espèces à spores verruqueuses cotoient en effet des espèces à spores lisses dans plusieurs sections ; c'est le cas pour *C. verrucispermus* et *silvaticus* dans les *Setulosi*, de *C. echinosporus* et *phlyctidosporus* dans les *Impexi*, de *C. insignis* dans les *Atramentarii*.

V. DIVERSITE DES TYPES DE THALLIES.

Concernant les particularités que nous groupons sous la rubrique « thallies », le genre *Coprinus* est l'un des plus variés qui soient.

Tous les types connus de thallies y sont en effet représentés : *hétérothallie tétrapolaire*, *hétérothallie bipolaire*, *amphithallie* et *homothallie*.

A. HOMOTHALLIE.

Caractérisée par le fait que l'état secondaire peut être obtenu à partir de *n'importe quelle* basidiospore isolée, l'homothallie est un phénomène répandu dans le genre *Coprinus*, où il a été tout d'abord reconnu chez *C. sterquilinus* (MOUNCE, 1921), *C. ephemeroïdes* et *narcoticus* (BRUNSWIK, 1924).

B. HETEROHALLIE.

Concernant la possibilité ou l'impossibilité de mycéliums primaires issus de spores d'un même carpophore, de produire des mycéliums secondaires lorsqu'ils sont confrontés avec d'autres mycéliums primaires issus d'autres spores de ce même carpophore, les hétérothalles se classent en deux catégories suivant

que chaque carpophore produit des spores appartenant à 2 types (champignons *bipolaires*) ou à 4 types (champignons *tétrapolaires*) ; ces types sont appelés poles.

Dans les tableaux qui suivent chaque pole est représenté par un chiffre : I et II pour les bipolaires, I, II, III, IV pour les tétrapolaires. Ces tableaux indiquent les résultats des confrontations, dans toutes les combinaisons imaginables, de mycéliums primaires issus de spores des différents types ou poles. Le signe + indique les seules confrontations qui aboutissent à la formation d'un mycélium secondaire ; le signe — indique donc que les mycéliums sont restés primaires à la suite d'une confrontation.

Dans le genre *Coprinus*, la bipolarité a été découverte tout d'abord par LENDNER (1920) et par BRUNSWIK (1924) ; comme l'a montré ce dernier auteur, de nombreuses espèces de Coprins sont bipolaires ; *C. comatus* est dans ce cas.

Dans ce genre, la tétrapolarité a été découverte tout d'abord par BENSAUDE (1918) et par KNIEP (1920) chez *C. fimetarius*, par MOUNCE (1922) chez *C. niveus*, par BRUNSWIK (1924) chez *C. micaceus*.

La **bipolarité** (Tabl. I) s'explique facilement si l'on admet que chaque pole est déterminé par la présence d'un gène particulier, dit gène de polarité ; le pole I serait déterminé par la présence d'un gène A 1, le pole II par une variante (on dit un *allèle*) de ce même gène, variante A 2.

On sait qu'avant la poussée des stérigmates sur la baside, se forment dans celle-ci, à partir du noyau de fusion, 4 noyaux qui sont respectivement à l'origine du stock nucléaire de chacune des 4 spores. Si à cause de son origine même, le noyau de fusion de la baside renferme forcément à la fois les gènes A 1 et A 2, chacun des 4 noyaux qui en sont issus ne renferme que A 1 ou A 2, car la réduction chromatique se produit au cours des divisions qui leur ont donné naissance : l'expérience montre que chaque baside produit 2 spores A 1 et 2 spores A 2.

	I	II
	A 1	A 2
I, A 1	—	+
II, A 2	+	—

TABLEAU I. Résultats des confrontations entre mycéliums primaires d'un champignon *bipolaire*.

Considérons maintenant la **tétrapolarité**. (Tabl. II). Que le mycélium secondaire d'une espèce tétrapolaire soit issu d'une confrontation I × II ou d'une confrontation III × IV, s'il donne des carpophores, chacun d'eux produira les mêmes 4 types de spores I, II, III, IV. Ceci ne peut s'expliquer qu'en admettant que chaque pole est ici déterminé par *une paire* de gènes de polarité susceptibles de se séparer, un gène dit A et un gène dit B. Au lieu de désigner les 4 poles par I, II, III, IV, on les désignera par exemple par A 1 B 1, A 2 B 2, A 1 B 2, A 2 B 1. Que le mycélium secondaire résulte de la confrontation A 1 B 1 × A 2 B 2 ou de la confrontation A 1 B 2 × A 2 B 1, il contiendra les 4 gènes A 1, A 2, B 1, B 2, que l'on retrouvera naturellement dans le noyau de fusion de la baside. La détermination de la polarité des spores issues d'une même baside montre que chaque baside produit 2 spores A 1 B 1 et 2 spores A 2 B 2 ou 2 spores A 1 B 2 et 2 spores A 2 B 1 ou encore les 4 types de spores A 1 B 1, A 2 B 2, A 1 B 2, A 2 B 1, selon le stock nucléaire que les spores auront reçu de la baside. Ce sont les hasards de la réduction chromatique qui sont la cause de la diversité de ces possibilités que l'on peut observer d'une baside à une autre.

	I	II	III	IV
	A 1 B 1	A 2 B 2	A 1 B 2	A 2 B 1
I, A 1 B 1	—	+	—	—
II, A 2 B 2	+	—	—	—
III, A 1 B 2	—	—	—	+
IV, A 2 B 1	—	—	+	—

TABLEAU II. Résultats des confrontations entre mycéliums primaires d'un champignon tétrapolaire.

Que le champignon soit bi ou tétrapolaire, les spores des différents poles sont produites en nombres comparables par un même carpophore. Il en résulte que lorsque 2 mycéliums primaires issus de spores d'un même carpophore se rencontrent, ils n'ont que 50 % de chances d'être compatibles, c'est-à-dire de donner naissance à un mycélium secondaire, s'il s'agit d'un champignon bipolaire, et seulement 25 % s'il s'agit d'un champignon tétrapolaire (revoir les tableaux de polarité donnés plus haut).

Cette réduction considérable de la fertilité des confrontations due à l'intervention des gènes de polarité apparait de prime abord comme un désavantage pour l'espèce qui possède de tels gènes. On change d'avis à partir du moment où l'on sait que chaque gène de polarité d'un champignon est susceptible de présenter un grand nombre de variantes, d'allèles. Considérons en effet le cas le plus simple, celui d'un champignon bipolaire, d'un champignon dont chaque pole n'est déterminé que par la présence d'un seul gène de polarité A. Dans le carpophore d'un tel champignon ce gène n'est représenté que par 2 variantes A 1 et A 2 ; tous les carpophores nés sur le même mycélium auront même formule que lui A 1 A 2. Mais, dans un second carpophore de la même espèce né sur un mycélium différent, l'un des allèles pourra être différent, ce second carpophore aura par exemple comme formule A 1 A 3 ; dans un troisième carpophore né sur un troisième mycélium les deux allèles du gène de polarité pourront être différents des deux allèles du premier carpophore ; ce troisième carpophore pourra avoir comme formule A 3 A 4. Plus les carpophores d'une même espèce sont récoltés loin l'un de l'autre, plus ils auront de chances d'avoir des allèles différents. Or il est clair que si les allèles d'un carpophore sont A 1 A 2 et ceux d'un autre carpophore A 3 A 4, tout mycélium primaire issu de spores du premier sera capable de donner un mycélium secondaire lorsqu'il rencontrera un quelconque mycélium primaire du second carpophore.

Ce que nous venons de dire du gène A est valable pour le gène B des tétrapolaires ; chez ces derniers, chacun des gènes A et B est susceptible de nombreuses variantes dans la nature, chacun est représenté par une multitude d'allèles.

Dans cette optique on comprend mieux le rôle des gènes de polarité. Si deux mycéliums primaires issus de deux spores différentes se rencontrent, ils ont beaucoup de chances de donner naissance à un mycélium secondaire si les spores qui leur ont donné naissance proviennent de carpophores nés sur des mycéliums différents ; ils en ont beaucoup moins, surtout chez les champignons tétrapolaires, si les spores qui les ont produits sont issues du même carpophore ou de carpophores nés du même mycélium.

Si un mycélium A 3 A 4 diffère d'un mycélium A 1 A 2 de la même espèce, non seulement par les gènes de polarité, mais encore par un ou plusieurs gènes d'autre nature, autrement dit si ces mycéliums secondaires appartiennent à deux races différentes, l'hybridation de ces deux races peut être l'occasion d'un bras-

sage génétique, aboutissant à la naissance de nouvelles races, dans lesquelles les gènes autres que les gènes de polarité, seront recombinaés autrement que dans les deux races parentes.

La présence de gènes de polarité possédant de nombreux allèles augmente donc les chances d'évolution en facilitant les « mariages » entre races différentes et en stérilisant un pourcentage important de « mariages consanguins », 50 % chez les bipolaires, 75 % chez les tétrapolaires.

Les gènes de polarité sont responsables de l'hétérothallie d'un champignon ; c'est à cause de leur présence qu'un mycélium primaire issu d'une seule spore reste indéfiniment primaire si on le maintient isolé. Chez les homothalles il n'y a pas de tels gènes, ce qui fait que toute spore maintenue isolée est capable de donner un mycélium secondaire, soit directement, soit après passage par une phase primaire.

C. AMPHITHALLIE.

Un champignon est dit amphithalle lorsque, parmi les spores produites par un même carpophore, certaines se comportent comme des spores d'hétérothalles (bi ou tétrapolaires suivant les cas), alors que les autres se comportent comme des spores d'homothalles. A première vue, on est donc tenté de considérer que l'amphithallie est un type de thallie intermédiaire entre l'hétérothallie et l'homothallie. L'expérience montre qu'il n'en est rien : l'amphithallie n'est qu'un cas particulier de l'hétérothallie.

L'amphithallie a d'abord été découverte chez des champignons dont chaque baside ne porte que 2 spores au lieu de 4. SASS a été le premier (1929) à découvrir ce phénomène, en particulier chez un Coprin qu'il appelait *C. ephemerus*, var. *bisporus*, et que Morten LANGE a baptisé *C. sassii*. D'une façon générale, chez tout carpophore bisporique non parthénogénétique, le noyau de fusion de la baside produit 4 noyaux avant la poussée des stérigmates, exactement comme dans les carpophores tétrasporiques. Si le champignon est bipolaire, il s'agira de 2 noyaux A 1 et de 2 noyaux A 2 ; comme ces 4 noyaux sont à l'origine des noyaux des 4 spores, il y aura 2 spores A 1 et 2 spores A 2 si la baside produit 4 spores. Mais si la baside ne produit que 2 spores, chacune de celles-ci recevra en général davantage de noyaux, de sorte que si certaines spores ne reçoivent que des noyaux A 1 ou A 2, d'autres pourront recevoir éventuellement, à la fois un ou deux noyaux A 1 et un ou plusieurs noyaux A 2. Les premières spores dont il vient d'être question ne donneront évidemment que des mycéliums primaires, mais les autres, par exemple celles qui ont reçu à la fois un noyau A 1 et un noyau A 2, donneront naissance à des mycéliums secondaires, même si on les maintient isolées, tout comme le feraient des spores d'homothalles, mais pour une raison bien différente : elles renferment des noyaux ayant des gènes de polarité compatibles alors que les noyaux des spores d'homothalles n'ont pas de gènes de polarité. Il est évident que des phénomènes du même ordre peuvent se produire chez des formes bisporiques de champignons tétrapolaires.

Morten LANGE (1952) a redécouvert l'amphithallie chez un champignon dont toutes les basides portent 4 spores, *C. plagioporus*. A condition de se rappeler que, dans l'ensemble des Hyménomycètes, une troisième série de divisions nucléaires s'observe après la poussée des stérigmates, portant à 8 le nombre de noyaux issus du noyau de fusion de la baside et de se souvenir aussi que, chez les *Agaricales chromosporées* (au sens étroit où nous prenons ici cet ensemble), chaque spore renferme très généralement 2 noyaux, l'amphithallie d'un champignon tétrasporique de cet ensemble peut s'expliquer de la même manière que l'amphi-

thallie d'un champignon bisporique. En effet, si nous prenons le cas le plus simple, celui d'un champignon bipolaire, des 8 noyaux issus du noyau de fusion de la baside, 4 seront A 1 et 4 seront A 2 ; il est parfaitement concevable, dans ces conditions, que certaines spores aient à maturité, 1 noyau A 1 et un noyau A 2 alors que d'autres n'aient, ou que 2 noyaux A 1, ou que 2 noyaux A 2.

On a pu démontrer expérimentalement que si certaines spores des amphithalles se comportent à première vue comme des spores d'homothalles, c'est effectivement parce que ces spores renferment au moins deux noyaux de poles différents et compatibles. Chez des *Agaricales chromosporées* la démonstration a pu être apportée grâce à des opérations microchirurgicales. Nous avons vu que chez des champignons de cet ensemble, la spore, constamment binucléée, germe en un tube dans lequel ses noyaux se divisent de manière à donner des noyaux plus ou moins nombreux, avant que ne surviennent les premiers cloisonnements. Quelques *Tricholomatales* se comportent de la même manière (Fig. 12). Ces nombreux noyaux sont disposés sans ordre et, lorsque le tube germinatif commence à se ramifier, la répartition des noyaux entre les divers rameaux se fait apparemment au hasard. Cela n'a aucune importance chez les hétérothalles puisque les deux noyaux de la spore proviennent de la division d'un même noyau reçu de la baside, et qu'ils sont donc identiques, par exemple, pour une espèce bipolaire, tous deux A 1 ou tous deux A 2. Mais si une spore d'amphithalle bipolaire renferme à la fois un ou plusieurs noyaux A 1 et un ou plusieurs noyaux A 2, le tube issu de la germination de cette spore renfermera bientôt un mélange de noyaux A 1 et de noyaux A 2, apparemment disposés sans ordre, de sorte que lorsque ce tube se ramifiera par la suite, certains rameaux pourront recevoir, à la fois ces deux sortes de noyaux A 1 et A 2, alors que d'autres risqueront de ne recevoir, ou que des noyaux A 1, ou que des noyaux A 2. Si c'est vrai lorsque l'on détache par microchirurgie les divers rameaux issus du même tube germinatif et qu'on les repique isolément sur un milieu nutritif convenable, certains ne donneront que des mycéliums primaires (ceux qui n'auront reçu que A 1 ou A 2) alors que d'autres donneront parfois des mycéliums secondaires (ceux qui auront reçu, à la fois des noyaux A 1 et des noyaux A 2).

L'expérience a vérifié cette hypothèse. La démonstration a été apportée pour la première fois par TERRA (1955) chez un amphithalle bisporique n'appartenant pas au genre *Coprinus* ; elle a été apportée plus tard (1957) par LAMOURE chez l'amphithalle tétrasporique qu'est *Coprinus plagioporus*.

D. LES ARTHROSPORES OU OIDIÉS.

Comme celui de très nombreuses espèces d'*Agaricales* et de *Tricholomatales*, le mycélium primaire des Coprins produit très souvent des articles uninucléés qui s'en détachent. Ces articles ont été appelés *arthrospores* parce que, dans les cas les plus répandus, ils naissent de la désarticulation de chaînes mycéliennes, formées d'un nombre de cellules qui varie beaucoup d'une espèce à une autre, de deux ou quatre à un nombre indéterminé ; les arthrospores ont souvent été appelées *oidies* ; leur existence a été notée dans plus de la moitié des espèces de Coprins où on les a spécialement recherchées.

Le noyau de l'arthrospore est naturellement incompatible avec ceux du mycélium primaire qui l'a produite, mais, s'il est compatible avec ceux d'un autre mycélium primaire, ce dernier mycélium pourra être à l'origine d'un mycélium secondaire par anastomose d'une de ses cellules, soit avec l'arthrospore en

question, soit avec un des articles du mycélium primaire pouvant éventuellement provenir de la germination de cette arthrospore.

Les arthrospores étant facilement disséminées, on comprend que leur production augmente considérablement les chances de rencontres aboutissant à la formation de mycéliums secondaires.

E. INTERET SYSTEMATIQUE DES TYPES DE THALLIES.

Les différents types de thallie dont nous venons de rappeler les définitions sont très inégalement représentés dans le genre *Coprinus*.

Dans leur grande majorité (environ 85 %), les Coprins sont hétérothalles comme le sont nombre de champignons lamellés d'autres genres. Ce qui frappe dans le genre *Coprinus*, c'est le fait que la bipolarité soit au moins aussi répandue que la tétrapolarité. L'homothallie est beaucoup plus rare, l'amphithallie exceptionnelle.

Dans le genre *Coprinus* l'intérêt systématique du type de thallie est très faible. En parcourant la « Flore analytique », on verra que, dans une même section naturelle, la section *Setulosi*, Morten LANGE (1952) a rencontré, à la fois des tétrapolaires, des bipolaires, des amphithalles bisporiques, des amphithalles tétrasporiques et de vrais homothalles. Il n'est même pas absolument certain que le type de thallie soit toujours constant dans toutes les souches de la même espèce.

F. CONCLUSION : DANS LE GENRE COPRINUS L'EVOLUTION A PORTE SUR DES CARACTERES D'ORDRES FORT VARIES.

Parmi les caractères que présente un taxon d'Hyménomycète, certains sont très largement répandus dans cet ensemble et opposent les Hyménomycètes à ces autres Champignons supérieurs que sont nombre d'Ascomycètes ; il s'agit de « caractères fondamentaux », comme nous les avons appelés dans une publication récente (1977).

La plupart des caractères qui servent à distinguer les genres les uns des autres n'entrent évidemment pas dans cette catégorie, précisément du fait qu'ils ne sont pas assez largement répandus dans l'ensemble des Hyménomycètes. Sont par contre des caractères fondamentaux : à la fois des caractères visibles, comme la présence de 4 spores par baside ou d'une boucle à chaque cloison des hyphes secondaires, et des caractères que seule révèle l'expérimentation, comme l'hétérothallie tétrapolaire¹.

Dans ce sens on peut dire que, dans le genre *Coprinus* l'évolution a porté sur des caractères de tous ordres, fondamentaux compris, qu'il s'agisse de caractères visibles, ou de caractères physiologiques que seule l'expérimentation permet de mettre en évidence.

Peu de genres ont poussé l'évolution aussi loin, dans les directions aussi variées.

PSATHYRELLEAE Kühner
(1936, ut *Psathyrellés*)

Avec la plupart des auteurs modernes, nous n'admettons qu'un seul genre dans cette tribu : *Psathyrella*.

1. Dans 80 % des Homobasidiomycètes (ensemble auquel appartiennent les Hyménomycètes) dont la thallie a pu être déterminée, il s'agit d'hétérothallie, et 70 % de ces hétérothalles sont tétrapolaires. Comme le font ressortir ces pourcentages l'hétérothallie tétrapolaire est un caractère fondamental des Hyménomycètes.

Psathyrella (Fries) Quélet,

sensu Kühner, 1936, emend., non Fries, non Quélet.

Tel qu'on l'admet généralement aujourd'hui, le genre *Psathyrella* ne diffère du genre *Psathyrella*, tel que nous le concevions en 1936, que par l'adjonction, préconisée par SINGER dès 1949, des espèces à spores verruqueuses dont PATOULLARD avait fait son genre *Lacrymaria*.

I. HISTORIQUE.

A. LES GRANDES COUPURES FRIESIENNES QUI SONT A L'ORIGINE DU GENRE *PSATHYRELLA*, TEL QU'ON LE CONÇOIT GÉNÉRALEMENT AUJOURD'HUI.

Il s'agit de 4 coupures de *Pratelli* (*Stropharia*, *Hypholoma*, *Psilocybe* et *Psathyra*) et d'une coupure de *Coprinarii* (*Psathyrella*).

Dans le tableau suivant nous rappelons, sous forme de clé analytique, les principaux caractères distinctifs des coupures friesiennes de *Coprinarii* et *Pratelli*, tes qu'ils ont été indiqués par FRIES dans *Hym. Eur.*

Pratelli.

Une volve	<i>Chitonia</i>
Pas de volve	
Un anneau	
Hyménophore distinct du stipe	<i>Psalliota</i>
Hyménophore en continuité avec le stipe	<i>Stropharia</i>
Pas d'anneau	
Chapeau plus ou moins charnu, à marge d'abord incurvée	
Marge appendiculée par le voile	<i>Hypholoma</i>
Voile obsolète ou nul	<i>Psilocybe</i>
Chapeau membraneux, à marge d'abord droite et appliquée sur le stipe	<i>Psathyra</i>

Coprinarii.

Lames non papilionacées	<i>Psathyrella</i>
Lames papilionacées	<i>Panaeolus</i>

Comme nous l'avons dit plus haut, nous plaçons les *Panaeolus* dans la famille *Strophariaceae*. Les *Psalliota* (actuellement *Agaricus*) sont le genre type de la famille *Agaricaceae* ; les *Chitonia* en sont très proches.

Les coupures restantes ont été élevées au rang de genres, soit par KUMMER (1871 - *Hypholoma*, *Psathyra* et *Psilocybe*), soit par QUÉLET (1872 - *Stropharia* et *Psathyrella*).

On s'est aperçu depuis que l'étiquette *Psathyra* ne pouvait être conservée pour désigner un genre de champignons, car la dénomination *Psathura* était préoccupée (1789) pour désigner un genre de Phanérogames ; aussi CLEMENTS a-t-il proposé en 1896 l'étiquette générique nouvelle **Gymnochilus** pour désigner des *Psathyra* friesiens ; ce faisant il n'a pas eu de chance car, en 1858, ce vocable avait déjà été utilisé pour désigner un genre d'Orchidées.

Actuellement ces problèmes de terminologie générique ont perdu tout leur intérêt car les auteurs modernes rangent les *Psathyra* de FRIES dans le genre *Psathyrella*.

FRIES n'a considéré *Stropharia* comme coupure indépendante de *Psalliota* qu'à partir de *Monogr.* Dans *Epicr.* FRIES distinguait deux sections dans sa coupure *Psalliota* ;

I. *Lepiotidei*. Hyménophore distinct du stipe. Lames absolument libres ; ce sont nos Psalliotés.

II. *Pholiotidei*. Hyménophore en continuité avec le stipe. Lames plus ou moins adnexes ; ce sont les futurs *Stropharia* de *Monogr.* et de *Hym. Eur.*

La coupure *Psathyrella* n'a été créée qu'à partir d'*Epicr.*

Dans le *Systema* FRIES ne faisait pas intervenir le caractère de la marge piléique incurvée ou droite pour distinguer ses coupures *Psilocybe* et *Psathyra*, qu'il considérait comme naturelles. Dans le tableau des coupures d'*Agaricus* qui figure au début de cet ouvrage, les distinctions sont les suivantes :

Psilocybe

Substance tenace. Chapeau subcharnu.

Psathyra

Substance fragile (FRIES rappelle que le vocable *Psathyra* a été construit à partir d'un mot grec signifiant fragile). Chapeau subcharnu.

La définition de la coupure *Psathyra* est complétée plus loin par les indications suivantes « Stipe blanc. Chapeau blanchâtre-brunâtre, pâlisant au sec, souvent couvert de fibrilles ou d'atomes innés ».

Si l'on ne tient compte que des espèces que FRIES avait alors eues en mains, le contenu de cette coupure *Psathyra* est certainement naturel.

B. LES SUBDIVISIONS FRIESIENNES DES COUPURES *STROPHARIA*, *HYPHOLOMA*, *PSILOCYBE* et *PSATHYRA*.

Nous prendrons comme base le dernier ouvrage de FRIES : *Hym. Eur.*

Stropharia.

A. *VISCIPELLES*. Pellicule piléique lisse ou écailleuse, généralement visqueuse.

+ MUNDI. Non fimicoles.

ex. *Ag. aeruginosus, coronillus, obturatus, squamosus, etc...*

+ + MERDARII. Anneau souvent imparfait.

ex. *Ag. semiglobatus*.

B. *SPINTRIGERI*. Chapeau non visqueux, sans pellicule, mais à fibrilles innées.

ex. *Ag. caput-medusae, spintriger*

Dans *Monogr.* le sectionnement de *Stropharia* était un peu différent.

+ *VISCIPELLES*. Pellicule visqueuse.

+ + *INOCYBOIDEI*. Fermes. Chapeau sec, fibrillosoyeux.

ex. *Ag. calceatus, cothurnatus*.

+ + + *SCOBINACEI*. Fragiles, hygrophanes.

ex. *Ag. caput-medusae, spintriger*.

L'ensemble des sections *Inocyboidei* et *Scobinacei* de *Monogr.* constitue la section *Spintrigeri* de *Hym. Eur.*

Hypholoma.

+ *FASCICULARES*. Tenaces, à chapeau glabre, sec, non hygrophane, de couleurs gaies.

ex. *Ag. fascicularis, dispersus*.

+ + *VISCIDI*. Chapeau nu, visqueux.

FRIES n'avait eu en mains aucune espèce de cette section.

+ + + **VELUTINI**. Chapeau soyeux ou vergeté par des fibrilles innées.

ex. *Ag. lacrymabundus, velutinus, melantinus*.

+ + + + **FLOCCULOSI**. Ecailles fleconneuses, superficielles, caduques.

Ag. cascus est la seule espèce de cette section que FRIES ait eue en mains.

+ + + + + **APPENDICULATI**. Chapeau glabre, hygrophane.

ex. *Ag. candolleanus, appendiculatus*.

Dans *Monogr.* FRIES ne reconnaissait que trois sections.

I. **FASCICULARES**.

II. **VELUTINI**. Chapeau sans pellicule, fibrilleux lacéré. Peu fragiles.

III. **APPENDICULATI**. Chapeau mince, hygrophane, glabre ou glabrescent. Très fragiles, densément cespiteux à l'exception de *Ag. cascus*. Cette dernière section correspond à l'ensemble des *Flocculosi* et *Appendiculati* de *Hym. Eur.*

Dans *Epicr.* FRIES ne reconnaissait que deux sections.

I. **TENACES**. Ce sont les *Fasciculares* de *Monogr.* et *Hym. Eur.*, champignons dont les lames sont dites « subvirentes ».

II. **HYGROPHILI**. « Color pilei fragilis, aquam bibentis, squalidus, subhygrophanus ». Lames brunissantes. Cette section correspond à l'ensemble des *Hypophoma* autres que les *Fasciculares*.

Les deux sections (non nommées) du *Systema* correspondent aux deux sections de *Epicr.*

Psilocybe.

I. **TENACES**. Voile accidentel, rarement distinct. Stipe flexible, souvent coloré. Chapeau pourvu d'une pellicule, très souvent viscidule en temps humide. Chapeau de couleurs vives.

+ Lames ventruées, non décurrentes.

ex. *Ag. ericaeus, udus, polytrichi, elongatus*.

+ + Lames horizontales (planes), très larges en arrière, subdécurrentes. *Deconica* W. G. Smith.

ex. *Ag. coprophilus, atrorufus*.

II. **RIGIDI**. Voile nul. Chapeau sans pellicule, mais chair très souvent scissile, hygrophane.

ex. *Ag. spadiceus, foenisecii*.

Ces deux sections sont ébauchées dans le *Systema*, et distinguées comme suit :

+ Lames adnées.

+ + Lames adnexes ou libres. Rigides.

On les retrouve dans *Epicr.* et *Monogr.* ; dans ce dernier ouvrage la section **RIGIDI** s'appelle **FRAGILES**.

Psathyra.

I. **CONOPILEI**. Chapeau conicocampanulé ; lames ascendantes, adnexes, souvent libres. Stipe droit. Voile nul.

ex. *Ag. conopileus*.

II. *OBTUSATI*. Chapeau campanulé-convexe, s'étalant, glabre ou micacé. Lames horizontales ou arquées-adfixes. Voile nul.
ex. *Ag. spadiceogriseus, obtusatus*.

III. *FIBRILLOSI*. Chapeau et stipe initialement floconneux ou fibrilleux par le voile universel.

Ces trois sections existaient déjà dans *Epicr.* Dans *Monogr.* elles sont réduites à deux :

+ Voile nul.

+ + Voile universel fibrilleux fugace.

G. GENRES CREES POUR DES SECTIONS FRIESIENNES OU POUR DES ENSEMBLES DE SECTIONS FRIESIENNES.

1^o. GENRES CREES A PARTIR DE LA COUPURE HYPHOLOMA.

En 1879 KARSTEN détache du genre *Hypholoma*, pour en faire un genre indépendant **Nematoloma**, les espèces de la section *Fasciculares* de FRIES, auxquelles il ajoute, avec raison, quelques *Psilocybe Tenaces* de cet auteur. A ce détail près les deux genres nés de cette scission correspondent aux deux sections que, dans *Epicr.*, FRIES distinguait dans ses *Hypholoma*.

En 1909, EARLE élève au rang de genres les trois sections que, dans *Monogr.*, FRIES reconnaissait dans sa coupure *Hypholoma*. Il conserve *Hypholoma* pour la section *Fasciculares*, crée un genre **Hypholomopsis** Earle pour la section *Appendiculati*, et place les *Velutini* dans le genre *Drosophila* QuéL., qu'il appelle **Dryosophila**, évidemment par suite d'une erreur de transcription puisqu'il écrit : *Dryosophila* QuéL. *Ench. Fung.*, 115, 1886. EARLE place encore dans les *Drosophila* les *Viscidi* Fr. (*Hym. Eur.*), ce qui est certainement une erreur systématique ; d'ailleurs il ne faut pas oublier que les espèces groupées dans cette dernière section sont des espèces douteuses, dont FRIES n'avait vue aucune. Nous reviendrons plus bas sur le genre *Drosophila* QuéL., que son auteur voyait avec raison, beaucoup plus largement que EARLE.

2^o. GENRE CREE A PARTIR DE LA COUPURE PSATHYRA.

Des *Psathyra*, tels que FRIES les concevait à partir d'*Epicr.*, KARSTEN a détaché, pour les grouper dans un genre nouveau **Pannucia**, les espèces de la section friesienne *Fibrillosi*. Les deux genres nés de cette scission correspondent aux deux sections que, dans *Monogr.*, FRIES distinguait dans ses *Psathyra*.

3^o. UN GENRE CREE A PARTIR DE SECTIONS DISTINGUEES PAR FRIES ET PLACEES PAR LUI DANS DES COUPURES DIFFERENTES.

Il s'agit du genre **Drosophila** créé par QUÉLET en 1886 pour l'ensemble des *Stropharia* de la section *Spintrigeri*, des *Hypholoma* des sections *Flocculosi* et *Appendiculati*, des *Psilocybe* de la section *Rigidi*, des *Psathyra* et d'une partie des *Psathyrella* de FRIES.

Telle que conçue par FRIES, à partir d'*Epicr.* la coupure *Psathyrella* est hétérogène. Elle est d'ailleurs formée d'espèces issues de deux ensembles distincts du *Systema* : la coupure *Coprinarius* et la coupure *Psathyra*. La coupure *Coprinarius* était divisée en deux sections non nommées, dont la première comprend essentiellement des *Panaeolus*, et dont la seconde est réservée à des espèces dont le chapeau, membraneux, est sillonné, plissé ou se fendant au dos des lames ; dans cette seconde section, FRIES rangeait, et les quelques espèces pour lesquelles il devait créer plus tard son genre *Bolbitius*, et des champignons rappelant davantage les Coprins par la couleur de leurs spores, les *Ag. dissemi-*

natus, *hiascens*, *impatiens* notamment, qu'il excluait du genre *Coprinus* à cause de la non déliquescence de leurs lames. Il écrivait de *disseminatus* (*Monogr.*) « *Habitus Coprini... at non diffluit* » et de *hiascens* (*Epicr.*) « *Habitus prorsus Coprini cujus dam veliformis, sed... lam. aridae* ». Si certains des *Psathyrella* friesiens sont issus de la coupure *Coprinarius* du *Systema*, d'autres espèces, comme *Ag. atomatus*, *gracilis*, etc..., sont issus de la coupure *Psathyra* de cet ouvrage. C'est évidemment à ces dernières que s'applique l'indication « *Tota facies Psathyrae* » qui figure dans la définition initiale (*Epicr.*) de *Psathyrella*. Dans *Monogr.* FRIES précise que les *Psathyrella* « *cum Psathyris omnibus partibus congruunt, praeter colorem lamellarum nunquam fuscum aut purpurascentem et sporarum nigrum* ». La différence de couleurs des spores entre les *Psathyra* tels que conçus à partir d'*Epicr.* et les *Psathyrella* ne semble pas fondamentale puisque, si FRIES caractérisait la coupure *Psathyrella* par les spores noires, il notait que c'est surtout sur fond blanc qu'elles apparaissent noires, mais que, sur fond noir, elles peuvent se montrer légèrement brunes.

C'est évidemment en tenant compte de toutes ces observations de FRIES que QUÉLET a été amené à verser dans le genre *Coprinus*, les *Ag. disseminatus*, *hiascens* et *impatiens*, et à considérer que les autres *Psathyrella* doivent être versés dans le même genre que les *Psathyra* tels que conçus à partir d'*Epicr.*

En 1915, J. E. LANGE transfère également *Ag. disseminatus* et *impatiens* dans le genre *Coprinus*; il le fait à cause de la structure de la surface de leur chapeau, qui est comparable à celle de *Coprinus ephemerus* par la présence de poils dressés (sétules) semés dans une cuticule celluleuse; sa section *Setulosi* du genre *Coprinus* renferme donc à la fois des espèces dont les lames sont déliquescentes et d'autres où elles ne le sont pas.

En 1928 nous avons proposé de détacher ceux des *Setulosi* de LANGE dont les lames ne sont pas déliquescentes, pour les placer dans un genre **Pseudocoprinus** (ayant pour type *Ag. disseminatus*), genre que nous n'admettons plus aujourd'hui.

On peut s'étonner de constater que FRIES, qui a placé les *Ag. disseminatus*, *hiascens* et *impatiens* dans sa coupure *Psathyrella*, n'y ait pas également rangé *Coprinus plicatilis*, un véliforme comme ces espèces et n'ayant pas plus qu'elles les lames déliquescentes. Mais il faut rappeler que bien plus près de nous (1924), BULLER a adopté une position analogue, qu'il justifiait de la façon suivante :

Chez *C. plicatilis* les spores murissent et sont projetées en commençant par l'extrémité antérieure des lames, comme chez les Coprins déliquescents; chez *Ag. disseminatus*, la maturation et la projection des spores ont lieu de façon à peu près uniforme sur toute l'étendue de la lame. Malgré cette remarque, on peut s'étonner de la réaction de BULLER puisque cet auteur a montré que *disseminatus* ressemble aux Coprins typiques, non seulement par le développement des pseudoparaphyses, mais encore par la présence de plusieurs générations de basides (ici 4), différant brutalement l'une de l'autre par la longueur. ce qui est inconnu chez les *Psathyrella* véritables, comme nous l'avons indiqué en 1936.

La création, par QUÉLET, d'un genre *Drosophila* comprenant, non seulement l'ensemble des *Psathyrella* non véliformes et des *Psathyra*, mais encore une partie des *Stropharia*, *Hypholoma* et *Psilocybe* de FRIES, est l'une des innovations taxinomiques les plus heureuses de cet auteur. Mais il faut reconnaître que les affinités de toutes les espèces réunies dans son genre *Drosophila* par QUÉLET avaient été parfaitement reconnues avant lui par FRIES, et que ce sont même très vraisemblablement les indications de ce dernier auteur qui ont incité QUÉLET à effectuer ce regroupement. En effet, dans *Monogr.*, FRIES a précisé, en intro-

duction à l'étude de la coupure *Stropharia*, qu'au travers de ses coupures *Stropharia*, *Hypholoma* et *Psilocybe*, on peut reconnaître une série caractérisée par la substance ferme, tenace, la couleur gaie, et une autre série caractérisée par la substance rigide-fragile, la couleur sordide et l'hygrophanéité; comme il l'a fait remarquer, seule cette dernière série est représentée dans sa coupure *Psathyra*.

Dans le tableau ci-dessous les deux séries en question correspondent aux deux colonnes verticales de sections.

Coupures friesiennes	Sections de ces coupures		Ouvrage friesien dans lequel chaque coupure n'est divisée qu'en 2 sections nommées
Stropharia	VISCIPELLES	SPINTRIGERI	<i>Hym. Eur.</i>
Hypholoma	TENACES	HYGROPHILI	<i>Epicr.</i>
Psilocybe	TENACES	RIGIDI	<i>Epicr.</i>

Dès le *Systema*, FRIES s'était aperçu qu'en accordant aux caractères du voile une importance de premier plan dans sa classification des *Pratella*, il masquait certaines affinités; il précisait déjà que certains de ses *Hypholoma* (*Ag. lacrymabundus* et *velutinus*) touchent aux *Psathyra*, alors que d'autres (*Ag. fascicularis* et espèces voisines) touchent, d'une part au groupe des *Ag. aeruginosus* et *squamosus*, qu'il devait ranger plus tard dans les *Viscipelles* de sa coupure *Stropharia*, d'autre part aux *Psilocybe*.

On peut reprocher à QUÉLET de n'avoir pas suivi jusqu'au bout les suggestions de FRIES. En effet il a exclu de ses *Drosophila* une partie des *Hypholoma* de la section *Hygrophili* de FRIES, ceux dont FRIES devait faire une section spéciale *Velutini* à partir de *Monogr.*, et notamment les *Ag. lacrymabundus* et *velutinus*.

Au genre *Drosophila* de QUÉLET correspond dans ses grandes lignes la tribu que FAYOD appelle *Pratellés* dans le cours de son ouvrage de 1889, et *Psathyreae* dans le tableau qui figure à la fin du même ouvrage. Le principal mérite de FAYOD est d'avoir indiqué pour la première fois un caractère anatomique essentiel de la série des espèces fragiles, de couleurs sordides et hygrophanes de FRIES: dans les *Psathyreae*, la cuticule du chapeau est celluleuse, pseudoparenchymatique; c'est à cette structure qu'est dû l'aspect micacé ou, comme disait FRIES, semé d'atomes innés, que présente la surface du chapeau de plusieurs espèces, aspect qui a valu à l'une des espèces de l'ensemble le nom de *Ag. atomatus* choisi par FRIES.

FAYOD n'a pas donné de détails sur la structure de la cuticule celluleuse de ses *Psathyreae*. D'après nos observations, s'il arrive que la cuticule de plusieurs *Drosophila*, *subatrata* par exemple, ne comporte qu'une seule couche de cellules, il est fréquent qu'elle en comporte deux ou trois, parfois davantage, comme chez *velutina* par exemple.

Lorsque, par suite d'une variation de mise au point, une cuticule celluleuse apparaît polystrate en scalp, on voit qu'elle est souvent formée, dans sa partie profonde de cellules polyédriques par compression mutuelle, alors qu'une mise au point plus superficielle révèle la présence de cellules souvent plus volumineuses, régulièrement arrondies, car non en contact les unes avec les autres, voire même plus ou moins dispersées. Un examen attentif des scalps et surtout

de coupes radiales dans le chapeau révèle qu'il s'agit de cellules plus ou moins pédonculées, piriformes, qui traversent toute l'épaisseur formée par la cuticule de cellules polyédriques, et dont l'extrémité supérieure libre, largement arrondie-hémisphérique, émerge plus ou moins au-dessus de celle-ci. Suivant les espèces les cellules piriformes-pédonculées sont plus ou moins rares ou plus ou moins nombreuses, mais rares sont les espèces où, comme c'est le cas chez *subatrata*, elles sont si nombreuses que la cuticule puisse être qualifiée de subhyméniforme.

Dans la définition donnée par QUÉLET de *Drosophila*, on lit « spore ellipsoïde, purpurine ou lilacine », ce qui pourrait laisser supposer que la couleur indiquée est celle vue sous le microscope ; il s'agit simplement d'une indication maladroite, car, dans ces conditions d'observation, les spores des *Drosophila* sont en réalité brunes ou noires. Comme nous l'avons précisé (1936), des spores lilacines ou violacées sous le microscope ne se rencontrent que chez des espèces de la série friesienne caractérisée par les carpophores de couleurs gaies et de consistance ferme ou tenace, série que nous excluons de la famille *Coprinaceae*, pour la placer dans la famille *Strophariaceae*. Nous ne conservons dans les *Coprinaceae* que des espèces de la série friesienne caractérisée par la consistance rigide-fragile, la couleur sordide et l'hygrophanéité. Cette manière de faire souligne l'importance des remarques de FRIES concernant l'existence de deux séries au travers des coupures *Stropharia*, *Hypholoma* et *Psilocybe*. Comme l'a écrit SINGER en 1949, FRIES surprend souvent le taxonomiste moderne par le fait qu'auteur de brèves observations sur les affinités réelles de certains groupes, il se refusait en même temps à exprimer ces affinités dans sa classification.

Les sections friesiennes regroupées par QUÉLET dans son genre *Drosophila* sont si faiblement délimitées les unes par rapport aux autres que les auteurs modernes admettent très généralement comme lui que leur ensemble ne constitue qu'un seul genre, auquel on adjoint aujourd'hui la section friesienne *Velutini* des *Hypholoma*. Pour que ce genre soit tout à fait naturel, il suffit d'en extraire *Ag. foeniseeii*, qui est pour nous un *Panaeolus*. Dans *Epicr.* FRIES écrivait déjà de cette espèce, qu'il plaçait à la fin de sa section *Rigidi* des *Psilocybe* : « Non ex grege naturali praec., sed e *A. papilionacei*, quo tertia parte minore, lamellis sporidiisque umbrinis diversus ». Dans *Monogr.*, où *foeniseeii* est placé en queue de la section correspondante *Fragiles*, on lit à propos de cette espèce ; « Tota indole a praecedentibus remotus, habitus prorsus *Panaeoli*, sed... spora umbrinae ».

Pour désigner le genre en question l'étiquette *Drosophila*, proposée par QUÉLET en 1886, ne saurait être utilisée si l'on se conforme aux Règles de nomenclature. QUÉLET aurait dû conserver pour ce genre le nom d'une des coupures friesiennes qu'il y a placées, *Psathyra* par exemple, qu'il avait élevé à la dignité générique en 1872-3. Telle que conçue dans le *Systema* la coupure *Psathyra* comprenait, non seulement les espèces qui s'y trouvent à partir d'*Epicr.*, mais encore, à l'image de la coupure *Drosophila*, des espèces que FRIES devait classer, à partir d'*Epicr.*, dans sa coupure *Hypholoma* (*Ag. candollianus*, *hydrophilus*) ou dans sa coupure *Psathyrella* (*Ag. atomatus*, *gracilis*). Malheureusement, comme il a été rappelé plus haut, *Psathyra* étant préoccupé pour désigner un genre de Phanérogames, ne peut être utilisé pour désigner en même temps un genre de champignons. Il est dommage que l'on ait dû se résoudre à adopter pour désigner le genre *Drosophila* de QUÉLET, l'étiquette *Psathyrella* car, comme nous l'avons vu, telle que la concevait FRIES, son auteur, cette coupure est hétérogène et comprend des espèces que l'on considère comme des Coprins non délicuescents.

Si l'on admet, comme on le fait unanimement aujourd'hui, que les *Psathyra* ne sont pas distincts génériquement des *Psathyrella* les plus typiques, l'étiquette générique *Astylospora* Fayod proposée par EARLE, pour remplacer la dénomination générique *Psathyra* doit être abandonnée dans ce but, *Astylospora* étant postérieur à *Psathyrella*.

4°. GENRES NE CORRESPONDANT, NI A DES SECTIONS FRIESIENNES, NI A DES ENSEMBLES DE SECTIONS FRIESIENNES.

a. GENRES EN PARTIE CARACTERISES PAR DES PARTICULARITES DES SPORES.

= Un genre basé sur la couleur des spores.

En 1889 SCHROETER crée un genre **Cortiniopsis** pour *Ag. velutinus* (qu'il appelait à tort *lacrimabundus*). Si SCHROETER a détaché cette espèce de la coupe friesienne *Hypholoma*, c'est parce que sa paroi sporique est d'un brun-noir presque opaque sous le microscope, ce qui fait que sa sporée, au lieu d'être brun-pourpre comme celle des autres *Hypholomes*, est noire comme celle des *Panaeolus*, dont SCHROETER distinguait ses *Cortiniopsis* par la présence d'un voile non cohérent, mais aranéeux-filamenteux. SCHROETER avait bien remarqué que les spores de *Ag. velutinus* sont «hökerig-rauh», mais il ne faisait pas intervenir l'ornementation des spores dans la définition de son genre *Cortiniopsis*.

= Genres basés sur la verrucosité des spores.

Les genres **Lacrymaria** Pat. (1887) et **Glyptospora** Fayod (1889), qui comprennent tous deux *Ag. velutinus*, sont au contraire caractérisés par le fait que les spores sont verruqueuses, *Lacrymaria* en outre par le chapeau squameux ou fibrilleux, *Glyptospora* par la cuticule celluleuse polystrate, qui l'a fait classer par son auteur dans les *Psathyreae*. Il est évident que *Cortiniopsis* et *Glyptospora* ne sont que des synonymes de *Lacrymaria*.

= Un genre basé sur la forme des spores.

En 1889 FAYOD crée un genre **Pluteopsis** pour des espèces présentant des «spores ovoïdes à profil et silhouette presque triangulaires». Il ne cite ici que deux espèces de SECRÉTAN, dont l'identité est douteuse.

b. UN GENRE BASE SUR L'ABSENCE DE STERIGMATES.

En 1889 FAYOD crée un genre **Astylospora** pour des espèces à spores sessiles ; il cite comme espèces *Ag. corrugis* et *cernuus*.

Ce genre est certainement basé sur des observations erronées.

Quoiqu'il en soit aucun de ces genres qui ne correspondent, ni à des sections friesiennes, ni à des ensembles de sections friesiennes, n'a été conservé par les auteurs modernes, qui les versent tous dans le genre *Psathyrella*.

II. DIFFICULTES DE SECTIONNEMENT DU GENRE PSATHYRELLA. LIENS DE PARENTE ENTRE PSATHYRELLA ET COPRINUS.

L'étroite affinité entre les genres *Coprinus* et *Psathyrella*, que nous avons mise en relief plus haut dans l'introduction à l'étude des *Coprinaceae* en faisant appel à des caractères généraux, est encore soulignée par une étroite ressemblance anatomique entre *Coprinus auricomus* et *Psathyrella subatrata* ; on ne peut qu'être frappé par le fait que, dans le revêtement piléique celluleux de ces deux espèces, se trouvent les mêmes longs poils à paroi jaune, épaissie, qui nous sont inconnus dans d'autres espèces européennes des deux genres.

Pourtant, depuis que l'on a éliminé du genre *Psathyrella* les types véliformes pour les transférer dans le genre *Coprinus*, la limite entre ces deux ensembles est devenue tranchée.

Alors que, dans le genre *Coprinus*, les caractères du voile universel et ceux du revêtement piléique ont joué un grand rôle dans la définition des sections, il n'en est pas de même chez les *Psathyrella* ; leur revêtement piléique est habituellement celluleux et dépourvu de ces sétules excrétrices d'eau des *Coprins* de la section *Setulosi* : les articles du voile universel sont en général banalement oblongs, non ramifiés, à paroi mince et non verruqueuse.

La gamme de variations des cystides des lames est sans doute plus étendue et susceptible de fournir de précieux caractères au Systématicien. On ne trouve pas, dans les *Psathyrella*, ces volumineuses pleurocystides que présentent de nombreux *Coprins* déliquescents, notamment pas ces cystides dont le sommet vient buter sur la lame opposée et même s'y enfoncer. Par contre quelques espèces de *Psathyrella* présentent des types de cystides inconnus sur les lames des *Coprins*, des cystides excrétrices.

Chacun connaît l'abondance des pleurs qui perlent sur les lames des *Psathyrella* que l'on a rangés dans la petite coupure *Lacrymaria*, qui doit son nom à cette excrétion d'eau, excrétion qui se produit au niveau des cystides. D'autres excréctions ne sont sensibles qu'au microscope. Les cristaux qui couronnent les cystides de *P. spadicea* traduisent évidemment un phénomène d'excrétion ; cette espèce est considérée comme le type d'un sous-genre *HOMOPHRON* Britz., que l'on caractérise précisément, à l'heure actuelle, par la présence de cristaux couronnant les cystides dont la paroi est plus ou moins épaissie. Une excrétion cystidiale de nature différente, remarquable par le fait qu'elle se colore en vert en présence d'ammoniaque, est caractéristique des *P. silvestris*, *lutensis* et autres espèces que SINGER a proposé de grouper dans un sous-genre *HETEROCYSTIS* Sing. (1973). Nous avons indiqué que l'importante exsudation du sommet des cystides de *P. silvestris*, qui finit par former un casque coiffant ce sommet, prend, en présence d'acide sulfurique, une coloration verte ou bleue, parfois si intense qu'elle est presque noire.

A l'époque où PATOILLARD a créé son genre *Lacrymaria* pour des espèces à spores verruqueuses, il croyait lisse la paroi sporique de tous les *Coprins*. Il est probable que s'il avait su qu'il existe des *Coprins* à spores verruqueuses et qu'ils sont disséminés dans des sections variées du genre, il n'aurait pas créé *Lacrymaria*. En 1949 SINGER ne considère plus *Lacrymaria* que comme sous-genre de *Psathyrella* ; il en modifie d'ailleurs considérablement la définition, de manière à y inclure, à la fois des espèces à spores verruqueuses et des espèces à spores lisses, qui présentent en commun le fait que la cuticule piléique celluleuse est plus ou moins recouverte par une couche fibrilleuse innée d'hyphes colorées, couche qui est la continuation du voile. Dans la « Flore analytique », nous avons également réduit *Lacrymaria*, à l'état de sous-genre de *Psathyrella*, mais nous n'y avons placé, conformément à la définition de PATOILLARD, que des champignons à spores verruqueuses, dont *P. velutina*, pour la raison que, contrairement à celles de nombreux *Psathyrella*, les lames de ces espèces sont larmoyantes et fortement papilionacées. On peut s'étonner que, ni PATOILLARD, ni SCHROETER, ni FAYOD n'aient fait intervenir ce dernier caractère pour définir leurs genres comprenant *P. velutina* ; FRIES avait pourtant indiqué que les lames de *velutinus* sont « fusco-nebulosis » (*Systema*) ou « nigro punctatis » (*Monogr.*). Le comportement original de la spore des *Lacrymaria* à spores verruqueuses en présence de lessives de KOH, comportement que nous n'avons découvert qu'après la publication de la « Flore analytique », est pour nous un argument supplémentaire en faveur de la position que nous avons adoptée dans cet ouvrage. Lorsque des spores de *P. velutina* ou *pyrotricha* ont été soumises pendant 30 minutes à la

température de 120° à l'action d'une lessive de KOH à 5 % ou 10 %, ce qui reste de la paroi de la spore montre à l'extrémité supérieure un appendice dégagé par la lyse des couches environnantes, et qui correspond à la medulla porique et à la papille qui la surmonte. Nous n'avons retrouvé cette particularité, ni chez *P. silvestris* ou d'autres *Psathyrella*, ni chez deux *Coprinus* à spores verruqueuses (*C. insignis* et *verrucispermus*).

La faible diversification du genre *Psathyrella* comparée à celle du genre *Coprinus* se poursuit au niveau des mycéliums.

Comme celui de nombre de *Coprinus*, et d'ailleurs de nombre d'*Agaricales* et de *Tricholomatales*, le mycélium primaire des *Psathyrella* produit très souvent des arthrospores uninucléées. Les arthrospores des *Psathyrella* sont assez originales en ce sens qu'elles proviennent de la désarticulation de chaînes de cellules particulièrement courtes, puisqu'elles ne sont constituées que par deux cellules disposées bout à bout. YEN, qui a le premier (1949) montré que ceci est fréquent chez les *Psathyrella*, a appelé *préoïdie* la cellule qui, par cloisonnement transversal, donne une chaîne de deux arthrospores (qu'il appelait oïdies) ; il a précisé que les préoïdies sont disposées en grappe le long de l'extrémité libre d'un rameau mycélien, comme les bananes sont disposées le long de l'axe du régime. En 1973 GALLAND affirme que la disposition des oïdies est (presque) constante dans le genre *Psathyrella* : « de courtes chaînes de 2 oïdies sont groupées sur un moignon terminal ou latéral ». (Fig. 49).

Concernant la phase secondaire du cycle, on peut ajouter que les hyphes se sont révélées bouclées chez tous les *Psathyrella* que nous avons examinés à ce point de vue. Le mycélium secondaire s'est révélé bouclé chez *P. appendiculata*, *atomata*, *bifrons*, *candolleana*, *chondroderma*, *cotonea*, *fusca*, *gracilis*, *marcescibilis*, *melanthina*, *microrhiza*, *pennata*, *prona*, *spintrigera*, *velutina*. Dans la plupart des espèces on trouve même une boucle à chaque cloison (boucles dites constantes).

Même en ce qui concerne les phénomènes de thallie le genre *Psathyrella* est moins diversifié que le genre *Coprinus* ; la tétrapolarité domine très largement et l'homothallie typique est inconnue.

Bien que le genre *Psathyrella* soit, à toutes sortes de points de vue, moins diversifié que le genre *Coprinus*, il comporte chez nous un nombre d'espèces comparable. On serait tenté d'attribuer cette moindre diversification à une origine plus récente si le genre *Psathyrella* ne cumulait, par rapport au genre *Coprinus*, autant de caractères plus primitifs, comme nous allons le rappeler dans ce qui suit.

LES COPRINACEAE AUX POINTS DE VUE ONTOGENETIQUE ET PHYLOGENETIQUE.

1°. LE DEVELOPPEMENT DU CARPOPHORE.

a. LES VOILES.

Chacun sait que, tant dans le genre *Coprinus* que dans le genre *Psathyrella*, si de nombreuses espèces montrent sur leur chapeau des formations diverses se rattachant au voile universel, d'autres en sont complètement dépourvues. Selon REJNDERS il est probable que toutes les espèces à voile universel développé présentent aussi un lipsanenchrème, et sont donc *bivélangiocarpes*.

Parmi les espèces dépourvues de voile universel, certaines, comme *Coprinus miser*, *bisporus* et *Psathyrella subatrata*, posséderaient un lipsanenchrème et seraient donc *paravélangiocarpes*, alors que d'autres, comme *Coprinus plicatilis* en seraient dépourvues et seraient donc *gymnangiocarpes*.

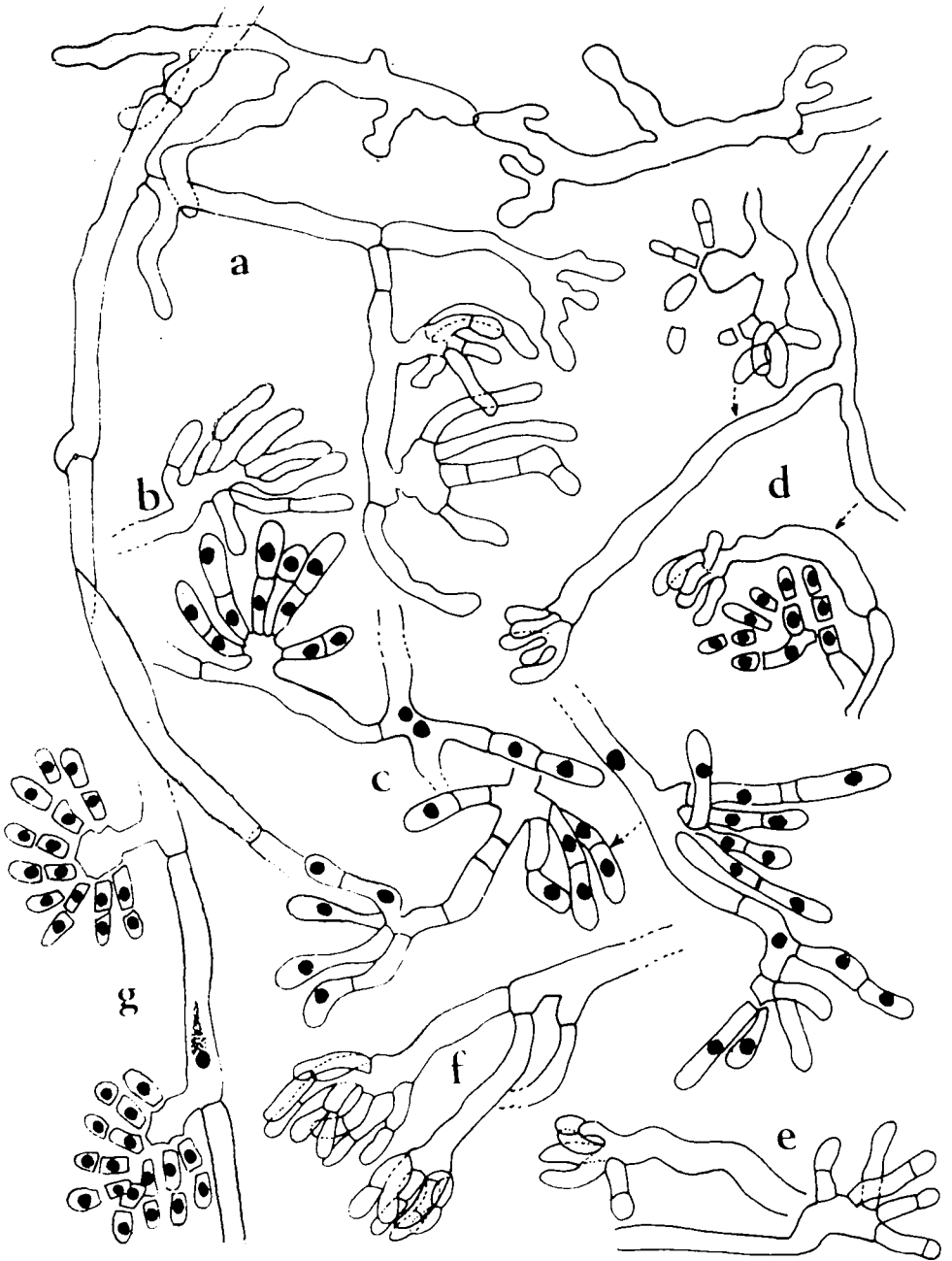


Fig. 49. — Oïdiophores et oïdies sur le mycélium primaire de 5 espèces de *Psathyrella* (Dessin inédit de GALLAND). Les taches noires représentent les noyaux. Remarquer que les oïdies proviennent ici de la désarticulation de chaînes cellulaires particulièrement courtes, puisqu'elles sont réduites à deux cellules; ces chaînes bicellulaires sont les « préoïdies » de YEN.

b. L'ORDRE D'APPARITION DES DIFFÉRENTES PARTIES DU CARPOPHORE.

D'après REIJNDERS, chez de nombreuses *Coprinaceae*, l'hyménophore est l'une des premières parties du carpophore à s'ébaucher. Chez quelques Coprins véli-formes dépourvus de voile universel ce serait même la première partie à s'ébau-cher (espèces *hyménocarpes*) ; chez plusieurs Coprins et *Psathyrella* le chapeau s'ébaucherait en même temps que l'hyménophore, soit avant le stipe (espèces *hyménopiléocarpes*) soit en même temps que lui (espèces *isocarpes*).

REIJNDERS cite cependant plusieurs Coprins chez lesquels chapeau et stipe seraient les premières parties du carpophore à se différencier (espèces *piléostipi-tocarpes*).

c. LE MODE DE FORMATION DES LAMES.

Selon REIJNDERS il n'y a pas de différence fondamentale à cet égard entre *Coprinus* et *Psathyrella*, les types lévhyménien et rupthyménien pouvant se rencontrer dans les deux genres, le premier type semblant le plus répandu, notamment chez les espèces à voile bien développé.

2°. LE POINT DE VUE PHYLOGENETIQUE.

Concernant le développement du carpophore, que nous venons d'examiner, la famille *Coprinaceae* apparaît particulièrement évoluée dans son ensemble ; qu'il suffise de rappeler que le développement rupthyménien, l'hyménocarpie ou l'hyménopiléocarpie, la paravélangiocarpie reconnus chez plusieurs espèces, sont généralement considérés comme des caractères évolués.

La forte pigmentation des spores, la présence très générale d'un pore ger-minatif, la différenciation d'une cuticule piléique celluleuse dans nombre d'es-pèces sont d'autres caractères que nous considérons comme évolués.

Ajoutons que, même chez les *Psathyrella* dont les lames sont franchement adnées, le cortex du stipe est nettement distinct de l'hyménophore sensu Fries (Fig. 50).

Il est évident que, par rapport au genre *Coprinus*, le genre *Psathyrella* est moins évolué par des caractères d'ordres très divers. Citons parmi ceux-ci :

l'absence de sillons préformés au dos des lames (pas d'espèces véli-formes),

le fait que la maturation des spores n'a pas lieu de l'extrémité antérieure vers l'extrémité postérieure des lames,

l'absence d'autodigestion de celles-ci,

la présence d'une seule sorte de basides, claviformes ou piriformes, sans col cylindracé,

l'individualisation habituellement moindre des pseudoparaphyses, les dimen-sions de celles-ci étant généralement inférieures à ce qu'elles sont chez les Coprins,

la présence de boucles (souvent constantes) chez toutes les espèces,

la large prédominance de la tétrapolarité et l'absence de l'homothalle vraie.

Concernant le nombre de noyaux dans chaque article fondamental du stipe, il est probable que le genre *Psathyrella* apparaîtra également comme plus primi-tif que le genre *Coprinus* quand ces deux genres seront mieux connus à ce point de vue. Rappelons que si, en 1958, nous avons indiqué que la cénocytie de ces articles est évidente dans des espèces du sous-genre *Psathyrella* (au moins 40 noyaux par article chez *P. microrhiza*), nous avons noté que chez des *Psathyrella* du sous-genre *Homophron* (*P. spadicea* et *cernua*), il n'y a en général que 2 ou 2-4 noyaux dans les articles fondamentaux du stipe. La fig. 50, en bas, montre que, chez *Coprinus radians*, chaque article fondamental du stipe renferme déjà

de nombreux noyaux avant que le stipe n'ait subi le grand allongement qui précède la dissémination des spores.

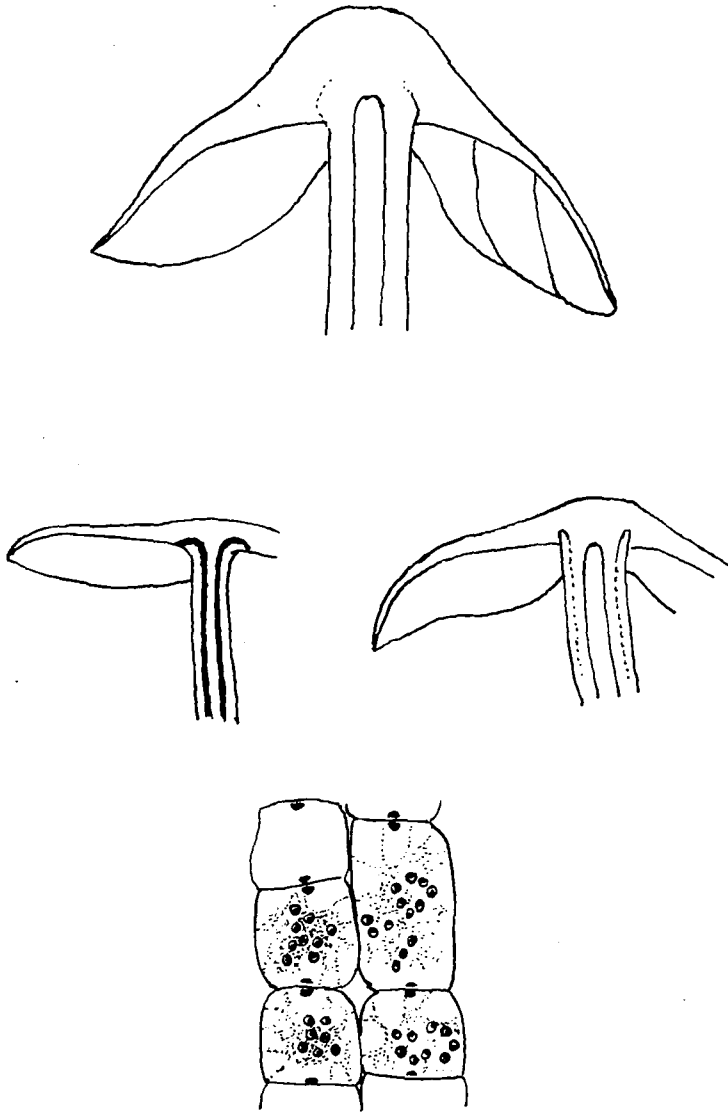


Fig. 50. — Croquis montrant le degré d'évolution particulièrement avancé atteint par l'ensemble des *Coprinaceae*.

En haut et au milieu : coupes axiales de carpophores de 3 espèces de *Psathyrella*, montrant que, bien que les lames soient franchement adnées, le stipe est distinct de l'hyménophore sensu Fries. En haut : stipe pénétrant de *P. caput medusae*. Au milieu, à gauche : *P. spadiceogrisea* (en noir, la « gaine médullaire » imbue). Au milieu, à droite : *P. conica* (le cortex pédiculaire blanc-aéریفère pénètre dans la chair piléique imbue).

En bas : les articles fondamentaux du stipe d'un jeune carpophore de *Coprinus radians*, dont le stipe est encore très court. Remarquer que chacun d'entre eux renferme de nombreux noyaux, déjà avant que le stipe, et par conséquent ses articles, ne subissent le grand allongement qui précède l'épanouissement du chapeau.

AGARICACEAE Cohn
sensu Singer, 1949, non Cohn.

INTRODUCTION

L'ossature de cette famille est constituée par les deux coupures friésiennes *Lepiota* et *Psalliota*, cette dernière appelée *Agaricus* depuis KARSTEN.

Lepiota et *Psalliota* ont été élevés à la dignité générique, respectivement par GRAY, en 1821 et par KUMMER, 1871, mais ces auteurs ne prenaient pas forcément ces étiquettes dans le sens de FRIES.

De toutes les familles de champignons à lames ici admises, la famille *Agaricaceae* est la seule qui rassemble des champignons aussi différents par la couleur de la sporée que les *Lepiota*, à spores blanches et les *Agaricus*, à spores brun foncé.

En 1876 ROZE place *Lepiota* et *Psalliota* dans deux ensembles distincts qu'il appelle respectivement *Lépiotées* et *Psalliotées*, et qu'il considère comme familles.

En 1889 FAYOD, qui ne distinguait que des séries et des tribus dans ses *Agaricinés*, place les genres *Lepiota* et *Psalliota* dans deux tribus distinctes, mais il prétend que ces deux ensembles doivent être rapprochés, les *Psalliota* ne différant selon lui des *Lepiota* que par la coloration brun noir pourpré de la sporée. En conséquence, il place la tribu *Psallioteeae* dans la même série (*Leucosporés*) que les *Lepioteeae*.

Bien que les affinités entre *Lepiota* et *Psalliota* aient généralement été reconnues depuis, la plupart des auteurs n'ont pas osé créer une famille (ou une tribu) pour l'ensemble de ces deux coupures, certainement à cause de la profonde différence de couleur de la sporée qui les sépare. Encore tout récemment (1973) A. H. SMITH a rangé les types chromosporés que sont les *Agaricus* dans une famille distincte des types leucosporés que sont les *Lépiotes*.

Ce n'est qu'à partir de 1949 que SINGER a décidé de créer une famille *Agaricaceae* pour l'ensemble des *Lépiotes* et des *Psalliotées*. En 1953 nous adoptions cette manière de voir, car la famille *Lépiotacées* de la « Flore analytique » correspond à peu près exactement à la famille *Agaricaceae* au sens de SINGER.

Dans le rapprochement *Agaricus-Lepiota* nous ne pouvons cependant nous résoudre à aller aussi loin que SINGER. Comme nous le verrons lors de notre étude des *Lépiotes*, PATOUILLARD a retiré des *Lépiotes* les espèces à pore germinatif pour les classer dans son genre *Leucocoprinus*, et il a placé les deux produits de ce démembrement dans deux séries différentes : les *Lépiotes* sans pore dans sa série des *Amanites*, les *Lépiotes* à pore dans sa série des *Pratelles*, caractérisée par la présence d'un pore. A propos des *Agaricus*, qu'il plaçait dans cette dernière série, il écrivait qu'ils passent à ceux des *Leucocoprinus* dont le chapeau est charnu par tous les intermédiaires. Comme nous le verrons lors de l'étude des *Lépiotes*, PATOUILLARD a eu tort de rompre la coupure friésienne *Lepiota* à un niveau où sa continuité paraît difficilement discutable, et ceci de façon particulièrement brutale.

Cependant ces vues de PATOUILLARD concernant les affinités réciproques des *Agaricus*, *Leucocoprinus* et *Lepiota* ont encore influencé SINGER dans la troisième édition (1975) de ses « Agaricales in modern taxonomy », puisque, s'il range ces trois ensembles dans une même famille *Agaricaceae*, il place *Agaricus* avec *Leucocoprinus* (pulvérisé en plusieurs genres comme il sera précisé plus loin) dans une même tribu *Leucocoprineae* distincte de la tribu *Lepioteeae*, où il place les *Lépiotes* sans pore de la section *Chlypeolaria*.

A notre avis une telle manière de faire ne constitue pas un progrès par rapport à la position prise par le même auteur dans les deux premières éditions (1949 et 1962) de cet ouvrage, où il distinguait dans ses *Agaricaceae* quatre tribus, dont *Leucocoprineae*, *Lepioteae* et *Agariceae*.

Nous préférons conserver la séparation friesienne entre types leucosporés et types chromosporés, que l'on considère ces deux types comme des genres (*Lepiota* et *Psalliota*), comme des tribus (FAYOD, 1889) ou comme des familles (A. H. SMITH, 1973).

La baside fondamentale de la famille *Agaricaceae* est, comme celle des *Coprinaceae*, une baside banalement claviforme ou claviforme-pédunculée. Elle n'est que très rarement accompagnée de basides surmontées d'un col cylindrique, plus ou moins longuement saillant; ce dernier type de baside n'est en effet connu que chez un petit nombre de Lépiotes coprinoïdes.

S'il est souvent facile d'obtenir le mycélium secondaire des Lépiotes et des Psalliototes en *culture pure* sur milieux gélosés à partir d'une bouture d'un fragment de carpophore, on a généralement échoué lorsque l'on a cherché à faire germer les spores isolées. A cet égard les *Agaricaceae* se comportent d'une façon bien différente des *Coprinaceae*, dont les spores germent souvent très facilement dans l'eau pure ou dans des milieux de culture banaux. Même pour le champignon de couche les tentatives pour faire germer les spores isolées se sont longtemps soldées par des échecs.

LES AGARICACEAE TYPIQUES.

Il s'agit des genres *Lepiota* et *Agaricus* (= *Psalliota*), que la différence de couleur de spore qui les sépare invite à placer dans deux tribus distinctes.

LEPIOTEAE Fayod.

Lepiota (Pers. ex Fr.) Gray.

I. DELIMITATION DE LA COUPURE LEPIOTA, DE PERSON A FRIES.

En 1797 PERSON a utilisé l'étiquette *Lepiota* pour un groupe d'*Agaricus* caractérisé par l'absence de volve et par la présence d'un anneau, sans se soucier de la couleur des spores; notre *Psalliota campestris* se trouvait compris dans cette coupure, à côté de nombreuses espèces à spores blanches. En 1801, il fait passer *Ag. campestris* dans une autre coupure: *Pratella* Pers., comprenant des espèces variées, mais principalement des espèces à sporée brun pourpre.

Quand, en 1821, GRAY élève *Lepiota* à la dignité générique, il ne change rien à la délimitation initiale de cette coupure par PERSON, puisqu'il ne mentionne pas la couleur des spores dans sa définition.

FRIES, qui a toujours considéré *Lepiota* comme une simple subdivision du grand genre *Agaricus*, a commencé à en préciser la définition dans le *Systema*, n'y admettant que des espèces à spores blanches, mais ce n'est qu'à partir d'*Epicr.* qu'il a complété cette définition en indiquant que l'hyménophore est distinct du stipe (Fig. 51, au milieu et en bas) et que les lames sont plus ou moins libres (*subliberae*)¹.

1. A noter que, d'une façon générale, dans les définitions qu'il a données des coupures que nous considérons volontiers comme genres, FRIES semble avoir donné au préfixe « sub- » les sens de « plus ou moins », plutôt que le sens « presque ».

Concernant la délimitation de la coupure *Lepiota*, les idées de FRIES n'ont pas changé par la suite, ce qui s'explique puisque, dès le moment où il l'a circonscrite dans le *Systema*, il l'a considérée comme très naturelle.

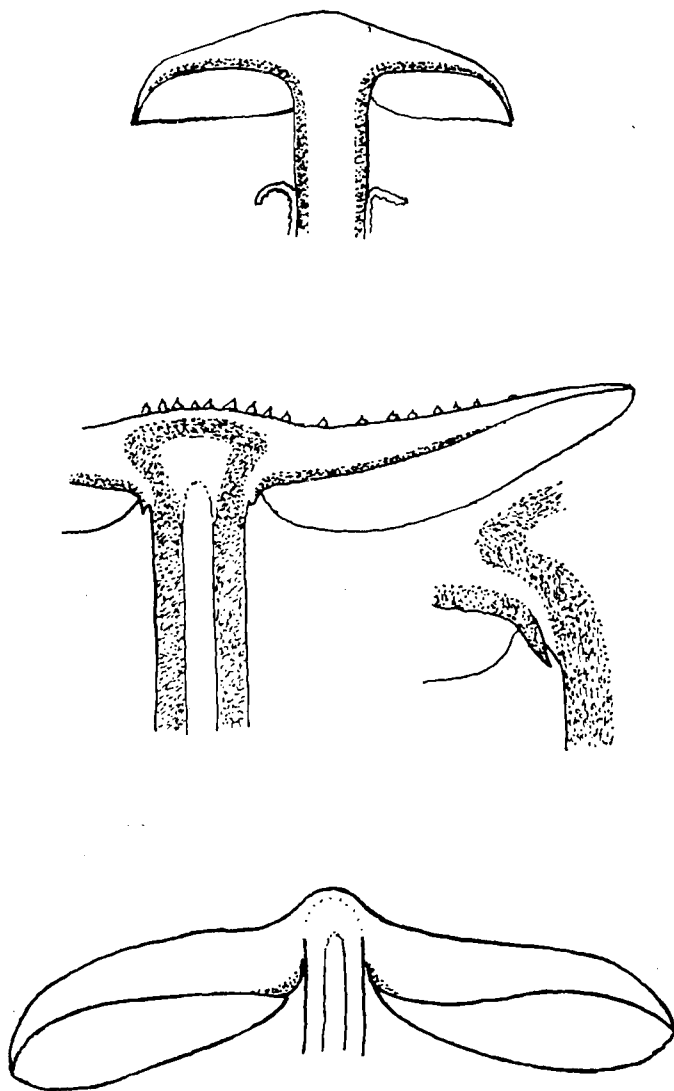


Fig. 51. — Coupes axiales dans trois espèces de Lépiotes. Les parties imbues sont figurées en pointillé.

En haut: *Cystoderma fallax*, pour montrer que le cortex du stipe et l'hyménophore *sensu* Fries sont en parfaite continuité (couche pointillée sur le dessin). Remarquer en outre l'anneau « infère ».

Au milieu: Une *Clypeolaria* de la stirpe *Acutesquamosa*. Remarquer que le cortex du stipe est sans rapport avec l'hyménophore *sensu* Fries.

En bas: une *Proceræ*, pour montrer que le stipe est pénétrant et que les lames en sont séparées par un *collarium* cartilagineux (ici pointillé).

II. CARACTERES UTILISES POUR DISTINGUER LES ESPECES DU GENRE LEPIOTA, POUR LES CLASSER OU POUR DEMEMBRER LE GENRE. HISTORIQUE DES DEMEMBREMENTS.

L'exposé qui suit est divisé en trois parties, correspondant aux trois catégories entre lesquelles nous répartissons les caractères utilisés :

la présence ou l'absence de boucles aux hyphes correspond à une catégorie de caractères qu'il faut rechercher à la fois dans le mycélium et dans le carpophore ;

il n'en est évidemment pas de même de cette autre catégorie de caractères microscopiques que sont les caractères des spores ;

dans une troisième catégorie nous classerons les caractères propres au carpophore, autres que ceux des spores. Nous commencerons naturellement notre exposé par les caractères de cette troisième catégorie car, si certains ne peuvent être reconnus qu'au microscope, nombre d'entre eux sont reconnaissables à l'œil nu ou à la loupe et ont servi de base aux premiers systèmes de classement.

A. CARACTERES PROPRES AU CARPOPHORE (AUTRES QUE CEUX DES SPORES).

1^o. INTRODUCTION.

Le sectionnement friesien de la coupure *Lepiota* donne une idée assez précise des variations des caractères macroscopiques du carpophore à l'intérieur de cette coupure.

A partir d'*Epicrasis*, FRIES a réparti les espèces de sa coupure *Lepiota* en deux grandes divisions :

A. — Revêtement piléique sec. Suivant les espèces, il reste entier ou se rompt en écailles ; FRIES explique (*Systema*) que l'étiquette *Lepiota* a été construite à partir d'une racine grecque signifiant « squame ».

B. — Revêtement piléique visqueux, restant entier. A partir de *Monographia* FRIES appelle *ILLINITI* cet ensemble B, dont il avait vues vivantes les espèces suivantes : *Ag. medullatus*, *gliodermus*, *delicatus*, *illinitus*, *pinguis*.

FRIES a finalement (*Hym. Eur.*) réparti les Lépiotes à chapeau sec en 5 sections. Les caractères des voiles étaient considérés par lui comme devant jouer un rôle de premier plan dans la définition de chacune de ces sections puisque, dans *Epicr.*, ce sont les seuls qui soient soulignés en italiques.

Le tableau suivant, dans lequel sont énumérées toutes les espèces vues vivantes par FRIES, et dont la disposition en forme de clé nous est personnelle, indique comment, sur la base des caractères des voiles, FRIES a distingué 4 sections dans *Epicr.*

1. Un anneau propre.

2. Anneau propre mobile (Fig. 52). Stipe non chaussé par le voile universel (volve), contrairement à la section suivante. La partie piléique du voile universel habituellement rompue en squames .. + *PROCERI*
Ag. procerus, *rhacodes*, *excoriatus*, *gracilentus*, *mastoideus*.

2. Anneau propre fixe.

3. Voile universel chaussant le stipe (Fig. 55), lacéré en flocons ou squames sur le chapeau. L'anneau propre est confluent avec le voile universel qui chausse le stipe + + *CLYPEOLARII*
Ag. acutesquamosus, *hispidus*, *clypeolarius*, *felinus*, *cristatus*, *ermineus*.

3. Voile universel distinct du stipe, entièrement adné au chapeau. Anneau propre plus ou moins persistant .. + + + *ANNULOSI*

Ag. holosericeus, naucinus, cepaestipes.

1. Anneau semblable à la cuticule du chapeau et en continuité avec elle + + + +
Cette dernière section, non nommée dans *Epicr.*, est divisée dans *Hym. Eur.*, en deux sections distinctes ;

4. Chapeau granuleux ou verruqueux. L'anneau infère (Fig. 51, en haut) résulte de la rupture du voile universel initialement continu du chapeau au stipe (Fig. 63) + + + + GRANULOSI

Ag. carcharias, cinnabarinus, granulosus, amianthinus.

4. Cuticule piléique entière, ni granuleuse, ni lacérée en squames + + + + + MESOMORPHI

Ag. parvannulatus, sistratus.

Pour deux des sections nommées ci-dessus, FRIES a complété ses définitions en indiquant des caractères autres que ceux des voiles.

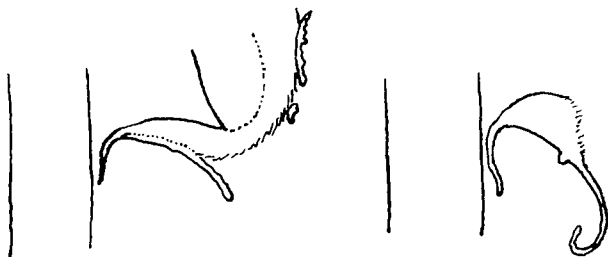


Fig. 52. — Anneau mobile d'une *Procerae* (*L. excoriata*). Remarquer qu'il a déjà cessé d'adhérer au stipe, alors qu'il est encore en continuité avec la future marge du chapeau.

Chez les *Proceri*, la chair (piléique) est molle, le stipe est pénétrant et les lames sont écartées du stipe dont elles sont séparées par un large collarium cartilagineux déprimé autour du sommet du stipe (Fig. 51, en bas).

Chez les *Granulosi*, contrairement à ce qui se passe chez les autres Lépiotes, le stipe n'est pas nettement distinct de l'hyménophore (Fig. 51, en haut) ou du chapeau et les lames sont tantôt libres, mais atténuées en arrière, tantôt obtusément adnées (*Monogr.*).

Les *Mesomorphi* sont de petites espèces grêles, à stipe fistuleux.

En 1909, EARLE écartèle la coupure *Lepiota* en plusieurs genres, en se servant uniquement des bases du Système friésien, indiquant même la correspondance entre ces genres et les sections friésiennes (qu'il attribue, comme d'habitude, à Saccardo), correspondance que nous rappelons ci-dessous.

Lepiota. Ce genre est réduit aux *Proceri*, première section friésienne. EARLE a oublié que PATOUILLARD avait antérieurement réduit *Lepiota* à un ensemble ne comprenant précisément pas les *Proceri*.

Mastocephalus (Batt.) O. Kuntze. Ce genre correspond à l'ensemble des sections *Clypeolarii* et *Annulosi* ; type *Ag. cepaestipes*.

Cystoderma Fayod. Ce genre correspond, selon EARLE, à la section *Granulosi*.

Fusispora Fayod. Pour EARLE ce genre correspond à la section friésienne *Mesomorphi* ; type *Ag. sistratus*.

Il est fort peu probable que le *Ag. sistratus* au sens de FAYOD, pour lequel cet auteur a créé en 1889, son genre *Fusispora*, soit le *sistratus* de FRIES, ne serait-ce qu'à cause de son « voile général... fibreux ». Les spores seraient fusiformes, tron-

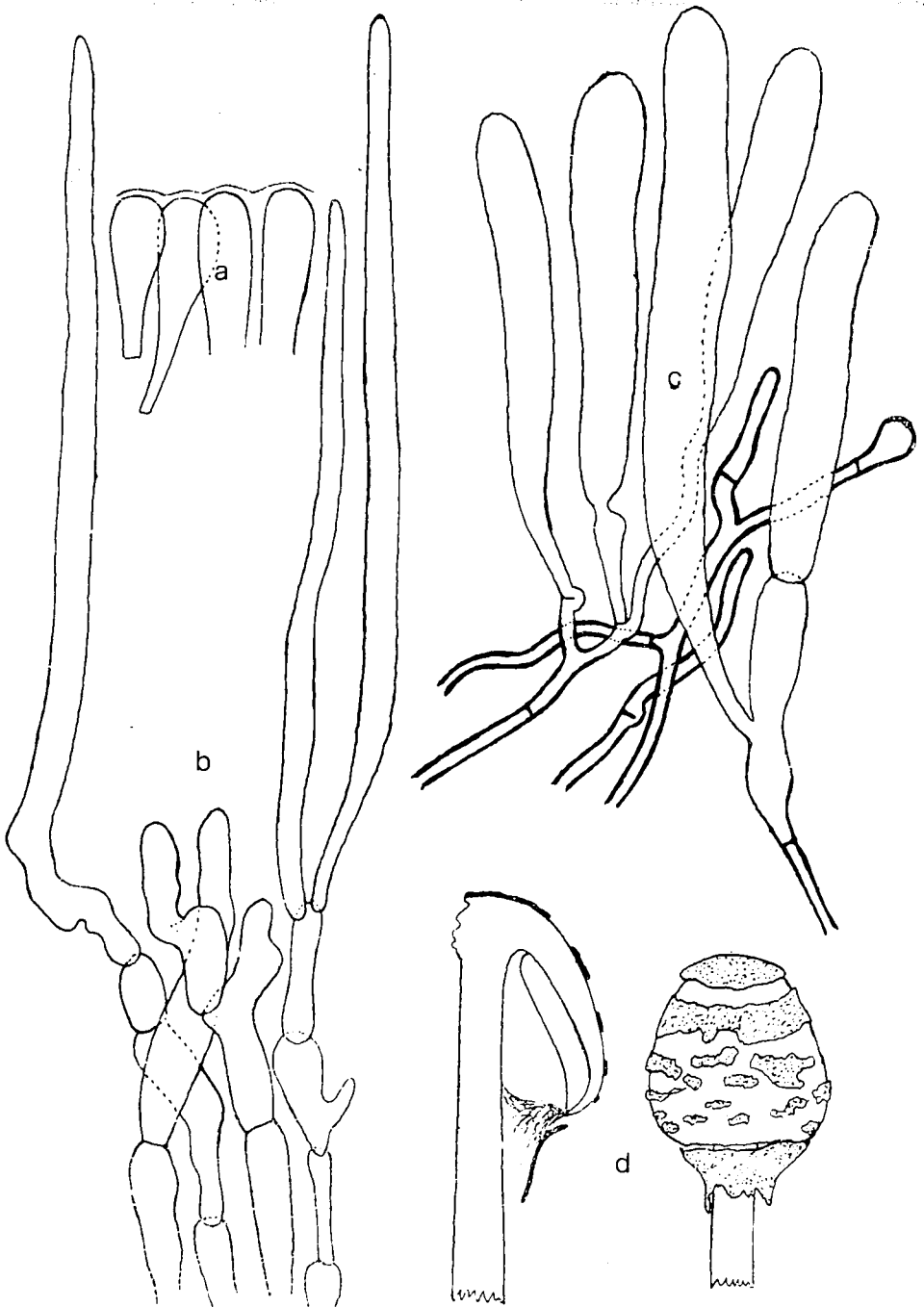


Fig. 53. — De (a) à (c) : Revêtement piléique au disque, tel que vu sur une coupe radiale du chapeau. En (a) : revêtement hyméniforme, formé de cellules cohérentes, arrivant toutes à la même hauteur (*L. lilacea*). En (c) : revêtement formé de poils sans cohé-

quées au sommet. HORAK précise que FAYOD n'a laissé ni dessins, ni exsiccata de son *sistrata*.

Limacella Earle. Ce genre est créé pour les Lépiotes visqueuses ; type *Ag. delicatus*.

2°. LES LEPIOTES A CHAPEAU SEC.

a. UTILISATION SYSTEMATIQUE DES REVETEMENTS ET DES VOILES.

= Le revêtement piléique et les démembrements de la coupure *Lepiota* ayant sa structure pour origine.

Alors que le revêtement piléique est rompu ou lacéré en écailles dans les Lépiotes sèches les plus typiques, notamment dans les *Proceri* et les *Clypeolarii* (Fig. 53 d), il ne montre pas d'écailles à proprement parler chez les *Mesomorphi* au sens large de *Monographia* ; chez ceux des *Mesomorphi* dont FRIES devait faire plus tard sa section *Granulosi*, il est cependant, selon cet auteur, granuleux ou furfuracé-granuleux ; il ne l'est même pas chez les *Mesomorphi* au sens étroit, comme par exemple *L. sistrata* (= *seminuda*), dont le chapeau serait seulement « atomis micantibus pruinatus ».

FAYOD a montré que cet aspect granuleux ou pruneux du revêtement de la surface du chapeau est dû à une structure vésiculeuse-celluleuse du voile général (notre voile universel). On a précisé depuis que, dans les espèces en question, les cellules plus ou moins globuleuses constituant ce voile sont associées en chaînes dressées ou ascendantes ; elles constituent ce que LOHWAG (1937-1941) appelait un « épithélium ». L'épithélium n'est qu'un cas particulier, caractérisé par la forme des cellules, de ce que LOHWAG appelait un « trichoderme », soit un ensemble superficiel d'hyphes septées, perpendiculaires ou ascendantes par rapport à la surface d'où elles émanent. LOHWAG opposait le trichoderme au « cutis », formation superficielle, dans laquelle les hyphes sont couchées.

Quoiqu'il en soit, FAYOD a créé, en 1889, un genre **Cystoderma** pour celles des Lépiotes friésiennes qui présentent un voile universel vésiculeux-celluleux. Aux espèces à lames blanches, ses *Leucophylli* (*L. amianthina*, *granulosa*, *cinnabarina*, *carcharias*, *seminuda*), il ajoute, dans une section *Chromophylli*, une espèce à lames colorées, le *Ag. fumosopurpureus* Lasch, qui n'est autre que *Ag. echinatus*, que FRIES plaçait à tort dans sa coupure *Psalliota*.

En 1915 J. E. LANGE répartit les *Cystoderma* de FAYOD en deux sections : *Granulatae*, correspondant aux *Granulosi* de FRIES, c'est-à-dire aux espèces à chapeau et stipe granuleux, ce dernier guêtré (par le voile), et *Seminudae*, espèces à chapeau farineux, à stipe farineux ou glabrescent, non guêtré, comme par exemple *seminuda*, *bucknallii* et *haematosperma* (= *echinata*).

En 1909 EARLE n'utilise la dénomination générique *Cystoderma* que pour des espèces à spores blanches, celles de la section friésienne *Granulosi*. Si, pour une fois, il indique, dans une définition générique, un caractère microscopique (la présence de vésicules enflées dans la cuticule) et s'il indique correctement l'un des caractères macroscopiques des *Granulosi*, à savoir, le fait que le voile forme un anneau infère (sans sembler connaître la signification friésienne du qualificatif « infère »), il donne les lames comme libres.

sion (*L. castanea*). En (b) : revêtement dont les hyphes se terminent à deux hauteurs très différentes ; des poils dépassent longuement le niveau des autres hyphes (*L. metulaespora*).

En (d) : jeune exemplaire de *L. cristata*, entier à droite, en coupe radiale à gauche. Remarquer que le revêtement qui se gerce en écailles à la surface du chapeau, représente une partie du voile universel puisqu'il n'est pas limité au chapeau, mais qu'il forme également la partie extérieure de l'anneau.

En 1948 KONRAD et MAUBLANC restreignent *Cystoderma* aux *Granulosi* de FRIES, c'est-à-dire aux « espèces à pied non séparable du chapeau et à lamelles adnées (Fig. 51, en haut), laissant dans le genre *Lepiota* celles qui, comme *L. seminuda*, ont les lamelles libres et le pied séparable ».

En 1975 SINGER range celles des *Seminudae* de LANGE dont les spores sont blanches dans un genre *Cystolepiota* Singer (1952), mais, en 1962, il classait encore ces espèces dans le genre *Lepiota*, son genre *Cystolepiota* étant alors réduit à quelques espèces d'Amérique tropicale, dont le revêtement piléique est aussi un épithélium, mais qu'il distinguait des *Lepiota* par le fait que les spores ne sont pas pseudoamyloïdes.

FAYOD n'a guère donné d'indications sur la structure du revêtement piléique des Lépiotes friesiennes autres que ses *Cystoderma*. Il n'en donne en particulier aucune pour sa section *Echinati*, issue du démembrement des *Clypeolarii* de FRIES et comprenant des espèces comme *L. acutesquamosa*, dont il dit simplement la cuticule hérissée.

J. E. LANGE, qui appelle *Acutesquamosae* les *Echinati* de FAYOD, est peut-être le premier à avoir reconnu que les écailles coniques mucronées de leur chapeau présentent, au moins dans certaines espèces, des cellules globuleuses ; il prétend que, dans certaines espèces, les écailles sont presque exclusivement faites de cellules subglobuleuses, que dans d'autres on y trouve, et des cellules globuleuses et des cellules cylindriques, formant de longues hyphes (Fig. 54), que dans d'autres enfin les écailles sont surtout formées d'hyphes, seul leur extrême sommet montrant quelques cellules vésiculeuses, ovales ou globuleuses.

Si dans F.A.D. (1935), J. E. LANGE range les *Acutesquamosae* parmi les *Clypeolariae*, il les plaçait initialement (1915), avec les *Cystoderma*, dans sa section *Granulatae*, précisément à cause de la présence de vésicules globuleuses dans les écailles piléiques.

Dans les autres Lépiotes non visqueuses, plusieurs types de structure peuvent être distingués. Le revêtement piléique fibrillosoyeux de *L. serena* est à base d'hyphes couchées, alors que celui des espèces à chapeau squamuleux est souvent caractérisé par la présence d'articles plus ou moins redressés en forme de poils (Fig. 53), comme nous l'avons montré dans un travail publié en 1936, où nous distinguions trois types de structure, tous trois représentés dans la section *Clypeolarii*, mais dont les deux premiers peuvent se retrouver dans d'autres sections.

Dans l'un des types (ex. *L. castanea* et *ignipes*) ces poils, allongés, sont de longueurs plus moins comparables et forment un ensemble sans grande cohésion (Fig. 53 c). Dans un autre type (ex. *L. clypeolaria* et *procera*) il y a deux longueurs de poils assez brutalement distinctes ; de très longs poils dépassent très franchement un ensemble palissadique de poils bien plus courts (Fig. 53 b). Enfin, dans un troisième type (ex. *L. cristata* et *lilacea*), on peut à peine parler de poils, car les articles dressés, plus ou moins claviformes, et se terminant tous au même niveau, sont étroitement unis par un mucilage en un ensemble cohérent ; ils forment une cuticule hyméniforme (Fig. 53 a). La calotte discale des espèces de ce troisième type est de ce fait parfaitement glabre, alors que celle des *Clypeolarii* appartenant aux deux autres types présente souvent de minuscules mèches pointues, dues à ce que les poils, ou les plus longs des poils, sont connivents par leurs extrémités libres.

= Le revêtement pédiculaire et les voiles.

+ Voile universel et voile partiel.

FRIES caractérise sa section *Granulosi*, non seulement par l'aspect granuleux

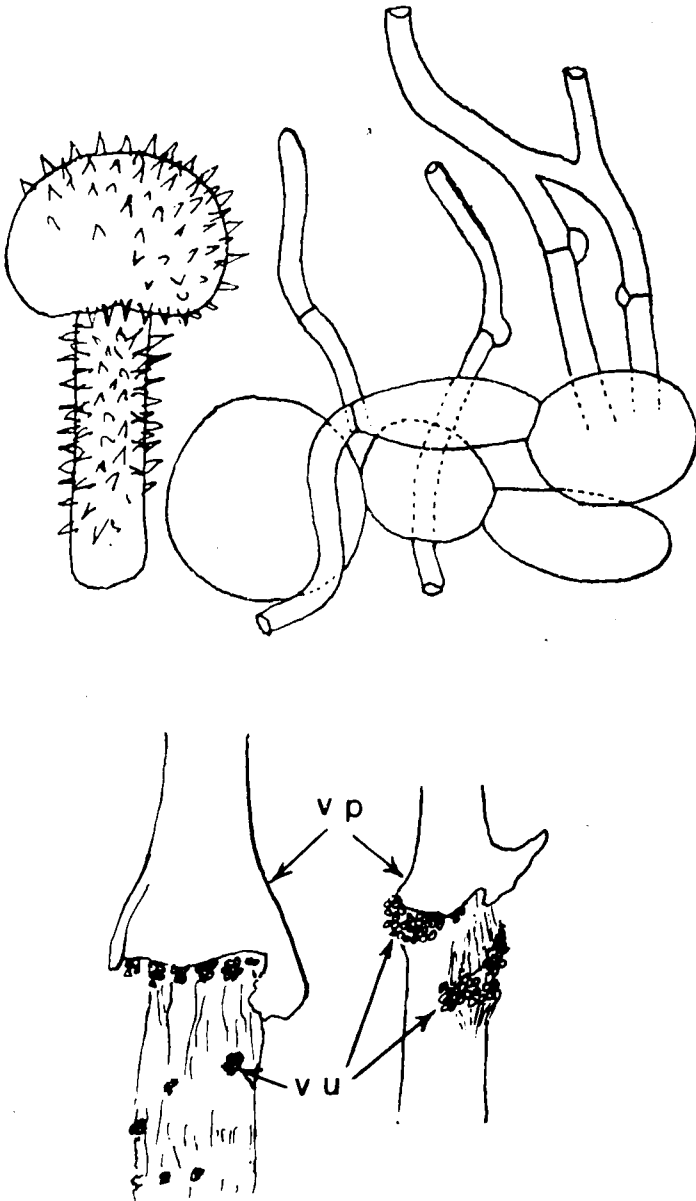


Fig. 54. — Deux *Clypeolariae* du groupe *acutesquamosa* (*Echinatae* Fayod).

En haut, à gauche : carphophore au chapeau non encore épanoui, montrant les verrues coniques identiques sur le chapeau et sur le stipe, et qui représentent donc le voile universel. En haut, à droite : les deux sortes d'articles de ce voile.

En bas : tronçons de stipe montrant l'*anneau propre* de FRIES (notre *voile partiel*, vp) et des restes du *voile universel* (vu), dont certains peuvent former bordure à l'*anneau propre*.

du revêtement du chapeau, mais encore par le fait que ce revêtement se poursuit sur le stipe et que c'est sa rupture au moment de l'épanouissement du chapeau qui produit l'anneau (Fig. 64). On comprend que FRIES ait appelé *voile universel* ce revêtement, puisqu'il enveloppe complètement le jeune carpophore. Pour lui l'anneau est uniquement formé ici par le voile universel, d'où le fait qu'il est *infère*, c'est-à-dire ascendant à partir du niveau où il se décolle du stipe (Fig. 51, en haut), ayant donc une allure bien différente de l'anneau en manchette pendante des Amanites, que FRIES disait *supère* (Fig. 56 a). RELJNDERS a montré que le voile universel des *Granulosi* est formé de deux couches, dont seule l'externe est de structure vésiculeuse-celluleuse.

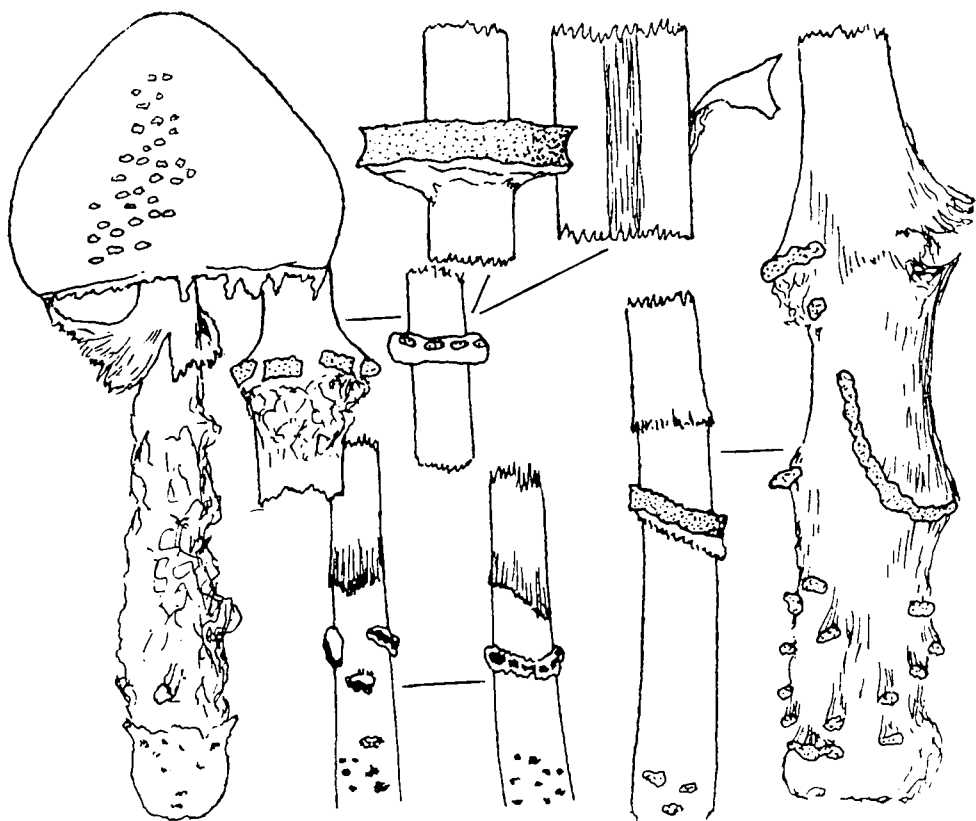


Fig. 55. — Aspect du voile sur le stipe chez 4 Lépiotes de la section *Clypeolariae*.

Chez les *Clypeolarii* on retrouve, sur le stipe, comme l'a souligné FRIES dans sa définition de cette section, des restes du voile universel qui le chaussent plus ou moins longuement (Fig. 55) ; ces restes se présentent souvent sous forme d'écailles ou de flocons ressemblant aux écailles ou flocons du chapeau et, par exemple, colorés comme eux (Fig. 54, en haut). Mais, comme l'a noté FRIES, l'anneau qui se trouve sur le stipe des *Clypeolarii* a, au moins en partie, une origine différente de celui des *Granulosi* ; cet auteur a bien remarqué que l'anneau ample, finalement en manchette pendante de la *Clypeolarii* qu'est *L. acutesqua-*

mosa (Fig. 54, en bas) est, à l'origine, en continuité avec la marge piléique ; le voile constitué par cet anneau ne recouvre donc pas le chapeau ; comme il n'abrite qu'une partie du carpophore on a proposé de l'appeler *voile partiel* ; chez les Lépiotes il constitue l'« annulo proprio » de FRIES. Cet auteur a bien remarqué qu'il peut arriver, chez les *Clypeolarii* (c'est le cas pour *L. acutesquamosa*), que des restes du voile universel se retrouvent fixés à son annulo proprio, soit à sa face inférieure, soit sur son bord. *L. cristata* est une *Clypeolarii* qui s'écarte des espèces typiques de la section par le fait que le stipe n'est pas chaussé de restes du voile universel ; celui-ci n'est cependant pas limité à la surface du chapeau ; en effet il forme, non seulement les écailles de ce dernier, mais encore la partie consistante de l'anneau (Fig. 53 d), l'anneau proprement dit étant réduit à une zone filamenteuse sans consistance qui suspend au stipe la partie universelle de l'anneau ; de par son origine celui-ci ne forme pas une manchette pendante ; il forme au contraire un entonnoir à bord ascendant, ce que FRIES (*Monogr.*) a exprimé comme suit : « annulus cum velo universali macro contiguus, hinc inferum apparet, primo erecto-patulus ».

Alors que les *Clypeolarii* ont deux voiles, un universel et un partiel, ce qui a fait dire à REIJNDERS qu'ils sont bivélangiocarpes, les *Granulosi* n'auraient qu'un voile, le voile universel, ce que REIJNDERS exprime en disant qu'ils sont monovélangiocarpes.

+ Les voiles universels et la délimitation de la coupure *Lepiota* par rapport à la coupure *Amanita*.

Pour FRIES un caractère essentiel permettant de distinguer les Lépiotes des Amanites est le fait que, chez celles-ci, le voile universel est distinct du revêtement piléique alors qu'il est confondu avec lui chez celles-là.

Ce caractère n'a pas, pour distinguer ces deux genres, la valeur que lui attribuait FRIES, comme l'a fait remarquer MENIER dès 1889. Cet auteur a en effet reconnu que son *L. littoralis* montre rarement, sur le revêtement fibrillosoyeux de son chapeau, des fragments aranéux de volve ; il précisait : « c'est seulement sur quelques individus jeunes et le plus souvent totalement enfouis qu'on peut rencontrer des débris blancs d'un voile bien distinct de la cuticule du chapeau ; on peut en retrouver aussi des traces à la base du pied ». En 1930 HERRFURTH dit avoir observé que chez *L. rhacodes* « tout le champignon est entouré au début par un voile général blanc, très mince, mais non fermement conné à la cuticule du chapeau..... qui se déchire par la suite de manières variées et qui disparaît en général complètement chez l'adulte ». En 1936 nous avons dit avoir nous-même observé, sur le chapeau de *L. excoriata*, « des débris de volve évidents » ; c'est à tort que, à la suite de HERRFURTH, nous avons attribué à FRIES la découverte, chez les *Proceri* auxquelles appartiennent précisément *L. excoriata* et *rhacodes*, d'un voile universel distinct du revêtement piléique ; nous avons été trompé par l'indication « Fungus junior totus inclusus volva integra » qui figure dans la diagnose friesienne (*Epicr.*) de la seule section *Proceri* ; il est évident que FRIES n'employait pas ici le mot volve dans le même sens que chez les Amanites puisqu'il ajoute que, chez les *Proceri*, la calyptra (il désignait ainsi chez les Amanites la partie de la volve restant sur le chapeau) est « pileo adnata in squamas secedente » ; il est donc clair que la calyptra des *Proceri* correspondait pour lui au revêtement piléique.

Etudiant le développement de *L. ignipes* à partir de carpophores encore minuscules (primordiums), HUGUENEY a reconnu, en 1966, que le revêtement piléique palissadique du chapeau de cette espèce, qui est en même temps un

voile universel puisqu'on en retrouve des flocons dans la région inférieure du stipe, est recouvert à l'origine par une couche très mince, qui en est plus ou moins décollée par les manipulations ; cette couche, formée d'hyphes grêles $\times 2-3 \mu\text{m}$, se poursuit également sur le stipe et constitue donc un second voile universel, externe par rapport à celui qui produit le revêtement piléique ; dès que le diamètre du chapeau atteint 1.6 mm, ce voile universel externe se disloque et disparaît rapidement sans laisser de trace sur les individus adultes, dégageant le voile universel interne, qui constitue en particulier le revêtement piléique de ceux-ci. Il est probable que les quelques hyphes filiformes, à cloisons transversales bouclées, que nous avons signalées en 1936 au-dessus du revêtement piléique hyméniforme de carpophores adultes de *L. lilacea*, ne sont que les restes, seulement visibles au microscope, d'un voile universel externe comparable à celui de *L. ignipes*.

b. UTILISATION, DANS LE DEMEMBREMENT DU GENRE *LEPIOTA*, DE CARACTERES DU CARPOPHORE AUTRES QUE CEUX DES REVETEMENTS ET DES VOILES.

Telle que décrite dans *Epicrisis*, *L. cepaestipes* est une Lépiote remarquable par son chapeau submembraneux, à marge plissée. Dans *Monogr.*, FRIES dit de cette espèce : « ex tota indole et vestitu pilei quasi Coprinus arescens leucosporus ». En 1888, PATOULLARD propose d'exclure des *Lepiota* et de les réunir dans un genre **Leucocoprinus**, les Lépiotes coprinoïdes, comme *L. cepaestipes*. La même année, il décrit une espèce nouvelle, *Leucocoprinus flavipes*, dont il dit : « La durée de ce champignon est des plus éphémère, il disparaît dès le lever du soleil et a tout à fait l'aspect d'un Coprin ». C'est pour les mêmes champignons que J. E. LANGE devait créer beaucoup plus tard (1935) un sous-genre *Leucobolbitius*, qu'il caractérisait notamment par « marge du chapeau (lorsqu'il s'étale) fendue-sillonnée, membraneuse ».

BULLER a montré (1924) que la ressemblance de *L. cepaestipes* avec les Coprins n'est pas seulement superficielle ; selon lui l'organisation de l'hyménium de cette espèce rappelle tout à fait celle de *Coprinus disseminatus* : d'un pavage de pseudoparaphyses très différenciées, émergent plus ou moins des basides qui sont de 4 longueurs différentes, les plus courtes piriformes, à peine saillantes, les autres saillantes par un col cylindracé plus ou moins allongé ; la formation et la maturation des spores commencent par les basides les plus longues et s'achèvent par les plus courtes.

BULLER a montré (1924) que l'hyménium de *L. procera* diffère profondément de celui de *L. cepaestipes* : il n'y a pas de pavage de larges pseudoparaphyses et les basides sont d'une seule sorte ; il n'y a pas notamment de ces basides à long col cylindracé qu'il avait vues chez *L. cepaestipes*.

Il nous paraît peu probable que tous les *Leucocoprinus* à allure coprinoïde présentent un hyménium comparable à celui de *L. cepaestipes*. En 1936 nous indiquions que si *L. brebissonii* présente des pseudoparaphyses bien plus larges (13-17 μm) que les basides (8-9 μm), ces dernières ne dépassent pas les pseudoparaphyses de façon sensible. Etudiant depuis (malheureusement sur exsiccata seulement) l'hyménium d'une autre Lépiote coprinoïde, *L. guegenii*, nous n'avons remarqué ni polymorphisme des basides ni individualisation remarquable de pseudoparaphyses. Il est donc probable qu'au niveau des *Leucocoprinus* d'allure coprinoïde, on observera, suivant les espèces, tous les passages entre un hyménium rappelant celui de certains Coprins et un hyménium du type de *L. procera*.

3°. LES « LEPIOTES » A CHAPEAU VISQUEUX.

Ag. lenticularis (= *guttatus*), placé par FRIES (de *Epicr.* à *Hym. Eur.*) dans

sa coupure *Amanita*, est transféré dans les Lépiotes par GILLET (1874) puis par QUÉLET (1876). Avec les connaissances de l'époque ce transfert était parfaitement logique puisque la seule différence relevée par FRIES entre Amanites et Lépiotes était la volve, absente chez celles-ci, présente chez celles-là, et que personne n'a signalé de volve chez *lenticularis*; d'ailleurs FRIES avait placé cette espèce dans une section *Denudati* des Amanites, caractérisée par : « voile universel ne laissant très souvent aucun vestige ». FRIES n'a pas expliqué pourquoi il a placé *lenticularis* dans les Amanites; on peut seulement supposer que c'est à cause de son voile annulaire ample et supère (Fig. 56 a), car à la définition d'*Amanita* (*Monogr.*), on voit que lorsqu'il y a un anneau dans ce genre il est supère.

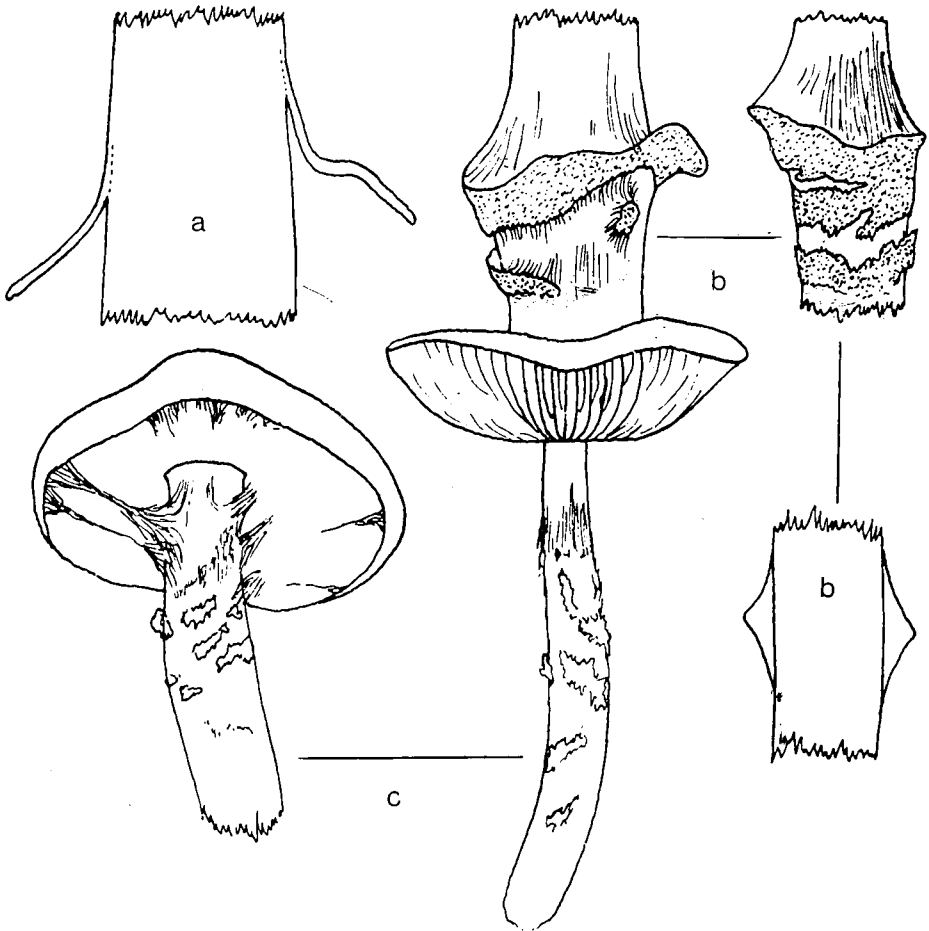


Fig. 56. — 3 espèces de *Limacella*. En (a) : *L. lenticularis*; coupe axiale du stipe dans la région de l'anneau, montrant le caractère « supère » de ce dernier. En (b) : *L. furnacea*, montrant l'anneau de l'extérieur et (b') en coupe axiale du stipe. En (c) : *L. glioderma*; à gauche, jeune adulte montrant la cortine partiellement rompue (les lames ne sont pas figurées); à droite, adulte; remarquer l'étroite ressemblance entre l'ornementation pédiculaire due aux restes des voiles et celle, de même origine, des Lépiotes de la section *Clypeolariae* (Fig. 55).

Il est par contre facile de comprendre pourquoi FRIES a placé ses *Illiniti* dans sa coupure *Lepiota*, car il comparait les *Ag. illinitus* et *gliodermus* à *Ag. clypeolarius*. Certes on pourra trouver excessif que FRIES ait écrit (*Epicr.*) de *illinitus* « est quasi *A. clypeolarius* denso glutine obductus », mais on comprend mieux ce passage à la lecture de *Monographia*, où FRIES a expliqué que la viscosité de ce champignon est une sorte de voile, celle du stipe étant d'abord en continuité avec celle du chapeau ; il voulait sans doute simplement dire que le stipe de *illinitus* est chaussé par le voile universel comme celui des *Clypeolarii*. Pour *gliodermus* la comparaison avec *clypeolarius* s'imposait davantage, car le stipe de *gliodermus* (Fig. 56 c) présente un anneau au-dessous duquel il est chaussé par des restes du voile universel, ce qui lui donne tellement l'allure d'un stipe de *Clypeolarii* typique (Fig. 55) que FRIES a éprouvé le besoin de préciser que *gliodermus* diffère de *clypeolarius* par le revêtement de son chapeau qui est visqueux et reste entier.

En 1913 R. MAIRE montre que la trame des lames des *Ag. lenticularis*, *illinitus* et *gliodermus* est bilatérale, c'est-à-dire qu'elle est construite comme celle des Amanites et non comme celle des Lépiotes sèches, où elle varie, selon les espèces, de régulière à emmêlée. En conséquence il a créé pour ces espèces un genre spécial qu'il a malheureusement appelé **Amanitella**, oubliant qu'en 1909 EARLE avait déjà utilisé ce nom pour désigner un genre démembré des Amanites véritables. Pour désigner les *Amanitella* de R. MAIRE on utilise aujourd'hui l'étiquette **Limacella** proposée par EARLE en 1909 pour désigner les Lépiotes visqueuses de FRIES, avec pour type *Ag. delicatus*, espèce très proche de *gliodermus*, mais il ne faut pas perdre de vue que, dans sa définition de *Limacella*, EARLE n'a fait intervenir aucun caractère microscopique, ni même aucun caractère macroscopique qui aurait échappé à FRIES. La seule contribution de EARLE est d'avoir imaginé un nom générique pour désigner les *Illiniti* de FRIES.

Des « Lépiotes visqueuses », GILBERT suggère en 1918 de ne laisser dans le genre *Lepiota* que les espèces dont la trame des lames a une structure régulière ; il propose pour elles un sous-genre *Lepiotella*, caractérisé en outre par la présence de grosses cystides ; il choisit comme type *L. irrorata*. La même année R. MAIRE propose de créer un genre **Drosella** pour la même espèce. Dès 1909 EARLE avait créé un genre **Chamaemyces**, ayant pour type *Armillaria fracida*. *L. irrorata* n'étant qu'un synonyme de *A. fracida*, si l'on admet *Chamaemyces* comme genre, il faut considérer que *Lepiotella* et *Drosella* n'en sont que des synonymes.

B. CARACTERES DES SPORES.

Certains caractères des spores sont précieux pour préciser les limites entre plusieurs sections du genre *Lepiota*, et, dans la « Flore analytique », nous les avons utilisés notamment pour définir les sections *Procerae*, *Annulosae* et *Clypeoloriae*, telles que nous les avons comprises. Dans les lignes qui suivent nous prendrons ces sections au sens de cet ouvrage, mais il est bon de remarquer, dès maintenant, que leurs contenus nous semblent correspondre de façon satisfaisante aux contenus des sections *Proceri*, *Annulosi* et *Clypeolarii*, telles que FRIES les avait circonscrites.

1°. LA PAROI SPORIQUE.

a. LA FORME DES SPORES.

La forme de la spore est en fait la forme de l'enveloppe constituée par sa paroi.

En 1915, dans les *Clypeolariae*, dont J. E. LANGE excluait alors les *Acutesquamosae*, cet auteur distinguait trois sections définies par les dimensions et la forme des spores : *Fusisporae*, *Stenosporae* et *Brevisporae* (devenues plus tard, 1935, *Ovisporae*). La section la plus remarquable au point de vue de la forme des spores est la section *Stenosporae* ; dans cette section nous disons les spores « éperonnées » (Fig. 57) ; en effet, si nous observons les spores de profil, nous constatons le développement, à la base de la spore, d'un éperon obtus, éperon qui évoque celui de la corolle des *Antirrhinum*, et qui est placé, par rapport à l'apicule, comme l'éperon de ces Phanérogames par rapport au pédicelle floral. De profil, la base de la spore paraît un peu tronquée pour cette raison. Les premiers auteurs qui se sont trouvés en présence de telles spores (QUÉLET, 1880, chez sa *L. castanea* ; BRESADOLA, 1892, chez ses *L. boudieri* et *ignicolor*) les caractérisaient par la position de l'apicule, qu'ils disaient situé de côté, en position latérale ou sublatérale. En fait l'apicule se trouve dans la même situation que chez les espèces à spores de forme banale ; c'est seulement le développement de la gibbosité qu'est l'éperon qui peut le faire paraître latéral.

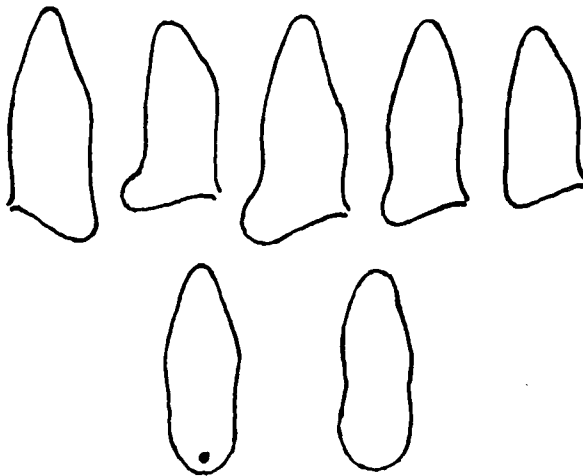


Fig. 57. — Spores « éperonnées » de *Lepiota cristata*.

En haut : vues de profil.

En bas : une vue par la face dorsale et une vue par la face ventrale.

b. AFFINITE DE LA PAROI SPORIQUE POUR LES BLEUS DE METHYLE EN MILIEU ACIDE.

En milieu acide la paroi sporique des Lépiotes fixe en général très nettement les bleus de méthyle ; pour exprimer cette affinité pour ces colorants, on la dit *cyanophile*.

En 1972, nous avons vérifié qu'il s'agit d'un caractère général du genre, puisque nous l'avons reconnu pour des espèces appartenant à toutes les sections distinguées dans la « Flore analytique », et, en outre, pour les *Cystoderma*.

La cyanophilie, faible pour quelques espèces, comme *L. irrorata*, *lilacea*, *parvannulata*, est le plus souvent très franche, voire très forte. Chez les *Proce-
rae*, les *Annulosae* et la plupart des *Clypeolariae*, les spores sont puissamment cyanophiles, voire ultracyanophiles, c'est-à-dire qu'elles fixent le bleu avec une intensité telle qu'elles deviennent bleu-outremer opaque.

Quelle que soit l'intensité de la coloration prise, il est toujours possible de la faire complètement disparaître en exposant les spores colorées, aux vapeurs d'ammoniaque pendant un temps suffisamment long. Si l'on remonte dans une solution diluée d'acide acétique des spores qui viennent tout juste d'être décolorée par l'ammoniaque, la coloration bleue réapparaît, mais plus faible. Si les spores colorées ont été exposées trop longtemps aux vapeurs d'ammoniaque, elles ne reprennent plus de coloration bleue lorsqu'on les plonge dans la solution d'acide. Pour un temps d'action convenable des vapeurs d'ammoniaque sur des préparations surcolorées par le bleu, il est possible d'obtenir des résultats intéressants (Fig. 61) lorsque l'on se propose de débrouiller l'architecture de la paroi (Voire e, ci-après).

c. REACTION DE LA PAROI SPORIQUE A L'IODE.

En 1932 MÉTROD signale que la paroi sporique de *Cystoderma carcharias* se colore en bleu en présence du réactif iodé de Melzer ; on dit qu'une telle paroi est amyloïde. En 1934 KÜHNER et MAIRE montrent que, si d'autres *Cystoderma*, notamment *amianthinum*, sont dans le même cas, dans d'autres espèces du même genre, comme *C. cinnabarinum* la paroi sporique n'est pas amyloïde. Dans le même travail ces auteurs écrivent qu'en dehors des *Cystoderma* au sens de KONRAD et MAUBLANC, ils n'ont trouvé aucune Lépiote dont les spores bleuissent par l'iode.

En 1932 MÉTROD avait remarqué que le réactif de Melzer colore en brun-rouge foncé les spores de diverses Lépiotes appartenant aux sections friésiennes *Proceri*, *Annulosi* et *Clypeolarii* ; des parois sporiques qui se colorent ainsi dans ces conditions sont dites *pseudoamyloïdes* ou encore *dextrinoïdes*. En 1934 KÜHNER et MAIRE notent que cette réaction brun-rouge est beaucoup plus intense chez les espèces à paroi sporique épaisse que chez celles où elle est mince, pouvant devenir presque insensible chez ces dernières, mais ils font remarquer que l'on peut observer tous les intermédiaires entre les extrêmes que l'on serait tenté de distinguer à première vue. En 1945 LOCQUIN a montré que, même les spores des *Stenosporae* se colorent en brun-rouge par le Melzer et il prétend que, dans cette section, le Melzer colore en brun plus ou moins vineux la trame dans tout le champignon, alors que dans les autres *Clypeolariae*, la trame ne présenterait pas ce caractère, sauf parfois dans l'écorce du pied.

Selon SINGER (1949) la paroi sporique des *Cystoderma* n'est que rarement pseudoamyloïde après une longue exposition, et encore faiblement ; selon le même auteur la paroi de la spore n'est pas dextrinoïde chez la plupart des *Cystolepiota* ; elle ne l'est que dans quelques espèces, dont *C. bucknallii*.

En 1972, travaillant sur des spores ayant subi une hydrolyse potassique, nous avons préféré utiliser, pour reconnaître l'action de l'iode sur la paroi, un réactif iodoioduré acide (acide acétique à 10 % dans l'eau), de manière à éliminer la réaction alcaline du matériel, réaction qui empêcherait toute fixation d'iode. Concernant la réaction pseudoamyloïde, nous avons obtenu, dans l'ensemble des Lépiotes, des résultats tout à fait comparables à ceux obtenus avec le Melzer sur matériel non hydrolysé ; en particulier la paroi sporique nous est apparue non dextrinoïde chez les *Cystoderma*, faiblement dextrinoïde chez *Cystolepiota bucknallii*, et guère sensible à l'iode chez *C. hetieri* et *seminuda*.

d. INFLUENCE SUR LA PAROI DE L'ACTION SUCCESSIVE D'UNE BASE ET DE L'ACIDE ACÉTIQUE.

En 1943, travaillant sur des *Procerae* et *Annulosae*, LOCQUIN reconnaît que si les spores sont traitées successivement par une base, comme l'ammoniaque, puis par un acide de la série acétylénique, comme l'acide acétique, la paroi gonfle

fortement. Chez les *Procerae* le gonflement est particulièrement spectaculaire (Fig. 59, en bas), mais nous avons montré, en 1972, que le traitement ammoniacocacétique provoque aussi, bien qu'à un degré souvent nettement moindre, le gonflement de la paroi sporique chez diverses Lépiotes de la section *Clypeolariae*; seules de cette section les *L. lilacea* et *parvannulata* ne nous ont pas montré de gonflement ammoniacocacétique de cette paroi. Dans le même travail nous avons indiqué que la paroi sporique des *Cystoderma* ne gonfle pas non plus par action successive de l'ammoniacacétique et d'acide acétique.

En 1976 nous avons énoncé la règle suivante, que nous considérons comme valable pour l'ensemble des *Hyménomycètes* lamellés: « Les spores dont au moins une couche de la paroi gonfle fortement par le procédé ammoniacacétique sont toujours fortement dextrinoïdes jusqu'à maturité et puissamment cyanophiles ». Cette règle s'applique parfaitement au genre *Lepiota*.

e. L'ARCHITECTURE DE LA PAROI SPORIQUE ET LE PROBLEME DU PORE GERMINATIF.

= Les différentes couches de la paroi sporique.

+ Observations en électronique.

Les clichés d'électronique de coupes ultrafines de Lépiotes à pore germinatif (Fig. 58) montrent que l'eusporium est toujours épais et qu'il comprend souvent deux couches d'épaisseurs comparables, mais fort différentes par leur opacité. La couche interne est si transparente qu'en 1972 ANTOINE-BESSON la prenait pour une endospore. Si l'on admet que seule une épispore puisse être interrompue par la medulla d'un pore germinatif, il est impossible de partager cette opinion, car les clichés de cet auteur montrent très clairement que la medulla porique des Lépiotes interrompt cette couche transparente, comme elle interrompt la couche typiquement épisporique très opaque qui l'enveloppe.

Si l'on admet le postulat évoqué à l'instant, l'épaisse couche transparente interne et l'épaisse couche opaque qui l'enveloppe doivent être toutes deux rattachées à l'épispore; celle-ci serait donc différenciée chez les Lépiotes porées en deux couches: *épispore interne* transparente et *épispore externe* opaque.

Lorsque cette dernière n'est pas trop opaque, on peut reconnaître qu'un feuillet encore plus opaque, mais très mince, la *leptotunica* de CAPELLANO et KÜHNER, la revêt extérieurement (Fig. 27).

En dehors de la *leptotunica* peuvent être repérés deux feuillets également très mince: la *périspore* transparente et l'*ectosporie* opaque, ce dernier feuillet formant la surface de la spore. Dans les cas favorables on peut constater que si ces deux feuillets se poursuivent au-dessus de la medulla du pore, la *leptotunica* s'y poursuit également (Fig. 27); il est donc possible qu'elle doive être rattachée au même ensemble que les deux feuillets qui l'enveloppent, ensemble qu'avec BESSON nous avons appelé *myxosporium*. Le *myxosporium* est toujours très mince et il est possible qu'il soit parfois évanescent, au moins au niveau de ses deux feuillets externes.

+ Observations en photonique.

Grâce à des artifices, la microscopie photonique permet souvent d'obtenir de très beaux résultats, qu'il n'est malheureusement pas toujours commode d'intégrer dans le cadre des connaissances acquises avec la microscopie électronique. Gonflement de la paroi sporique et colorations sont deux types de techniques qui ont rendu de grands services avant l'avènement de la microscopie électronique et en rendront sans doute encore longtemps.

Dès 1934 nous avons préconisé l'emploi du *bleu de crésyl*, qui permet d'indi-

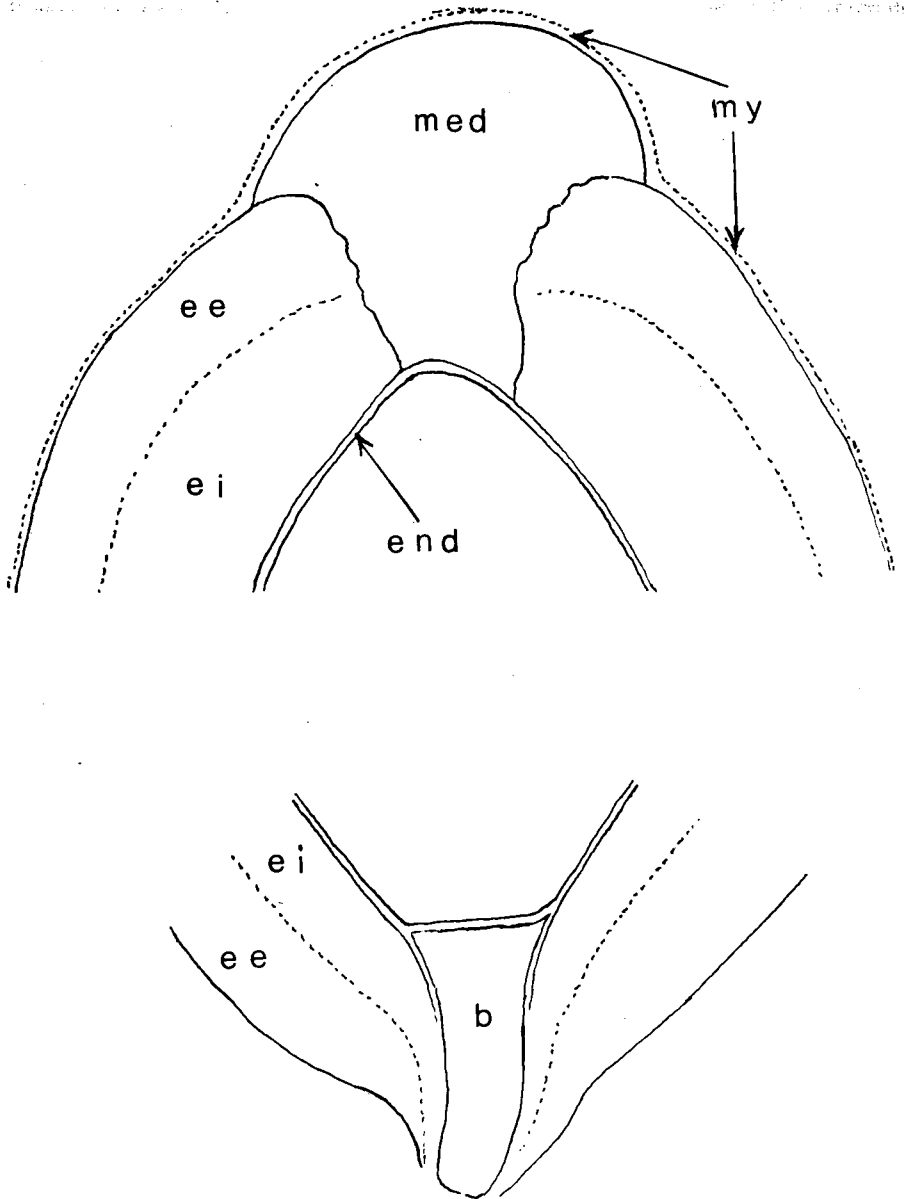


Fig. 58. — Détails de l'architecture de la paroi sporique de *Lépiotes* à pore germinatif, tels que vus en électronique sur coupes ultrafines (Schématisé d'après des clichés de BESSON-ANTOINE).

En haut : sommet de la spore de *L. brebissonii*. Remarquer la forme « en bouchon de champagne » de la medulla (med) du pore germinatif.

En bas : base de la spore de *L. procera*, montrant le bouchon (b) qui emplit l'appendice apiculaire.

Le myxosporium (my) n'a été mis en place que dans le croquis supérieur. La ligne qui sépare l'épispore externe (ee) de l'épispore interne (ei) n'a été figurée qu'en pointillé parce qu'elle ne correspond pas à une limite tranchée sur les clichés d'électronique. L'épispore externe très opaque (noire) sur ces clichés, passant progressivement, bien

vidualiser, de façon remarquable, dans la paroi sporique des Lépiotes porées, l'existence d'un mince feuillet interne, l'endospore, grâce à la vive coloration rouge-pourpre (métachromatique) qu'il lui communique électivement (Fig. 24). L'endospore peut aussi être colorée électivement par d'autres teintures, telles que le bleu de Unna (LocQUIN, 1943) ou le mélange de Giemsa (KÜHNER, 1972).

En raison de la grande transparence de l'épispore interne, il est presque impossible, sur les clichés d'électronique, de repérer l'endospore métachromatique, qui est vraisemblablement aussi transparente. De toute façon il est impossible que la *fine* endospore métachromatique corresponde à l'*épaisse* épispore interne que ANTOINE-BESSON avait initialement prise pour une endospore.

Le gonflement ammoniaco-acétique de la paroi n'est pas forcément incompatible avec sa coloration par certains réactifs.

Dès 1943 LocQUIN montrait que, sur des spores ayant subi le gonflement ammoniaco-acétique, on peut réaliser, avec succès, la coloration par le bleu de crésyl, à condition de débarrasser les spores de l'excès d'acide en les lavant dans la solution de ce colorant. En 1953, dans la « Flore analytique », nous avons indiqué le comportement de la paroi sporique en présence de bleu de crésyl après gonflement ammoniaco-acétique pour les principales espèces européennes de Lépiotes.

En 1972, nous avons fait remarquer que des substances telles que les bleus de méthyle ou l'iode, qui présentent une grande affinité pour les couches de la paroi gonflées par le procédé ammoniaco-acétique, peuvent faire régresser le gonflement au fur et à mesure qu'elles se concentrent dans ces couches ; c'est pourquoi, si l'on veut combiner gonflement ammoniacoacétique et coloration par ces substances, il ne faut utiliser celles-ci qu'à très faible concentration et observer les préparations dès le montage entre lame et lamelle.

LocQUIN a montré (1943) que si, après passage dans l'ammoniaque, on traite les spores par de l'*acide acétique additionné de Lugol faible*, on distingue aisément, dans la paroi épaisse de diverses Lépiotes à pore, deux couches dont l'interne présente beaucoup plus d'affinité pour l'iode que l'externe, ce qui se manifeste notamment par le fait qu'elle se colore la première en brun rosé (Fig. 59, a, b, c). Comme l'a indiqué LocQUIN on peut encore reconnaître ces deux couches en lavant à l'acide acétique des spores colorées au préalable par une solution ammoniacale de *bleu diamine* ; la couche interne est plus colorée que l'externe. Enfin, comme nous l'avons montré en 1972, on peut encore individualiser ces deux couches en utilisant, après traitement ammoniacal, une *solution faible de bleu coton dans de l'eau acétifiée* ; en suivant le déroulement de la coloration on constate qu'à un moment donné la couche interne est colorée en bleu, alors que la couche externe est incolore ; elle se colore par la suite, mais il est remarquable, qu'avant elle, se colore un mince feuillet plus réfringent qui la recouvre extérieurement et qui forme la limite de la paroi de la spore, feuillet qui ne peut être que tout ou partie du *myxosporium*. On peut encore obtenir de beaux résultats en surcolorant les spores par le bleu et en régressant ensuite la préparation (voir plus haut, b.).

En 1972, nous avons indiqué que l'on peut combiner la coloration de Giemsa avec la coloration par l'iode ; si des préparations dans lesquelles l'endospore a

qu'assez brutalement, à l'épispore interne transparente (blanche). Si les couches (ee) et (ei) ont été toutes deux rapportées à l'épispore, c'est parce que la medulla (med) du pore les interrompt toutes deux. En raison de la grande transparence de l'épispore interne (ei) et de la ténuité de l'endospore (end), également transparente, l'existence de cette dernière est beaucoup moins évidente sur les clichés que sur notre schéma.

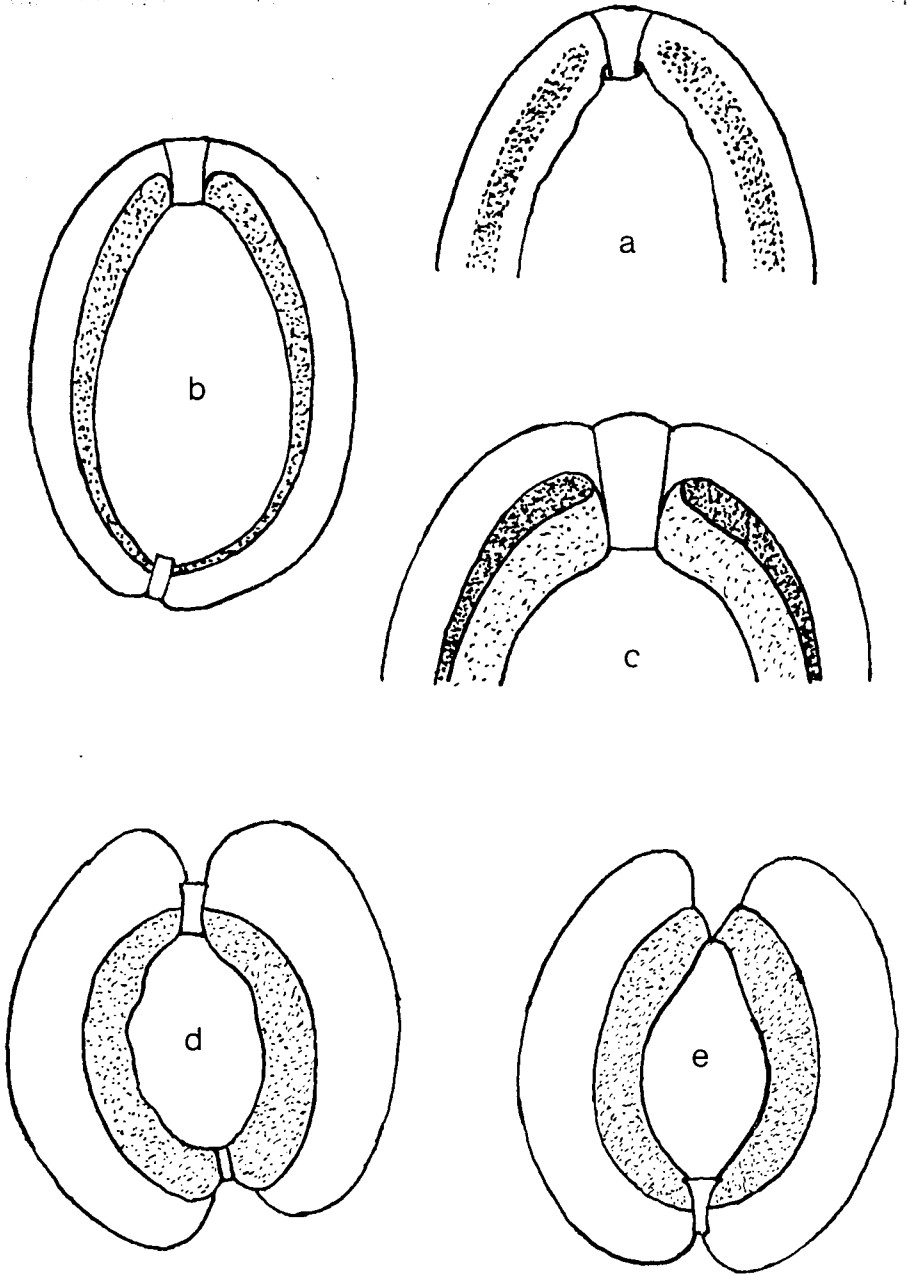


Fig. 59. — Spores de Lépiotes de la section *Procerae*: *L. mastoidea* (a) et *L. procera* (b à e). La partie supérieure de chaque croquis correspond toujours au sommet de la spore.

a, b, c: coloration de Giemsa (a: en masse; b et c: en frottis).

En (a) le matériel coloré par le Giemsa est observé dans l'ammoniaque; remarquer la collerette que forme autour de la base de la medulla du pore, l'endospore métachroma-

été colorée en rouge-pourpre par le Giemsa sont traitées par de l'eau acétifiée et iodée, on voit noircir l'endospore, et l'on distingue très nettement, en dehors d'elle, les deux couches distinguées par LOCQUIN.

Ces deux couches sont interrompues par la medulla du pore (Fig. 59 b, c), comme le sont l'épispore externe et l'épispore interne reconnues en électronique (Fig. 58, en haut) et il est difficile de penser qu'elles ne leur correspondent pas.

FAYOD a distingué, dans la paroi de la spore de *Lepiota procera*, deux couches qu'il nomme respectivement exospore et endospore ; il est possible qu'il s'agisse respectivement de nos épispores externe et interne ; de toute façon, d'après le dessin que donne cet auteur des spores de cette espèce, il est certain que la couche qu'il appelait endospore ne peut être notre endospore ; non seulement elle est beaucoup trop épaisse, mais encore elle est traversée par la medulla porique, que FAYOD figure très nettement.

Les différences de comportement vis-à-vis de l'iode ou de diverses teintures que nous avons relevées plus haut entre les deux couches épisporiques ne sont que quantitatives et, si l'épispore externe présente moins d'affinité pour ces substances que l'interne après gonflement ammoniac-acétique, c'est sans doute seulement parce que, comme l'a montré LOCQUIN, elle est dans ces conditions beaucoup plus gonflée, donc beaucoup plus hydratée.

Le degré de gonflement de l'épispore externe peut varier d'un bout à l'autre d'une même spore. Si LOCQUIN a fait remarquer que, chez les *Procerae*, ce gonflement est particulièrement spectaculaire dans la partie supérieure de la spore, nous avons noté (1972) que chez diverses *Clypeolariae*, il peut au contraire diminuer progressivement de la base au sommet, au point que parfois, dans la partie supérieure de la spore, l'épispore (Fig. 61, f, g, h) interne semble arriver au contact du myxosporium.

Les observations en microscopie électronique étant nécessairement faites sur du matériel déshydraté, les images obtenues par cette technique peuvent être très notablement différentes de celles que révèle la microscopie photonique après gonflement ammoniac-acétique. Il faut d'ailleurs reconnaître qu'en ce qui concerne les couches de la paroi situées à l'intérieur de l'enveloppe myxosporiale, la microscopie électronique a donné jusqu'ici des résultats beaucoup moins brillants que la microscopie photonique ; certes l'épispore externe est opaque aux électrons, alors que l'épispore interne est transparente, mais comme l'endospore est également transparente, elle s'individualise beaucoup moins bien qu'en photonique sur des préparations colorées au bleu de crésyl ou au Giemsa.

= *Le pore germinatif.*

Dans notre note de 1934, nous indiquions que le bleu de crésyl permet de distinguer deux types de pores (Fig. 24 et 60 a - g) : dans certaines espèces, comme *L. brebissonii*, la medulla porique se colore en rouge-pourpre comme l'endospore, ce qui nous avait fait conclure à l'époque que cette medulla est un prolongement

tique (ici trait noir ondulé) ; la couche figurée en pointillé n'apparaît souvent que si l'on ajoute ensuite à la préparation une trace d'acide acétique dilué.

En (b) et (c) une trace d'acide acétique iodé est ajoutée à la préparation initialement observée dans l'ammoniac ; les parties pointillées (*épispore interne*) sont les premières à se montrer dextrinoïdes.

En (d) et (e) le matériel ayant subi (e) ou non (d) un traitement potassique à 120° C, est coloré par le rouge Congo ammoniacal, puis observé dans l'acide acétique dilué. On distingue toujours l'épispore interne (plus colorée ; ici pointillée) de l'épispore externe. Remarquer le gonflement extraordinaire de l'*épispore externe*, qui enfouit pore et hile, chacun au fond d'un profond ombilic.

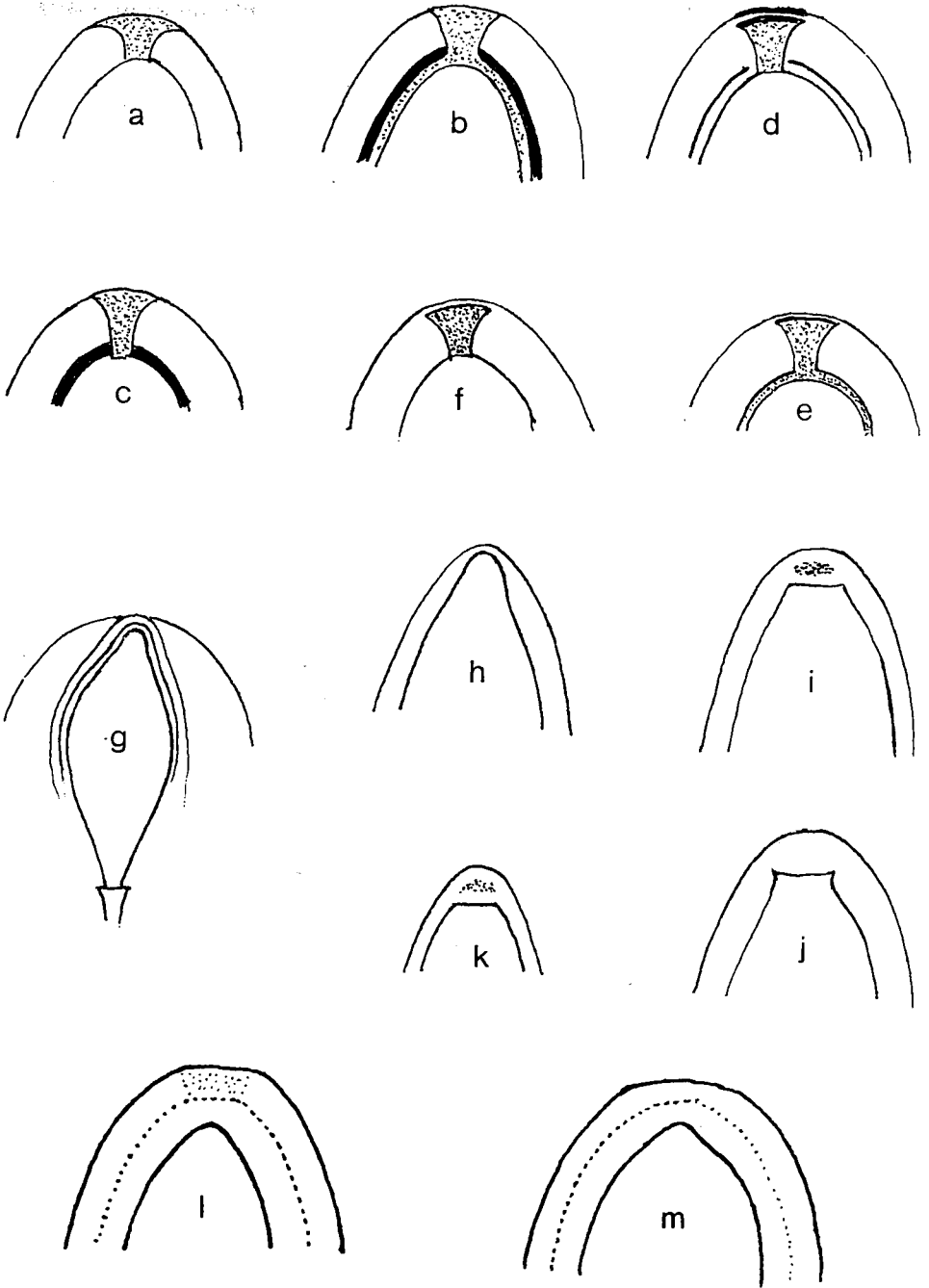


Fig. 60. — Spores de Lépiotes des sections *Annulosae* (a à k) et *Procerae* (l, m) colorées par le bleu de crésyl (Cr) ou le Giemsa (Gi). La ligne (ou les deux lignes accolées) qui limite la paroi du côté interne était colorée métachromatiquement (en rouge pourpre) par le bleu de crésyl ou le Giemsa.

Les croquis des deux lignes supérieures se rapportent à des *Annulosae* dont la médulla

de l'endospore obturant la perforation épisporique du pore, opinion qui a été partagée par LOCQUIN (1943) puis par MELENDEZ-HOWELL (1967) ; dans d'autres espèces, comme *L. procera*, la medulla porique ne se colore guère par le bleu de crésyl et se comporte donc de façon très différente de l'endospore. En 1943 LOCQUIN admet l'existence de ces deux types de pores et il appelle *pore du premier type* le pore dont la medulla n'est pas colorable par le bleu de crésyl et *pore du deuxième type* le pore dont la medulla se colore en rouge-pourpre par cette teinture. Pour lui ces deux types correspondent à des organisations fondamentalement différentes de la medulla ; ayant reconnu que l'extrémité libre du « prolongement endosporique » métachromatique des pores de deuxième type est séparée de l'enveloppe la plus externe de la spore par une mince couche non colorable qu'il appelle « bouchon porique », il admet que la medulla qui ne se colore pas dans les pores du premier type est entièrement formée par le « bouchon porique », l'endospore ne prenant aucune part à sa constitution ; il en voit la preuve dans le fait que, chez *L. procera*, la medulla porique non colorée, laisse son empreinte sur l'endospore qu'elle semble repousser, voire même emboutir, créant, sur certaines spores, une petite collerette endosporique plus intensément colorée par le bleu de crésyl, collerette que nous avons parfaitement revue en 1972 (Fig. 59 a). Nous ne pouvons cependant partager ces interprétations pour deux raisons principales : tout d'abord si, chez *L. excoriata*, la medulla ne se colore pas comme l'endospore dans la solution de bleu de crésyl, elle se colore comme elle dans le mélange de Giemsa ; ensuite, en utilisant cette dernière méthode de coloration, nous avons parfaitement reconnu l'existence, entre l'extrémité libre de la medulla fortement colorée et la pellicule la plus superficielle de la spore, d'une couche ténue non colorée, le bouchon porique de LOCQUIN, non seulement, conformément aux vues de cet auteur, dans les pores du deuxième type, mais également dans ceux du premier type ; cette couche ténue se voit particulièrement bien sur des préparations colorées par le Giemsa et traitées ensuite par l'acide acétique iodé, qui fait virer au noir les parties colorées en rouge-pourpre par le Giemsa (Fig. 60 d) ; il est donc probable que le bouchon porique de LOCQUIN existe chez toutes les Lépiotes porées et qu'il représente simplement la partie de la périspore *sensu stricto* située au-dessus de la medulla.

porique (figurée ici en pointillé) se colore plus ou moins en rose ou pourpre par ces techniques. Remarquer la forme non cylindrique, mais obconique ou « en champignon » de la fig. (a), et le fait (visible en d, e, et f) qu'elle n'atteint pas la surface de la spore. Comparer avec la fig. 58, qui représente, en haut, le pore germinatif d'une *Annulosae* tel que vu en électronique. *Lepiota naucina* (a et b : Gi ; c : Cr) ; *L. brebissonii* (d : Gi, suivi d'acide acétique iodé ; e : Cr) ; *L. lutea* (f : Gi).

Les *Annulosae* que sont *L. macrorrhiza* (g : Gi), *L. georginae* (h : Gi), *L. serena* (i : Gi) ; j : Cr) et *L. sublittoralis* (k : Gi) ne montrent pas de medulla colorable par le bleu de crésyl ou le Giemsa, ce qui ne veut pas dire que ces espèces sont forcément dépourvues de toute différenciation apicale rappelant plus ou moins un pore ; comparer les croquis (d) et (e) de la fig. 61, qui ont été pris sur les mêmes espèces que celles qui ont permis de tracer les croquis (g) et (i) de la présente fig. 60, mais ayant subi des colorations différentes. Remarquer, en (g), les deux feuilletts réfringents séparés par un feuillet qui ne l'est pas, qui coiffent le sommet de l'endospore métrachromatique, et, en (i), (j) et (k), la troncature apicale de l'enveloppe endosporique due au développement d'une différenciation apicale, marquée en pointillé en (i) et (k), et qui était brillante entre nicols croisés pour (i).

En bas (l et m : Gi) : spores de la *Procerae* *L. rhacodes*, dont le pore est difficilement visible dans ces conditions, alors qu'il est évident sur les spores de la même espèce ayant été soumises à une coloration différente (Fig. 61, b).

Il n'en est pas moins vrai que le bleu de crésyl permet de distinguer assez facilement deux types de pores :

Pores du premier type, dont la medulla ne se colore pas par le bleu de crésyl ; ils ont été signalés chez *L. procera* par nous-même (1934), chez *L. exco-riata* et *L. rhacodes* par LOCQUIN (1943), mais ne semblent pas avoir été rencontrés en dehors des *Proceræ*.

Pores du deuxième type, dont la medulla se colore en rouge-pourpre vif (comme l'endospore) par ce colorant bleu (coloration dite métachromatique) ; de tels pores n'ont pas été rencontrés semble-t-il chez d'indiscutables *Proceræ* mais ils ont été signalés, tant chez des Lépiotes à chapeau non strié, comme *L. naucina* (KÜHNER, 1934) et *L. badhamii* (LOCQUIN, 1943) que chez des espèces à chapeau strié, comme *L. brebissonii* (KÜHNER, 1934) et *L. lutea* (LOCQUIN, 1943).

Entre les espèces à pore germinatif évident et les espèces apparemment sans pore existent des types intermédiaires à ce point de vue ; il s'agit d'espèces chez lesquelles la medulla se distingue plus ou moins difficilement en photonique de l'épispore qui l'entoure. Comme celle de *L. procera*, la spore de *L. rhacodes* possède une endospore métachromatique au bleu de crésyl, mais une medulla qui ne se colore pas par cette teinture ; sur matériel gonflé par le procédé ammoniaco-acétique cette medulla est beaucoup moins évidente que celle de *L. procera* : elle n'emboutit pas l'endospore, comme le fait celle de cette dernière espèce et sa substance ne se distingue guère en photonique de celle de l'épispore environnante (Fig. 60 l, m) ; nous avons reconnu le pore de cette espèce surtout en soumettant des spores traitées au préalable par l'ammoniaque, à l'action d'une solution faible de bleu coton dans de l'eau acétifiée ; comme nous l'avons vu plus haut, l'épispore présente une affinité pour ce colorant de sorte que, dans les premiers stades de la coloration, l'épispore est bleue alors que la medulla porique n'est pas colorée (Fig. 61 b), LOCQUIN parle de *pores du troisième type* lorsque la medulla porique se distingue plus ou moins difficilement de l'épispore environnante. Nous avons étudié le sommet de la spore de *L. macrorrhiza*, qui présente, selon cet auteur, un pore du troisième type ; nous n'avons pu y reconnaître de medulla, mais nous avons remarqué (Fig. 60 g) que l'épispore est considérablement amincie au sommet de la spore (sur matériel gonflé par le procédé ammoniaco-acétique) au point qu'à cet endroit le sommet de l'enveloppe endosporique est très proche de la surface de la spore. Chez *L. serena* et *sublittoralis* l'épispore est au contraire si épaissie au sommet de la spore que le sommet du sac endosporique en est souvent remarquablement tronqué, voire déprimé (Fig. 60 i, j, h) ; cependant nous n'avons pu repérer de medulla individualisée dans l'épaississement épisporique apical. Des colorations par les bleus de méthyle en solution acétique nous ont cependant permis de reconnaître que l'épispore interne de *L. macrorrhiza* et *serena* présente une discontinuité dans la partie supérieure de la spore, un peu comme chez les Lépiotes à medulla porique facilement individualisable en photonique. Comparer les croquis (g) et (i) de la Fig. 60 (coloration selon Giemsa) aux croquis (d) et (e) de la Fig. 61 (coloration au bleu de méthyle acétique), ces derniers pris sur les mêmes espèces que les croquis de la Fig. 60.

D'après les observations que nous avons rapportées en 1953 et en 1972, toutes les Lépiotes pourvues d'un pore germinatif présentent une endospore métachromatique au bleu de crésyl, mais une telle endospore peut également exister chez certaines espèces sans pore. Si le bleu de crésyl ne nous a pas permis de repérer d'endospore chez les *Clypeolaria*, la coloration de Giemsa

semble révéler, chez certaines espèces de cette section, l'existence d'une endospore teintée de rose, endospore d'ailleurs très mince.

f. UTILISATION. EN SYSTEMATIQUE, DES CARACTERES DE LA PAROI SPO-RIQUE, ET NOTAMMENT DE LA PRESENCE OU DE L'ABSENCE DE PORE.

En 1889 FAYOD prétend que, si les spores des *Proceri* possèdent un pore germinatif, celles des *Echinati* et des *Clypeolarii* en sont dépourvues.

L'expérience a montré depuis, qu'une espèce comme *L. naucina*, placée par FAYOD dans les *Clypeolarii*, présente un pore germinatif, mais la spore de cette espèce étant plus petite que celle des *Proceri*, le pore échappe facilement si l'on ne dispose pas de techniques adéquates pour le mettre en évidence.

En 1900, PATOULLARD modifie sa définition du genre **Leucocoprinus** par rapport aux *Lepiota* au sens restreint ; *Leucocoprinus* est caractérisé par la présence d'un pore germinatif, ce qui conduit l'auteur à ranger dans le genre *Leucocoprinus*, non seulement les espèces à chapeau membraneux, plissé, très mince, qui s'y trouvaient seules à l'origine, mais encore les *Proceri*, dont le chapeau est au contraire charnu. Il est curieux, dans cet ordre d'idées, de constater qu'il place *cepaestipes* dans ses *Leucocoprinus* à chapeau charnu, avec les *Proceri*.

Quoiqu'il en soit, à partir de 1900, PATOULLARD réduit *Lepiota* aux espèces sans pore ; tel que réduit, ce genre *Lepiota* est remarquablement hétéroclite : l'une des sections correspond aux *Illiniti* de Fries, une autre aux *Cystoderma Leucophylli* de Fayod, une troisième enfin, que PATOULLARD nomme *Clypeolariae*, correspond aux *Clypeolarii* de Fries, auxquelles sont ajoutées les *Annulosi* que sont *L. naucina* et *serena*.

Si, en 1900, PATOULLARD a été amené à répartir les Lépiotes friésiennes en deux genres en se basant sur la présence ou l'absence de pore, c'est qu'à cette époque il considérait la présence ou l'absence de pore comme un caractère générique important dans l'ensemble des *Agaricales*. Il avait créé une série des *Pratelles* uniquement définie par la présence d'un pore germinatif, série qui, écrivait-il, « renferme tous les Agaricés du type de l'*Agaricus campester* L. », c'est-à-dire les *Psalliota* et, de façon générale toutes les *Agaricales* à spores brun-pourpre ou noires, *Coprinus* compris. C'est naturellement dans cette série des *Pratelles* que PATOULLARD range ses *Leucocoprinus*, alors que ses *Lepiota* sont rangés dans la série des *Amanites* qui ne comprend que des champignons sans pore.

Les connaissances que l'on possédait sur la spore en 1900 étaient encore trop insuffisantes, trop fragmentaires, pour qu'il ait été raisonnable d'accorder à la présence ou à l'absence de pore une importance aussi considérable dans la définition des genres. L'emploi du bleu de crésyl nous a permis de montrer que *L. naucina* présente un pore germinatif remarquablement différencié, qui avait échappé, non seulement à PATOULLARD, mais aussi à FAYOD. Si l'on suit la base de classement de PATOULLARD, *naucina* doit donc être transféré des *Lepiota* de cet auteur dans ses *Leucocoprinus* charnus, dont PATOULLARD écrivait qu'ils sont la forme leucosporée d'*Agaricus* (au sens *Psalliota*). Il nous paraît d'autre part certain que nombre de *Psalliota* sont dépourvus de pore.

Comme PATOULLARD en 1900, LOCQUIN rassemblait à l'origine (1945) toutes les Lépiotes porées dans le même genre *Leucocoprinus*, où il distinguait trois sous-genres : *Lepiotophyllum* (appelé plus tard *Eu Leucocoprinus*) ; *Leucoagaricus* Locq ; *Leucobolbitius* J. E. Lange.

Les plus caractéristiques des *Lepiotophyllum* sont sans doute les *Proceri*, mais LOCQUIN leur adjoint *L. badhamii* et *L. naucina*.

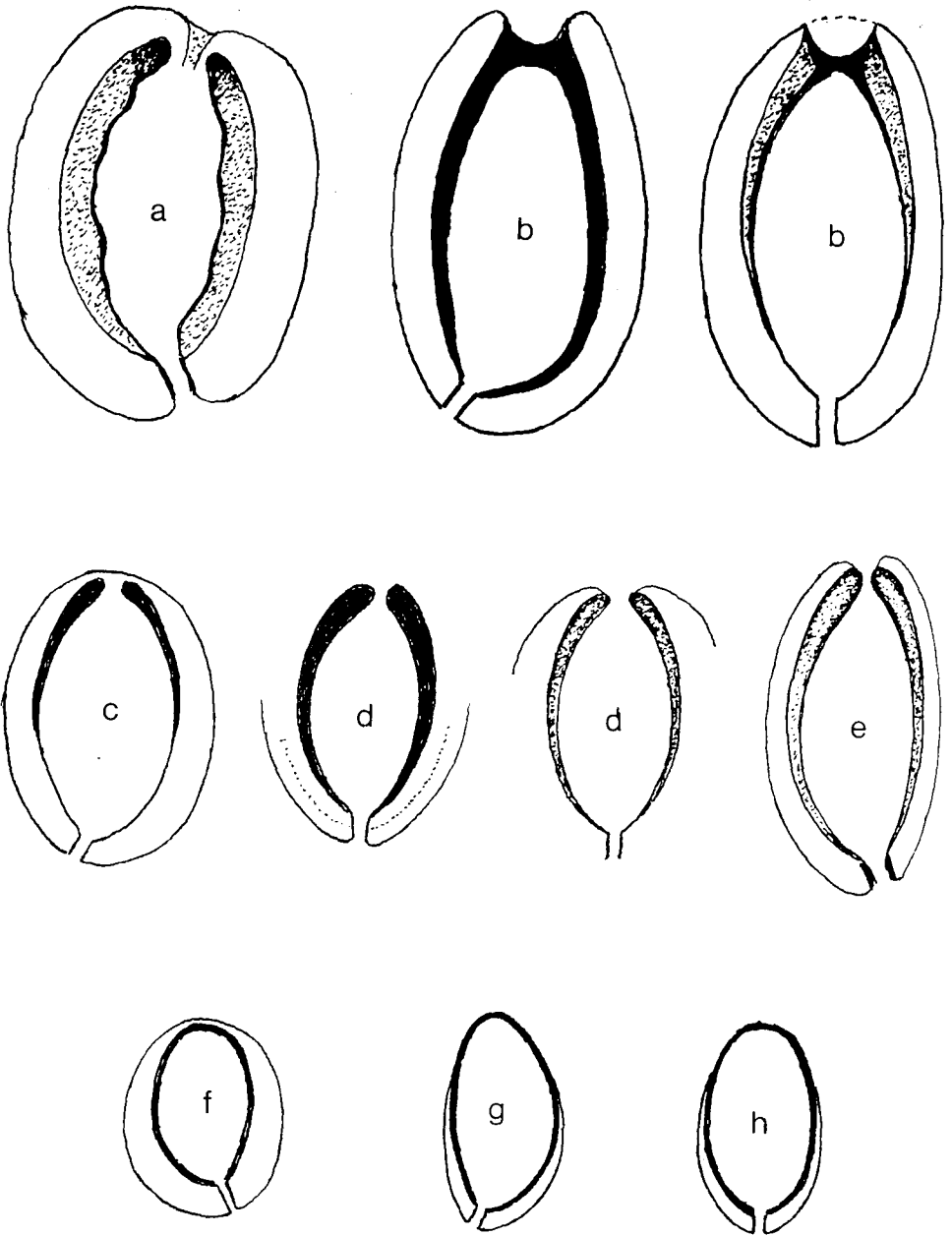


Fig. 61. — Spores de Lépiotes ayant subi le gonflement ammoniacoacétique combiné avec une coloration par un bleu de méthyle (bleu Coton ou autre) en solution dans de l'acide acétique très dilué. Dans tous les croquis le sommet de la spore est placé en haut.

La couche profonde (*épisporie interne*) qui présente le plus d'affinité pour le bleu est figurée en noir ou en pointillé; lorsqu'une telle couche présente à la fois du noir et du pointillé sur le dessin, c'est la partie figurée en noir qui présente le plus d'affinité pour ce colorant.

Les colorations les plus électives de cette *épisporie interne* ont souvent été obtenues par la méthode régressive, qui consiste à surcolorer la spore dans une solution acétique

Les *Leucobolbitius* correspondent aux *Leucocoprinus* au sens de PATOILLARD, 1888, c'est-à-dire aux Lépiotes striées.

Leucoagaricus a pour type une espèce nouvelle, *L. macrorhizus* Locq. à pore du troisième type, c'est-à-dire mal différencié, et LOCQUIN y range encore *L. sublittoralis*, qui ne nous a pas montré de pore nettement individualisé, comme nous l'avons rappelé plus haut.

Plus tard (1951-1952) LOCQUIN élève *Lepiotohyllum* à la dignité générique ; Il a choisi de conserver pour eux l'étiquette *Leucocoprinus*, ce qui paraît tout à fait illogique puisque les petites espèces à chapeau strié qui étaient les *Leucocoprinus* de PATOILLARD en 1888, ne s'y trouvent pas.

En 1948 SINGER élève à la dignité générique, non seulement les *Lepiotohyllum* de LOCQUIN, mais encore les deux autres sous-genres que cet auteur distinguait originellement (1945) dans ses *Leucocoprinus*. Il conserve avec raison l'étiquette générique **Leucocoprinus** pour les petites Lépiotes striées, c'est-à-dire pour les *Leucobolbitius* de LANGE. Il crée l'étiquette générique nouvelle **Macrolepiota** pour désigner les *Lepiotohyllum* de la section *Proceri*.

Les *L. badhamii* et *naucina* (= *L. pudica* sensu Locquin, non *L. naucina* sensu Locquin), qui étaient placés dans ses *Lepiotohyllum* par LOCQUIN, à côté des *Proceri* friesiens, en sont éloignés par SINGER qui les transfère dans le genre **Leucoagaricus**.

Nous reviendrons sur la légitimité de ce transfert dans la partie de cet exposé consacrée à l'importance systématique de la présence et de l'absence de boucles, car c'est en partie sur l'absence de boucles que LOCQUIN avait caractérisé sa coupe *Leucoagaricus*. Pour l'instant constatons d'abord que *naucina* et *badhamii* s'écartent des *Proceri* typiques par divers caractères : tout d'abord par la structure de leur revêtement piléique. LOCQUIN, qui a étudié un grand nombre de *Proceri*, a nettement vérifié que, chez les espèces typiques de cette section, ce revêtement est palissadique et relativement cohérent ; or il est évident qu'il n'en est pas de même chez *naucina*, et les indications que donne LOCQUIN sur la structure du revêtement piléique de *badhamii* et de *biornatus*, qu'il dit étroitement affiné à *badhamii*, semblent montrer que leur revêtement piléique est différent de celui des *Proceri* typiques ; il ne parle pas de structure palissadique, ni de cohésion, et décrit des piléocystides, mêlées à d'autres hyphes. Les *L. badhamii* et *biornatus* s'écartent encore des *Proceri* typiques par la base de leur stipe, qui au lieu d'être normalement bulbeuse comme elle l'est chez les *Proceri* typiques, est ventrue-fusifforme ou bulbeuse-subradicante.

Les *L. naucina* et *badhamii* s'écartent en outre des *Proceri* par le fait que la medulla de leur pore se colore fortement en rouge-pourpre par le bleu de crétyl. Ce caractère, qui les éloigne des *Proceri*, les rapproche des *Leucocoprinus*

de bleu, puis à faire disparaître la coloration par les vapeurs d'ammoniac, et enfin à la rétablir partiellement par une solution diluée d'acide acétique (sans colorant), qui sert de milieu d'observation.

En haut : deux *Procerae*. *L. mastoidea* (a) et *L. rhacodes* (b) ; la medulla du pore n'est visible qu'en (a).

Au milieu : trois *Annulosae* présentant une interruption apicale de la couche épisporique cyanophile. *L. naucina* (c), *L. macrorhiza* (d) et *L. serena* (e).

En bas : trois Lépiotes qui ne montrent aucune interruption apicale de la couche épisporique cyanophile. Une *Annulosae* : *L. rubens* (f) et deux *Clypeolariae* : *L. pseudohelveola* (g) et *L. brunneoincarnata* (h). Remarquer que l'épispore externe non colorée, très peu gonflable au sommet de la spore chez l'*Annulosae* (f), ne l'est pas chez les deux *Clypeolariae* (g et h), ce qui fait que la fine pellicule myxosporiale, qui forme la surface de la spore, encore bien distincte de l'épispore interne cyanophile (trait noir épais) dans la région inférieure de la spore, semble se confondre avec elle dans la partie supérieure.

striés, comme *L. luteus*, de sorte que l'on peut se demander s'il est sage de séparer génériquement les *Leucoagaricus* au sens de SINGER des *Leucocoprinus* à chapeau strié. En fait *L. badhamii* est intermédiaire entre les *Leucoagaricus* charnus, comme *naucinus*, et les *Leucocoprinus* striés; non seulement la marge de son chapeau est mince et peut devenir substriée-subsillonée, mais encore ses pseudoparaphyses sont relativement différenciées, comme chez plusieurs de ces derniers. Si l'on ajoute qu'il n'est pas prouvé que la Lépiote striée qu'est *L. gueguenii* ait des pseudoparaphyses très différenciées, on arrive à l'idée que la limite entre *Leucoagaricus* au sens de SINGER et *Leucocoprinus* au sens du même auteur, c'est-à-dire au sens initial de PATOULLARD, semble donc imprécise et qu'il serait sans doute préférable de ne pas considérer *Leucoagaricus* comme génériquement distinct de *Leucocoprinus*.

Les Lépiotes à pore se répartiraient ainsi en deux genres: *Macrolepiota*, réduites aux *Proceri*, ne comprenant que des espèces dont la medulla porique n'est pas colorable par le bleu de crésyl, et *Leucocoprinus*, comprenant, outre des espèces dont la medulla se colore en pourpre par ce colorant, des espèces à pore indistinct ou nul. Nous allons voir ci-dessous dans quelle mesure le critère: présence ou absence de boucles, parle en faveur de cette manière de voir.

LOCQUIN semble avoir été le premier à prétendre qu'il ne serait pas naturel de limiter *Leucocoprinus* au sens large de PATOULLARD 1900 aux seules espèces à pore indiscutable. En effet, dans la définition qu'il a donnée en 1945 de ces *Leucocoprinus* au sens large, on lit que le pore est le plus souvent individualisé, le plus souvent donc pas toujours; d'ailleurs LOCQUIN plaçait ici son *L. macrorhizus*, selon lui à pore du troisième type, c'est-à-dire peu différencié et *L. sublittoralis*, espèce où nous n'avions pas vu de pore.

Les seuls caractères constants du genre *Leucocoprinus* au sens large seraient, selon LOCQUIN (1945), d'autres caractères de la paroi sporique, qui serait épaisse, dilatable dans sa partie externe par le procédé ammoniacocétique, et présentant une endospore métachromatique.

Dans la Flore analytique (1953), nous avons adopté une manière de voir comparable. En effet l'ensemble de nos sections *Procerae* et *Annulosae* correspond sensiblement au genre *Leucocoprinus* au sens large de LOCQUIN (1945), et si nous avons indiqué que la paroi sporique est gonflable par le procédé ammoniacocétique et qu'elle présente une endospore métachromatique dans les espèces des deux sections, nous avons précisé que, chez les *Annulosae*, le pore germinatif est nul ou parcouru par un long tractus (notre actuelle medulla) métachromatique.

2°. LE STOCK NUCLEAIRE DE LA SPORE.

En 1972 nous avons rassemblé les observations faites par nous dans ce domaine.

Nous avons rappelé que les spores sont très souvent binucléées chez les Lépiotes; nous les avons trouvées telles chez les *Procerae*, les *Annulosae*, la plupart des *Clypeolariae*, la *Lepiotellae* qu'est *L. irrorata* et les *Cystoderma*.

Les seules espèces à spores uninucléées que nous connaissions actuellement sont deux *Clypeolariae* (*L. fuscovinacea* et *L. parvannulata*), l'*Integrellae* qu'est *L. rufipes* et les trois *Seminudae* que sont *L. bucknallii*, *L. hetieri* et *L. seminuda*. Il est évident que si le caractère uninucléé des spores se révélait constant dans toutes les espèces de *Seminudae*, on aurait là un argument en faveur de la manière de voir de SINGER, qui a élevé cette section à la dignité générique, sous l'étiquette *Cystolepiota*.

C. PRESENCE OU ABSENCE DE BOUCLES.

Il semble que la présence de boucles soit un caractère général des *Cystoderma* et des *Seminudae*.

Chez la plupart des Lépiotes de la section *Clypeolariae*, les hyphes sont bouclées ; nous l'avons montré dès 1936 pour une quinzaine d'espèces et LOCQUIN a confirmé le fait en 1945 ; dès 1936, nous avons cependant remarqué que les hyphes sont dépourvues de boucles chez l'une d'entre elles : *L. fuscovinacea*.

En 1945 LOCQUIN a attiré l'attention sur l'intérêt que présente le caractère présence ou absence de boucles dans la définition des sous-genres du genre *Leucocoprinus* pris dans son sens le plus large : Les petites espèces à chapeau membraneux, strié au dos des lames, auraient les hyphes non bouclées, les *Leucoagaricus* également (notamment les *L. macrorhizus*, Locquin, 1943 et *sublittoralis*, Kühner, 1936), alors que les autres *Leucocoprinus* (ses *Euleucocoprinus*) auraient les hyphes le plus souvent bouclées.

En 1949, pour les espèces à chapeau strié, les seules qu'il laisse dans le genre *Leucocoprinus*, SINGER confirme pratiquement les dires de LOCQUIN puisqu'il dit n'avoir trouvé de boucles dans aucune espèce, à l'exception d'une seule, qu'il rapportait à *L. luteus*, et pour laquelle il disait, dès 1943, les hyphes bouclées ; notons que nous n'avons pas trouvé de boucles chez le champignon que nous déterminons ainsi ; nous n'en avons pas davantage trouvé chez *L. gueguenii*.

Dans le même travail SINGER utilise le caractère présence ou absence de boucles pour classer les espèces à chapeau non strié, plus précisément pour délimiter les *Leucoagaricus* par rapport aux *Eu-Leucocoprinus* de LOCQUIN ; il retire de ces *Eu-Leucocoprinus* pour les transférer dans les *Leucoagaricus*, les *L. badhamii* et *naucina* (= *pudica*, sensu Locquin, non *naucina* sensu Locquin, devenu plus tard *L. heimii*), espèces pour lesquelles LOCQUIN avait indiqué antérieurement (1945) que les hyphes sont dépourvues de boucles, comme celles de *L. holosericea*, espèce voisine de *L. naucina*. SINGER ne laisse plus alors dans les *Eu-Leucocoprinus* de LOCQUIN que des *Proceri* de FRIES, pour lesquelles il crée son genre *Macrolepiota*.

On remarquera que les *L. naucina* et *badhamii*, espèces à chapeau plus ou moins charnu, dont la spore rappelle celle de plusieurs espèces à chapeau strié, comme *L. lutea*, par la présence d'une medulla porique se colorant fortement en rouge-pourpre par le bleu de crésyl, s'en rapprochant également par l'absence de boucles.

Dans les descriptions d'espèces publiées en 1945, LOCQUIN précise qu'il a trouvé des boucles chez diverses *Proceri*, notamment *L. procera*, *mastoidea* et *gracilenta*. *L. excoriata* et une autre *Proceri* qu'il rapporte à *L. rubescens* Vel., en la rapprochant de *excoriata*, semblent l'avoir embarrassé. A propos de *rubescens* il écrit en 1945 « Hyphes grêles du pied ne possédant pas de vraies boucles » ; plus tard (1951) il écrit, à propos de cette même *rubescens* : « Hyphes grêles du pied ne semblant pas posséder de boucles de façon constante (inconstance ou pseudoinconstance) et du *L. excoriata* typique : « Hyphes non bouclés (toujours ?) ». A la lecture de ses descriptions de 1951 il est facile de comprendre pourquoi LOCQUIN n'a pas cru bon de séparer automatiquement dans deux sous-genres différents les espèces avec ou sans boucles ; il n'a pu trouver de boucles à *permixtus* et *prominens*, deux espèces ayant l'aspect de *procerus*, la première ayant même le pied tigré comme elle.

(à suivre)

Département de Biologie végétale,
Université Claude-Bernard (Lyon I) 69621 Villeurbanne.