

BULLETIN MENSUEL
DE LA
SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

FONDÉE EN 1822

RECONNUE D'UTILITÉ PUBLIQUE PAR DÉCRET DU 9 AOÛT 1937
des SOCIÉTÉS BOTANIQUES DE LYON, D'ANTHROPOLOGIE ET DE BIOLOGIE DE LYON
REUNIES

et de leurs GROUPES REGIONAUX : ROANNE, VALENCE, etc.

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

TRESORERIE :

T A R I F

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

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

SOMMAIRE

H. MARION. — Les Pompiles de la Nièvre (<i>Hymenoptera</i>)	313
R. DAJOZ. — Une espèce nouvelle de l'Inde du genre <i>Sarothrias</i> Grouvelle (Coléoptères, <i>Sarothriidae</i>)	322
R. DAJOZ. — Présence du genre <i>Cupes</i> Fabr. (Coléoptères, <i>Cupesidae</i>) en Indochine	324
Ph. RICHOUX. — Description du mâle de <i>Siettitia arenionensis</i> : Coléoptère <i>Dytiscidae</i> phreatobie trouvé dans la région lyonnaise	389
M. FAURE-RAYNAUD et F. H. JACOB. — Microflore de la litière du sapin <i>Abies alba</i> Mill.: Bactéries et levures	392
R. KÜHNER. — Les grandes lignes de la classification des Agaricales, Plutéales, Tricholomatales	325

En 1949 SINGER fait remarquer que l'on trouve toujours un certain nombre de cloisons sans boucles chez les *Macrolepiota*, notamment aux hyphes du revêtement piléique ; il recommande de rechercher les boucles aux hyphes grêles de la surface du stipe, comme le faisait LOCQUIN, ou, de préférence, aux hyphes de la partie interne cotonneuse de l'anneau ; il écrit qu'avant d'affirmer qu'une espèce est dépourvue de boucles, il peut être malgré tout nécessaire de pratiquer des observations soignées et prolongées, l'expérience lui ayant montré que des erreurs peuvent facilement être commises ; c'est ainsi qu'en 1943 il disait n'avoir pas trouvé de boucles aux hyphes de l'anneau de *L. procera*, espèce qu'il a classée ultérieurement parmi les Lépiotes présentant des boucles.

Dans de telles conditions il est difficile de comprendre comment, sous prétexte que *L. excoriata* serait dépourvue de boucles, SINGER a pu éloigner cette espèce des autres *Proceri* en la plaçant dans les *Leucoagaricus*. Pour nous ce transfert est hautement artificiel ; il l'est même si manifestement que SINGER a créé pour elle, dans le genre *Leucoagaricus*, une section spéciale *Macrospori*, essentiellement caractérisée par les grandes dimensions des spores, qui sont précisément celles de nombre de *Proceri* bouclées, et qui l'opposent à la majorité des *Leucoagaricus*. *L. excoriata* était d'ailleurs la seule espèce que SINGER connaissait alors dans cette section. Si l'absence de boucles signalée par LOCQUIN chez *permixtus* et *prominens* est réellement totale, ces espèces trouveraient place dans cette section et apporteraient la preuve indiscutable qu'il est artificiel de ne ranger dans les *Macrolepiota* que des espèces bouclées puisque, selon LOCQUIN ces deux espèces ont l'aspect de *procera*.

Dès 1946 nous avons recherché les boucles sur le mycélium en culture de quelques Lépiotes, mycélium dont nous nous sommes assuré qu'il était secondaire, car il présentait deux noyaux par article, même dans les articles terminaux. Chez *L. cristata*, il y a une boucle à chaque cloison (boucles dites constantes) ; chez *L. naucina* et *lutea* nous n'avons repéré aucune boucle ; chez *L. procera* et *excoriata*, certaines cloisons seulement étaient bouclées, d'autres, du même mycélium, étaient dépourvues de boucles (boucles dites inconstantes) : chez *procera* nous avons remarqué que les boucles se trouvent de préférence sur les gros axes principaux, les rameaux plus grêles en étant souvent dépourvus. Il ne faut donc pas se borner à distinguer des espèces bouclées et des espèces sans boucles, comme on le fait trop souvent dans les ouvrages de systématique ; entre ces deux catégories extrêmes se situent en effet des espèces à boucles plus ou moins nombreuses ou plus ou moins rares.

Si nous revenons à la coupure *Leucoagaricus*, dont un caractère essentiel est, selon son auteur, l'absence de boucles, nous constatons que des espèces telles que *L. naucinus* et *L. badhamii*, qui y ont été introduites par SINGER, ont un pore très facile à mettre en évidence car sa medulla, très développée, se colore en rouge-pourpre par le bleu de crésyl, alors que les espèces qui y étaient placées par LOCQUIN, comme *L. macrorrhizus* (type) et *sublittoralis* n'ont pas de medulla métachromatique.

On peut s'étonner, dans ces conditions, que SINGER n'ait pas songé, dès 1949, à verser dans les *Leucoagaricus*, les *L. georginae* et *serena* qui, à l'époque, étaient au moins présumées sans boucles ; en effet, dès 1934 nous avons précisé que la première de ces espèces est dépourvue de boucles et en 1936 nous écrivions que la seconde en semblait dépourvue ; nous avons vérifié depuis qu'elle l'est effectivement.

L. georginae a été transféré par SINGER dans les *Leucoagaricus* à partir de 1962.

L. serena, encore maintenu par cet auteur en 1962 dans le genre *Lepiota* sensu restricto, est transféré en 1975 dans un genre *Pseudobaeospora* Singer. **Pseudobaeospora** a été créé en 1942 par SINGER pour une seule espèce *P. oligophylla* (Sing.) Sing. Il s'agit d'un champignon que SINGER avait originellement placé (1938) dans le genre *Baeospora* Sing. ayant pour type *B. (Collybia) myosura*, et qui est au moins fort voisin de *Collybia pillodii* QuéL., tel que nous l'avons redécrit en 1954. Comme *C. pillodii* à notre sens, *P. oligophylla* ne montre pas la moindre trace d'anneau ou de toute autre sorte de voile sous-tendu, même lorsqu'il est très jeune et frais comme le précise SINGER. Ces (? deux) *Pseudobaeospora* diffèrent des *Baeospora* par le fait que la paroi sporique, au lieu d'être amyloïde, comme elle l'est chez *Baeospora*, est pseudoamyloïde, ou si l'on préfère dextrinoïde, et que les hyphes sont dépourvues de boucles. Concernant ce dernier caractère il faut être fort prudent avant de lui accorder une importance systématique, car les carpophores de *C. pillodii* étudiés par nous étaient parthénogénétiques.

C'est peut-être à cause du caractère dextrinoïde de la paroi sporique qu'en 1962 SINGER a placé les *Pseudobaeospora* dans les *Lepioteae*, juste après les *Lepiota*, bien qu'ils soient dépourvus de toute trace de voile initialement sous-tendu. Nous ne pouvons absolument pas comprendre pourquoi, en 1975, il a versé les *Lepiota* de la section *Sericellae* dans son genre *Pseudobaeospora*, en ne les séparant même pas de *P. oligophylla* et *P. pillodii* dans une section particulière. Tel que finalement élargi par son auteur *Pseudobaeospora* est distingué de *Lepiota* sensu restricto par le fait que le revêtement piléique est formé d'hyphes filamenteuses couchées ; il est clair que ce dernier type de revêtement est trop répandu dans toutes sortes d'*Agaricales* pour que l'on puisse lui attribuer la moindre importance lorsqu'il s'agit de juger de l'affinité des *Sericellae* avec les *Pseudobaeospora* tels que SINGER les concevait en 1962.

En résumé la coupure *Pseudobaeospora*, telle que conçue par SINGER en 1975, nous apparaît comme un ramassis remarquablement hétéroclite, un ramassis absolument inadmissible.

Il est nécessaire d'en exclure les *Lepiota* de la section *Sericellae*, comme *L. serena*, qui doit être versé dans la coupure *Leucoagaricus*. Nous venons de vérifier que *L. rubens*, également dépourvue de medulla colorable par le bleu de crésyl, ne présente pas non plus de boucles ; c'est évidemment encore un *Leucoagaricus* au sens de SINGER.

La définition donnée par FRIES de sa section *Annulosi* convient à notre avis de façon si satisfaisante à l'ensemble des deux coupures *Leucocoprinus* et *Leucoagaricus* au sens de SINGER, qu'il nous paraît raisonnable de les réunir en une seule, sous l'étiquette *Leucocoprinus*, s'opposant à *Macrolepiota*.

En résumé, nous pensons que les sections *Procerae*, *Annulosae* et *Clypeolariae*, telles que définies dans la « Flore analytique », sont parfaitement naturelles et que leur ensemble forme un tout trop homogène pour qu'il soit raisonnable de l'écarteler en plusieurs genres, comme l'a fait, par exemple, SINGER.

Aux Mycologues qui seraient tentés de le faire, nous conseillerons de réduire le nombre de ces genres au minimum, de la façon suivante :

Verser toutes nos *Annulosae* dans un même genre **Leucocoprinus** Pat., comprenant à la fois les *Leucocoprinus* au sens strict, c'est-à-dire les espèces coprinoïdes et les *Leucoagaricus*, plus charnus.

Faire de notre section *Procerae* le genre **Macrolepiota** Sing.

Laisser les *Clypeolariae* dans un genre **Lepiota**, sensu restricto.

Il serait sans doute préférable d'appeler **Lepiota** sensu Earle les *Macrolepiota* de SINGER car, à propos du choix d'une espèce type du genre *Lepiota*, DONK (1949) a très justement écrit : « The selection of any species other than *Agaricus procerus* is objectionable ». Dans ce cas *Lepiota* sensu restricto devrait s'appeler **Lepiotula** (Maire) Locquin ex Horak, 1968. R. MAIRE (1933) rangeait dans un sous-genre *Lepiotula* toutes les Lépiotes autres que les espèces porées et les *Cystoderma*. LOCQUIN réduisait *Lepiotula* aux espèces à spores éperonnées.

III. SCHULZERIA BRES., UN GENRE VRAISEMBLABLEMENT NON DISTINCT DE LEPIOTA.

En 1886 BRESADOLA a créé un genre **Schulzeria** pour deux champignons récoltés par SCHULZER dans des jardins de Slavonie : *S. rimulosa* Schulz. et Bres. et *S. squamulosa* Schulz. et Bres., qui sont tous deux décrits comme ayant le stipe « a pileo discretus ». Par là, comme par les autres caractères indiqués dans la diagnose du genre (Lames libres ; chapeau charnu ; stipe central, sans volve ; spores hyalines ; terrestres), ces champignons semblent fort proches des Lépiotes, dont les distinguerait seulement l'absence d'anneau sur le stipe.

On peut douter que ces champignons n'aient jamais eu de voile sous-tendu car l'une des espèces, *S. squamigera*, qui évoque pas mal une Lépiote par son chapeau moucheté de squamules brunes sur fond blanchâtre, a le stipe semé (sur une grande longueur d'après l'icône) de squamules de même couleur, comme diverses *Clypeolariae*. L'autre espèce, *S. rimulosa*, semble avoir le chapeau et le stipe entièrement nus et blanchâtres.

Les spores sont petites $\times 3-4 \mu\text{m}$.

HORAK (1968) n'a pu repérer de spécimens de *Schulzeria* dans les exsiccata de BRESADOLA.

IV. UNE LEPIOTE CLASSEE PAR FRIES DANS SA COUPURE ARMILLARIA ET LA NON VALEUR DU GENRE CHAMAEMYCES EARLE.

Comme le genre *Mucidula*, créé par PATOILLARD en 1887, le genre **Chamaemyces**, créé par EARLE en 1909, a pour origine la section des *Armillaria* que FRIES a appelée « *Collybiae annulatae* », car il la définissait par la consistance plus ou moins cartilagineuse du stipe.

PATOILLARD a pris comme type de *Mucidula* la plus connue des espèces de cette section, *Ag. mucidus*, et il a défini microscopiquement ce genre par : « spores sphériques, lisses, volumineuses ». C'est pourquoi EARLE a choisi, comme type de *Chamaemyces*, une autre *Collybiae annulatae*, *Ag. fracidus*, mais il faut reconnaître que la définition qu'il donne de son nouveau genre ne diffère en rien de la définition friesienne des *Collybiae annulatae*, et qu'elle ne saurait donc suffire à caractériser *Chamaemyces*.

A l'heure actuelle, ce genre n'est guère représenté sur l'ensemble du globe que par *Ag. fracidus*, qui a pour synonyme *Lepiota irrorata* Q. et *Lepiota demisannula* (Secr.) au sens de RICKEN, qui ne cite pas *irrorata* dans sa Flore. Si ces synonymies ont longtemps échappé, c'est certainement parce que, ni QUÉLET, ni RICKEN, n'ont eu l'idée de chercher leur champignon dans les *Armillaria*, à cause de ses lames souvent pratiquement libres, et encore moins dans les *Collybiae annulatae*, le stipe de *fracidus* étant simplement ferme, comme FRIES l'écrivit lui-même, et non cartilagineux.

QUÉLET avait placé *irrorata* dans sa section *Viscosae* du genre *Lepiota*, où il rangeait également *Ag. guttatus* (= *lenticularis*) et *Ag. illinitus*, mais dont il excluait curieusement *Ag. gliodermus*, pour le transférer dans les *Armillaria*. Il faut noter que QUÉLET, qui dit le chapeau d'*irrorata* couvert de gouttelettes limpides et fugaces, n'indique pas qu'il soit visqueux ; il est probable que s'il a placé *irrorata* dans les *Viscosae*, c'est en grande partie parce que, comme dans ses autres *Viscosae*, son revêtement piléique ne se rompt pas en écailles, alors qu'il le fait dans la majorité des Lépiotes sèches.

Quoiqu'il en soit R. MAIRE a montré que la trame des lames de *irrorata* n'est pas bilatérale, mais qu'elle est régulière et que, par suite, cette espèce ne peut être rangée dans le même genre que les *Ag. lenticularis* et *illinitus*.

C. fracidus (= *irroratus*) est bien plus proche des Lépiotes de la section friesienne *Clypeolarii*. D'abord ce champignon présente une odeur forte, qui rappelle beaucoup celle d'une espèce de cette section : *L. cristata* ; ensuite son stipe est guêtré par le voile universel comme celui des *Clypeolarii* en général ; comme chez nombre de celles-ci ce voile se rompt en squamules ou flocons bruns ; il arrive que ce voile infère se termine supérieurement par un étroit anneau membraneux ascendant, dont la partie supérieure est rattachée au stipe par une légère cortine, exactement comme l'anneau de *L. cristata*, mais très souvent l'anneau s'oblitére complètement.

Par sa structure microscopique, le revêtement piléique de *C. fracidus* rappelle celui de diverses *Clypeolariae*, notamment de *L. cristata* ou *lilacea*. En effet, en 1936, nous avons indiqué qu'il est hyméniforme. En 1954, LOCQUIN a précisé, en mentionnant des piléocystides à peine émergentes, prenant fortement le bleu de crésyl et à contenu vite nécrosé et brunâtre. Dans nos notes inédites nous avons remarqué que sur la coupe radiale du chapeau, les cellules fondamentales du revêtement hyméniforme sont incolores, mais que ce revêtement est traversé par d'innombrables hyphes à contenu jaunâtre, dont certaines saillantes en poils, d'autres guère ; nous avons d'autre part observé, sur les scalps dont la structure est manifestement celluleuse, que traînent au-dessus du revêtement, des hyphes longuement cylindracées $\times 3.5-4.5 \mu\text{m}$, bouclées, à contenu jaunâtre ou jaune-brun, comme figé, qui représentent sans doute les restes d'un voile universel inné.

C. fracidus s'éloigne des Lépiotes typiques par des caractères d'ordres divers.

Macroscopiquement il s'en éloigne par le fait que le revêtement du chapeau reste continu, qu'il ne se rompt pas en écailles, par son stipe peu ou non distinct du chapeau et par ses lames parfois légèrement adnées ; d'ailleurs si les lames sont parfois arrondies au stipe, il arrive qu'elles soient émarginées (Fig. 62), comme l'a noté QUÉLET pour son *irrorata*, et que leur profil rappelle alors davantage celui des lames d'un *Tricholoma* que d'une Lépiote. C'est certainement parce que FRIES a reconnu que le stipe de *fracidus* est confluent avec l'hyménophore qu'il a placé *fracidus* dans les *Armillaria* plutôt que dans les *Lepiota*. Dans cet ordre d'idées, il n'est pas inutile de rappeler que J. E. LANGE, qui identifiait ce champignon à *L. irrorata*, en ignorant que ce binôme est synonyme de *Armillaria fracidata*, a transféré *L. irrorata* dans le genre *Armillaria*, en faisant remarquer que le tissu du chapeau n'est pas distinct de celui du stipe ; c'est sans doute pourquoi il ajoutait que les Lépiotes les plus proches semblent être les *Cystoderma*, opinion que nous ne saurions partager. Il est cependant permis de se demander pourquoi FRIES, qui a placé *fracidus* dans ses *Armillaria*, n'y a pas également placé ses *Granulosae* puisqu'il a insisté sur le fait que leur stipe est plus ou moins confluent avec le chapeau et que leurs lames peuvent être adnées.

Si l'on attribue à ces caractères une importance primordiale, on est conduit à l'idée que *C. fracidus* est, comme les *Granulosae*, intermédiaire entre les genres *Lepiota* et *Tricholoma*. Si l'on est tenté d'éloigner *fracidus* des *Lepiota* sur la base de tels caractères, on fera bien de ne pas oublier que, selon LOCQUIN (1945) le stipe est confluent avec le chapeau dans plusieurs Lépiotes de la section *Clypeolariae* et que, parmi nos récoltes personnelles de *Clypeolariae* typiques, s'en trouvent deux chez lesquelles les lames étaient distinctement adnées. Nous avons d'ailleurs montré que, comme les *Granulosae*, *C. fracidus* a les spores



Fig. 62. — *Lepiota fracidus* (= *irrorata*). Coupes axiales de carpophores et pleurocystides.

binucléées de la plupart des Lépiotes typiques, alors que dans la majorité des espèces de *Tricholoma* les spores sont uninucléées.

Microscopiquement *C. fracidus* s'éloigne des Lépiotes typiques par la présence de pleurocystides (Fig. 62) et par les caractères de la paroi des spores. Concernant les pleurocystides, il ne faut cependant pas oublier qu'en 1954 LOCQUIN a prétendu qu'une espèce voisine, qu'il rapporte, évidemment à tort, à *demisannula* sensu Ricken, se distingue de *fracidus* par le fait que les pleurocystides et les cheilocystides sont très rares ou absentes. Concernant la paroi sporique rappelons que, dès 1932 MÉRROD signalait que si celle des Lépiotes est très souvent pseudoamyloïde, celle de *L. irrorata* ne l'est pas.

Dans la « Flore analytique », où nous avons admis une section *Lepiotellae* pour la seule *Lepiota irrorata*, nous avons proposé une section *Integrellae* pour la seule *Lepiota rufipes*. Bien que cette dernière espèce ressemble beaucoup plus par son allure à *L. seminuda* qu'à *L. irrorata*, dont elle diffère aussi par l'absence de pleurocystides, il est évident qu'elle présente en commun avec elle d'assez nombreux caractères, et notamment, comme nous l'indiquions dans la « Flore analytique », le fait que le revêtement piléique, typiquement hyméniforme, reste entier jusqu'à la fin, c'est-à-dire ne se rompt pas en écailles comme le fait celui des Lépiotes les plus typiques, et par les faibles dimensions des spores (au plus $5 \times 3 \mu\text{m}$). En 1972 nous avons ajouté que la paroi sporique de ces deux espèces n'est pas dextrinoïde, qu'elle ne gonfle pas par le procédé ammoniacocétique, et qu'elle se colore en pourpre ou pourpre violacé par le bleu de crésyl dans toute son épaisseur.

A la lecture de cette énumération de caractères communs aux deux espèces, on comprend qu'en 1975, SINGER se soit demandé s'il ne faudrait pas verser *L. rufipes* dans le genre *Chamaemyces*. La différence dans le stock nucléaire de la spore de *L. irrorata* (2 noyaux) et de *L. rufipes* (1 noyau) ne saurait être considérée comme un argument sérieux contre cette manière de voir car nous avons montré que deux Lépiotes authentiques, placées par nous dans la section *Clypeolariae*, diffèrent l'une de l'autre par ce type de caractère ; il s'agit de *L. lilacea* (2 noyaux) et de *L. parvannulata* (1 noyau), deux espèces qu'en 1972 nous avons rapprochées l'une de l'autre dans une sous-section *Parvannulatae*, à cause de leur paroi sporique non dextrinoïde, ne gonflant pas par le procédé ammoniacocétique, mais se colorant en pourpre ou pourpre violacé par le bleu de crésyl, apparemment dans toute son épaisseur.

On aura remarqué que ces caractères de la paroi sporique sont précisément ceux de *L. irrorata* et de *L. rufipes*, de sorte que nous ne disposons actuellement d'aucun caractère permettant d'admettre un genre *Chamaemyces* distinct du genre *Lepiota*.

PSALLIOTEAE Fayod.

Agaricus L. ex Fr.

sensu Karsten, non Fries.

I. HISTORIQUE DE LA DELIMITATION ET DE LA DENOMINATION DU GENRE.

A cause de la couleur de la sporée et de la présence d'un anneau sur le stipe les champignons pour lesquels FRIES devait créer, en 1849 sa coupure *Stropharia* étaient inclus dans sa coupure *Psalliota*, non seulement lorsque son auteur l'a créée dans *Systema*, mais encore dans *Epicrasis*.

Dans ce dernier ouvrage les *Psalliota* sont divisés en deux sections :

Lepiotideae. Hyménophore distinct du stipe. Lames absolument libres.

Pholiotidei. Hyménophore en continuité avec le stipe. Lames plus ou moins adnexes.

A partir de *Monographia*, la coupure *Psalliota* ne comprend plus que les espèces de la première section ; les espèces de la seconde forment la coupure *Stropharia*.

En 1871 KUMMER a élevé *Psalliota* à la dignité générique, mais dans le sens de FRIES (*Epicr.*), c'est-à-dire comprenant les *Stropharia*.

On a parfois considéré que *Psalliota* doit être remplacé par *Pratella* (Pers.) ex S. F. Gray, ce dernier auteur ayant proposé *Pratella* comme genre en 1821, alors que FRIES n'avait pas encore publié *Psalliota*, qu'il n'a d'ailleurs jamais considéré que comme sous-genre de *Agaricus*. Il faut remarquer, à ce sujet, que si les *Pratella* de Gray comprennent deux *Psalliotés*, ils comprennent également un *Stropharia* (*Ag. aeruginosus*) et deux *Hypholoma* (*Ag. lateritius* et *fascicularis*).

Les discussions concernant la priorité de *Pratella* sur *Psalliota* sont sans objet si l'on décide d'appeler *Agaricus* les *Psalliota* de FRIES comme on le fait généralement aujourd'hui, à la suite de KARSTEN.

Quand KARSTEN (1879) entreprit le démembrement systématique de nombre de coupures friesiennes, il lui parut raisonnable de conserver à l'un des produits du démembrement d'une coupure le nom de celle-ci.

C'est ainsi qu'il a conservé l'étiquette *Agaricus* pour désigner l'un des produits du démembrement de l'énorme genre *Agaricus* de FRIES, produit correspondant aux *Psalliota* tels que les a conçus finalement cet auteur. C'est également ainsi que, lorsqu'il a démembré les *Hygrophorus* de FRIES en 3 genres distincts, correspondant d'ailleurs exactement aux trois grandes divisions établies par FRIES dans ses *Hygrophorus*, il a conservé l'étiquette *Hygrophorus* pour l'un de ces genres, celui correspondant aux *Limacium* de FRIES. Cette manière de faire, que les Règles actuelles de Nomenclature ont rendue obligatoire, est évidemment génératrice de confusions. On sait qu'actuellement, si certains auteurs admettent la scission de *Hygrophorus* au sens de FRIES en 3 genres distincts, d'autres conservent intact le genre *Hygrophorus*, de sorte que, lorsqu'on évoque *Hygrophorus*, on ne peut savoir, à priori, s'il s'agit d'*Hygrophorus* au sens large de FRIES, ou simplement de la coupure *Limacium* de cet auteur. Concernant l'étiquette *Agaricus*, une telle ambiguïté ne saurait heureusement subsister car il y a longtemps que personne ne prend plus *Agaricus* au sens large de FRIES ; mais la substitution de l'étiquette *Agaricus* à l'étiquette *Psalliota* présente cependant encore un inconvénient, qui a été souligné en 1889 par FAYOD. Cet auteur qui, assez souvent, a suivi la manière de faire de KARSTEN, en particulier pour le genre *Hygrophorus*, a fait une exception pour nos actuels *Agaricus*, qu'il persistait à appeler *Psalliota*, justifiant cette exception dans les termes suivants : « Il ne paraît pas que le temps soit encore venu de réserver le nom d'*Agaricus* aux champignons de ce genre, car tant que l'on est si peu renseigné sur les vraies affinités des espèces, il est pratique d'avoir le nom vague d'*Agaricus* pour les désigner en général ».

Bien que la Mycologie systématique ait fait de grands progrès depuis la période de FAYOD, sa remarque conserve encore une partie de sa valeur. Aussi, bien que nous conformant ici aux actuelles règles de Nomenclature, qui obli-

gent à remplacer *Psalliota* par *Agaricus*, nous continuerons à utiliser *Agaricus* au sens friesien au cours des discussions relatives à la position systématique d'espèces pour lesquelles celle-ci a été ou reste encore discutée ; dans de tels cas nous ne l'utiliserons qu'en abrégé par *Ag.* (exemple *Ag. cucumis*). Pour les Psalliotés, nous abrègerons *Agaricus* par *A.* (exemple *A. arvensis*).

II. DIFFERENCES ET RESSEMBLANCES ENTRE PSALLIOTES ET LEPIOTES.

A. CARACTERES DES SPORES.

La différence la plus frappante entre Psalliotés et Lépiotes résidant dans la pigmentation de la paroi sporique, il est naturel de rechercher si, par d'autres caractères, la paroi sporique des Psalliotés diffère de celle des Lépiotes.

Si PATOILLARD croyait que, d'une façon générale, les spores des Psalliotés présentent un pore germinatif, il est certain que nombre d'espèces de ce genre en sont dépourvues ; cette assertion repose, non seulement sur des observations en photonique, mais aussi sur l'étude des clichés d'électronique de coupes ultrafines de spores réalisées sur 3 espèces du genre par CAPELLANO (inédit).

Ces clichés (Fig. 63) montrent que la paroi sporique des *Psalliotés* (de *A. augustus* notamment) présente une architecture complexe, qui n'est pas sans rappeler celle des *Pluteaceae* (= *Volvariaceae*). En dedans d'un myxosporium très mince, dont les restes ébauchent parfois une fine pellicule ectosporique, se trouve un eusporium formé de deux couches, toutes deux épaisses. Tantôt l'externe est plus opaque que l'interne, tantôt c'est l'inverse ou elles sont d'opacités fort peu différentes. Sur une même lame on peut trouver que ces deux couches sont en contact étroit, un matériau plus opaque se trouvant parfois accumulé à leur limite, ou qu'elles sont séparées par une ligne claire (? décollement). Ces deux couches représentent-elles respectivement une épispore et une endospore, comme chez les *Pluteus*, ou doivent-elles être considérées comme faisant partie toutes deux de l'épispore (épispore externe et épispore interne), comme chez les Lépiotes ? Il est difficile d'en décider, car dans les espèces étudiées par CAPELLANO, il n'y a aucune trace de pore germinatif, ce qui accentue la ressemblance avec les *Pluteus*.

La paroi sporique décolorée par traitement potassique et observée en photonique dans une solution diluée d'acide acétique, se montre triple, comme celle d'une foule de champignons chromosporés, *Bolétales* et *Agaricales*, de familles variées : sous une mince pellicule externe réfringente se trouve une épispore relativement épaisse, mais peu réfringente, et enfin, à l'intérieur, une endospore réfringente plus ou moins mince.

Pendant longtemps nous avons cru que l'on ne rencontre pas, dans le genre *Psalliota*, de parois sporiques aussi complexes que celles de nombre de Lépiotes. Nous avons changé d'opinion après étude en photonique, des spores relativement volumineuses de *A. augustus*, plus ou moins décolorées par une lessive de KOH à 3 %, agissant à la température de 60° C ; les meilleures images ont été observées dans l'ammoniaque ou le rouge Congo ammoniacal, après traitement potassique ne dépassant pas une heure.

Dans ces conditions, la paroi sporique de *A. augustus* montre deux couches, dont l'interne plus réfringente que l'externe, qui l'est fort peu, si peu qu'elle risque d'échapper sur des préparations ayant subi un traitement potassique trop prolongé. La couche externe est nettement gonflée, surtout dans la partie infé-

rière de la spore ; un traitement ultérieur par l'acide acétique ne la gonfle pas davantage, mais permet de voir plus nettement, grâce à la forte réfringence

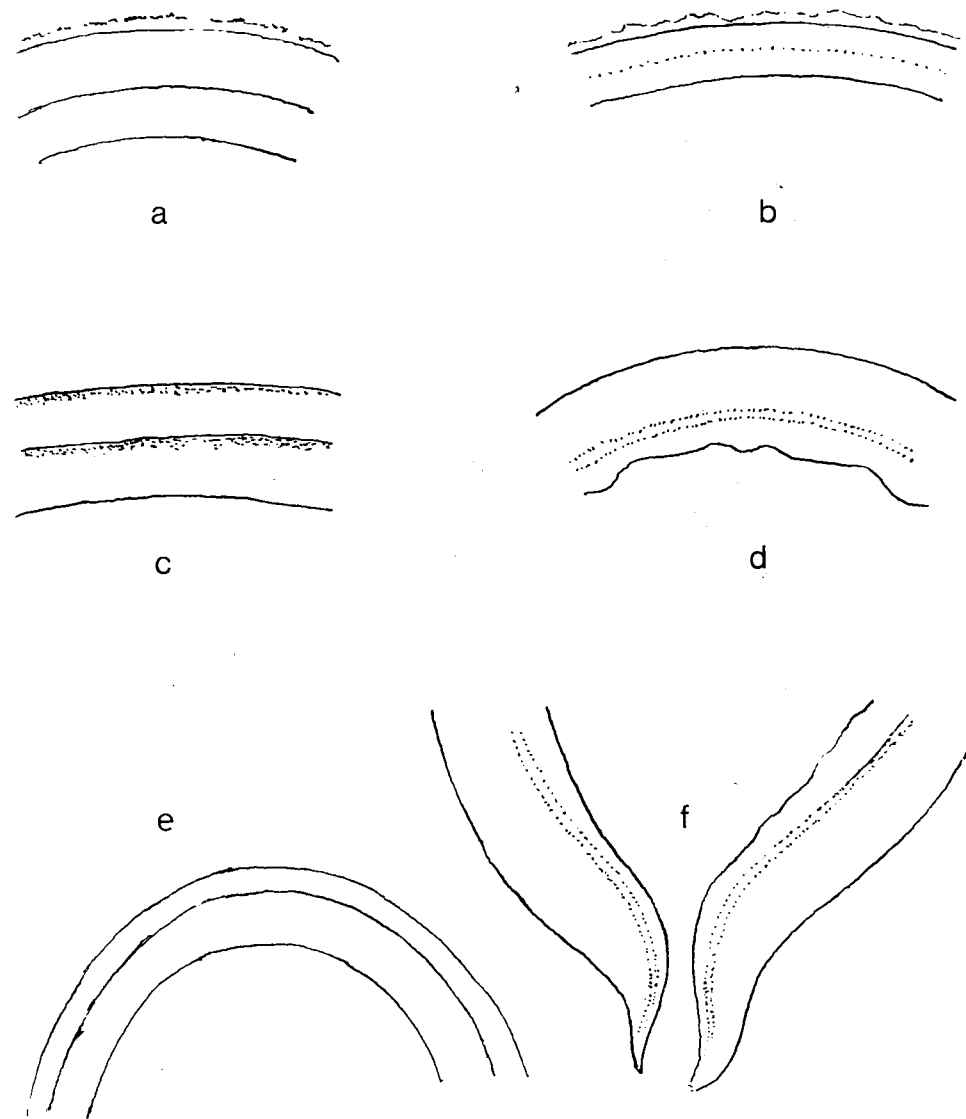


Fig. 63. — Coupes ultrafines de spores d'*Agaricus* (= *Psalliota*) examinées en électronique (Schémas exécutés d'après les clichés inédits de CAPELLANO).

On reconnaît facilement les deux couches épaisses de l'eusporium, qui tendent à se séparer l'une de l'autre en (d) et (f). En (a) et (b) on reconnaît, au-dessus de l'eusporium, les restes du *myxosporium*. En (e) : coupe passant par le sommet de la spore, montrant que les deux couches de l'eusporium s'y poursuivent sans modification aucune (*aucune ébauche de pore germinatif*). En (f) : coupe passant par l'apicule ; le bouchon apiculaire n'est pas encore formé ; les deux couches de l'eusporium participent à la constitution de la paroi de l'appendice apiculaire. (Comparer CLÉMENÇON, 1978).

qu'elle prend alors, la très fine enveloppe myxosporiale qui la revêt extérieurement et qui forme la surface de la spore.

Il est infiniment probable que les deux couches qui se trouvent sous l'enveloppe myxosporiale correspondent aux deux couches dont la microscopie électronique a révélé l'existence à CAPELLANO.

Sur nombre de spores, la plus interne de ces deux couches, semble aussi la plus interne de toute la paroi, de sorte que l'on est tenté de la considérer comme une endospore. Nous doutons quelque peu qu'il s'agisse d'une véritable endospore pour plusieurs raisons : d'abord elle est distinctement brunâtre sur du matériel n'ayant pas subi un traitement potassique trop prolongé ; ensuite elle n'a jamais la réfringence remarquablement forte des véritables endospores, qui apparaissent brillantes après traitement potassique ; enfin, sur certaines spores, nous avons vu, entre elle et le cytoplasme, une pellicule plus réfringente et plus congophile, qui, malgré ces caractères, échappe facilement parce qu'elle est incomparablement plus mince que les deux couches qui l'enveloppent.

Des frottis de *A. augustus*, colorés par la méthode de Giemsa, ont montré, sur les spores immatures, dont la paroi n'était pas encore brune, une fine endospore métachromatique, tranchant en pourpre sur les couches extérieures plus ou moins incolores, exactement comme chez nombre de *Lépiotes* ; sur ces frottis de *A. augustus*, la partie de la paroi située à l'extérieur de cette fine enveloppe métachromatique, présentait, au milieu de son épaisseur, une subtile ligne sombre la coupant en deux couches, qui sont sans doute les deux couches eusporiales vues en électronique par CAPELLANO.

Sur des spores immatures d'une demi douzaine d'espèces de *Psalliotés*, nous avons reconnu la présence d'une endospore métachromatique sur des frottis colorés selon Giemsa.

Affirmer que l'architecture de la paroi sporique des *Psalliotés* est comparable à celle des grandes *Lépiotes* nous paraît encore prématuré. Sans doute faut-il se contenter, pour l'instant, de voir si la paroi se comporte, en présence de divers réactifs, de la même manière dans les deux genres.

En travaillant sur des spores de *Psalliotés* décolorées par le traitement potassique, on constate que, dans les premiers stades d'une coloration par le *bleu coton* (ou le *wasserblau*) en solution acétique ou lactique, ce sont souvent les couches internes de la paroi qui se colorent les premières avec le plus d'intensité, comme chez les *Lépiotes* ; comme chez ces dernières, la coloration bleue s'étend souvent aux couches plus externes de la paroi et, dans nombre d'espèces, l'ensemble de la paroi devient d'un bleu outremer si intense qu'il est bientôt impossible de reconnaître sa stratification.

Décolorée par le traitement potassique, la paroi sporique des *Psalliotés* se colore souvent en brun-rouge en présence d'*acide acétique iodé* ; elle est dextrinoïde comme l'est celle de nombre de *Lépiotes*. Il arrive que la dextrinoïdie de certaines spores soit plus marquée du côté interne, mais, en général, elle s'étend aux couches plus externes de la paroi. Dans nombre d'espèces la dextrinoïdie n'est frappante que sur certaines spores d'une préparation. On peut affirmer que la paroi est très précocement dextrinoïde ; les spores jeunes, dont la paroi est encore mince et froissable, le sont toujours nettement ; il n'est pas rare que la dextrinoïdie soit encore accusée chez des spores ayant atteint leurs dimensions définitives, mais il est fréquent qu'elle s'atténue beaucoup ou disparaisse chez les spores mûres, notamment chez celles qui, après traitement potassique, montrent une grosse goutte huileuse à l'intérieur. Par là, les *Psalliotés* s'écartent

des Lépiotes, la dextrinoïdie de la paroi sporique de ces dernières subsistant chez les spores mûres.

Une autre différence réside dans le fait que la paroi sporique des Psalliotés ne gonfle pas remarquablement par le procédé ammoniacocétique.

En conclusion on peut dire que la paroi sporique des Psalliotés diffère de celle des Lépiotes par des caractères autres que la pigmentation naturelle.

B. CARACTERES DU CARPOPHORE.

Concernant les caractères morphologiques du carpophore, les ressemblances entre Psalliotés et Lépiotes sont bien connues.

1°. LES RAPPORTS ENTRE LE STIPE, LE CHAPEAU ET LES LAMES.

On sait que, chez les Psalliotés comme chez les Lépiotes, les lames sont absolument libres, indépendantes du stipe, et que celui-ci est séparable du chapeau.

Ces ressemblances ne suffisent pas pour affirmer que ces deux ensembles sont parents ; elles indiquent simplement qu'ils ont atteint, à ce point de vue, un degré d'évolution comparable ; en effet, les *Pluteus*, qui ne présentent, avec les *Psalliota* et les *Lepiota* que des affinités assez lointaines, présentent ces mêmes caractères.

2°. LES VOILES.

Encore moins que les similitudes de rapports entre stipe, chapeau et lames, les similitudes dans les caractères des voiles ne sauraient garantir la parenté entre Psalliotés et Lépiotes.

La présence d'un anneau sur le stipe rapproche les Psalliotés des Lépiotes. Dans ces deux coupures son existence est liée à l'angiocarpie primaire du carpophore c'est-à-dire que si l'hyménophore (ici les lames) est enfermé dans une cavité close par l'anneau jusque vers la fin du développement, cela tient à ce qu'il est situé à l'intérieur du carpophore dès le moment où il s'ébauche à l'intérieur du minuscule primordium de ce dernier.

Comme nombre de Lépiotes, les Psalliotés sont des champignons bivélangiocarpes, c'est-à-dire qui possèdent à la fois un voile partiel et un voile universel ; leur bivélangiocarpie est particulièrement évidente chez les espèces, telles que *Agaricus laniger*, dont le voile universel présente une coloration brune qui le fait trancher sur la teinte du voile partiel et du stipe, et laisse des ceintures ou des flocons dans la partie inférieure de celui-ci.

L'angiocarpie primaire est un caractère évolué pour nous, primitif pour SINGER, non un caractère indiquant une parenté. Il est d'ailleurs inutile de rappeler qu'on le rencontre dans des familles fort diverses de champignons lamellés. La présence d'un anneau est un caractère primitif pour SINGER, moyennement évolué pour nous, que l'on retrouve dans nombre de genres sans affinité avec les Lépiotes ou les Psalliotés, *Amanita*, *Pholiota*, *Stropharia* par exemple. Quant à la bivélangiocarpie, elle se retrouve dans bien des champignons à anneau de familles autres que les *Agaricaceae*.

3°. AUTRES CARACTERES.

Dans la partie de cet exposé consacrée au développement du carpophore dans la famille *Agaricaceae*, nous verrons que le mode de développement des lames est le même chez les Psalliotés et chez les Lépiotes, mais que c'est aussi le mode de développement de loin le plus répandu dans l'ensemble des champignons lamellés, par conséquent qui ne saurait nous renseigner sur la parenté de ces deux genres ; il s'agit sans doute d'un caractère primitif.

Si les Psalliotés ressemblent à la plupart des Lépiotes par leur baside simplement claviforme, on ne saurait considérer ce caractère comme permettant d'affirmer la parenté de ces deux ensembles, car on le retrouve dans une foule d'autres genres, particulièrement de *Tricholomatales* ; il s'agit sans doute d'un caractère primitif.

Des ressemblances entre les hyphes des Psalliotés et celles de diverses Lépiotes traduisent au contraire un degré d'évolution avancée en ce qui les concerne ; nous y reviendrons dans la partie de cet exposé consacrée aux hypothèses phylogénétiques relatives à l'ensemble de la famille *Agaricaceae*.

4°. CONCLUSION.

Les caractères communs aux Lépiotes et Psalliotés que nous venons d'évoquer se retrouvent dans d'autres genres sans affinité avec ces deux ensembles ; ce sont sans doute des caractères correspondant à des niveaux d'évolution ayant pu être atteints dans des Phylums très différents et qui ne sauraient donc garantir que les Psalliotés sont des champignons proches parents des Lépiotes. Ce n'est finalement que l'accumulation de tels caractères qui nous porte aujourd'hui à rapprocher ces deux ensembles dans une même famille.

Le rougissement de la chair coupée, que l'on observe chez quelques espèces de Psalliotés et de Lépiotes, a été présenté par FAYOD comme un indice d'affinité entre ces deux ensembles ; il est possible qu'il faille lui accorder plus d'importance dans l'appréciation de parentés éventuelles qu'aux particularités que nous venons d'évoquer.

La découverte de *types intermédiaires* entre Lépiotes et Psalliotés serait évidemment la meilleure manière de démontrer la parenté entre ces deux ensembles. Pour affirmer l'affinité entre Lépiotes et Psalliotés, FAYOD se basait essentiellement sur l'existence de types qu'il prétendait intermédiaires, ceux de sa section β des *Psalliota*. C'est seulement dans sa section α de ce genre, section où la trame des lames serait régulière jusque dans l'âge, que les spores sont fortement colorées ; dans la section β , pour laquelle FAYOD ne cite que deux espèces, malheureusement critiques, la spore ne se colorerait que par la dessiccation. Selon FAYOD, les espèces de la section α ont un pore germinatif et la trame de leurs lames s'emmêle dans l'âge ; par là elles font penser aux Lépiotes de la section *Proceri* et à *Lepiota naucina*, à laquelle FAYOD les compare. Nous pensons que les soi-disant *Psalliota* de la section β ne sont en fait que des Lépiotes proches de *L. naucina* et qu'il n'y a pas, du moins en France, d'espèces pour lesquelles le classement dans l'un ou l'autre des genres *Agaricus* et *Lepiota* pose le moindre problème.

GENRES DE POSITION SYSTEMATIQUE DISCUTÉE.

Il s'agit du genre de leucosporés *Cystoderma*, et des genres de chromosporés *Phaeolepiota* et *Melanophyllum*.

Cystoderma Fayod, sensu Earle, non Fayod.

Ayant été l'un des premiers Mycologues à étudier systématiquement la structure de la surface du chapeau, FAYOD ne pouvait qu'être fortement impressionné par le fait que plusieurs espèces qu'il rangeait dans sa tribu *Lepioteae*, ont un voile universel formé uniquement de vésicules globuleuses ; on comprend que, dans un premier temps, il les ait réunies dans un même genre *Cystoderma*.

Aujourd'hui on exclue des *Cystoderma* de FAYOD, les types chromosporés à lames libres, qui constituent le genre *Melanophyllum*, et les types leucosporés à lames libres, qui constituent le genre *Cystolepiota* ; on réduit le genre de FAYOD à la section friesienne *Granulosi* des Lépiotes.

Comme nous l'avons rappelé au paragraphe II, A, 1°, de l'étude du genre *Lepiota*, FRIES caractérisait ses *Granulosi*, en partie par le fait que l'anneau est semblable à la cuticule piléique et initialement en continuité avec elle, que cet anneau ne résulte que de la rupture du voile universel initialement continu du chapeau au stipe (Fig. 64), qu'il est, autrement dit, *infère*, alors que, dans nombre de Lépiotes « vraies », il y a un anneau « propre ». Lorsque REIJNDERS écrit que les *Granulosi* sont monovélangiocarpes, alors que nombre d'autres Lépiotes sont bivélangiocarpes, il ne fait en somme que proposer une terminologie particulière pour opposer deux modes de développement que FRIES avait parfaitement distingués.

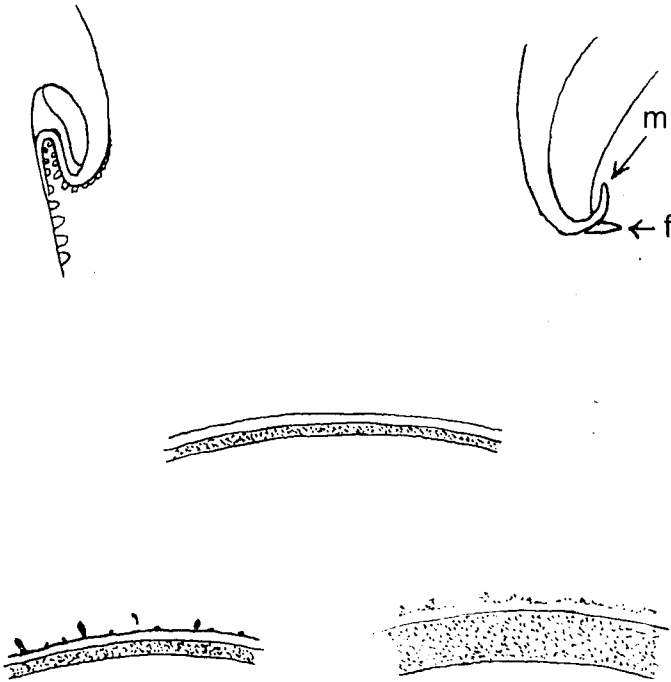


Fig. 64. — *Cystoderma* sp. (en haut) et *C. amianthinum* (au milieu et en bas).

En haut : portions de coupes axiales dans de jeunes carpophores ; à gauche, coupe dans un carpophore dont le chapeau ne s'est pas encore ouvert ; remarquer que le voile qui guêtre le stipe se poursuit dans la marge du chapeau, comme chez *Phaeolepiota aurea* (fig. 64) ; à droite, coupe dans un carpophore dont le voile unissant le stipe au chapeau s'est rompu ; remarquer la marge piléique incurvée (m) et les flocons antémarginaux (f).

En bas coupes ultrafines dans la paroi sporique, vue en microscopie électronique (d'après des clichés inédits de CAPELLANO). Remarquer la simplicité de la paroi. A l'intérieur de l'enveloppe myxosporiale clairement constituée de deux feuillets (*ectosporé* superficielle opaque, et *périsporé* transparente) l'*eusporium* est réduit à une couche plus ou moins épaisse, l'*épispore* (ici en pointillé).

Dans cet ordre d'idées il est intéressant de noter qu'au vu des clichés d'ATKINSON consacrés au développement de *Cystolepiota seminuda* (= *sistrata*), et au vu de ses préparations personnelles de *Cystolepiota hetieri* et de *Melanophyllum echinatum*, REIJNDERS conclue que ces espèces, à voile universel celluleux comme celui des *Granulosi*, sont, en ce qui concerne les voiles, intermédiaires entre les *Granulosi* et les Lépiotes dont le voile universel n'est pas celluleux. S'il écrit que *Cystolepiota seminuda* est bivélangiocarpe, il précise que le lipsanenchyme est peu développé ; il est moins affirmatif pour *Cystolepiota hetieri* et *Melanophyllum echinatum*, qu'il dit « probablement bivélangiocarpes (ou monovélangiocarpes) » ; il ajoute « s'il y a un lipsanenchyme, celui-ci est très réduit ; on ne le distingue guère des hyphes grêles du voile universel », c'est-à-dire de celles qui se trouvent à la base de la couche celluleuse du voile universel.

Il est regrettable que la plupart des auteurs qui ont étudié le développement des carpophores de champignons lamellés aient limité leurs investigations aux premiers stades du développement, négligeant les stades qui précèdent l'épanouissement. Nos observations concernant ces derniers nous ont conduit à l'idée que tous les *Cystodermes* ne se comportent pas exactement de la manière.

Chez *Cystoderma carcharias* et *fallax*, le voile se présente comme chez *Phaeolepiota aurea* (Fig. 65) ; les restes qui en subsistent au bord du chapeau ouvert sont exactement marginaux ; juste avant l'épanouissement, alors que le voile est encore sous-tendu, on remarque aussi qu'il prolonge la marge piléique.

Mais tous les *Cystoderma* ne sont pas dans ce cas, même parmi ceux qui ont, sur le stipe, une guêtre bien formée, se terminant en anneau persistant, comme chez *Cystoderma carcharias* et *fallax*. Chez une espèce malheureusement indéterminée (mais qui se rapproche de *Cystoderma carcharias* et *fallax* par ses spores amyloïdes et par la persistance de son anneau), assez longtemps avant l'ouverture, le voile sous-tendu semble bien prolonger la marge piléique (Fig. 64, en haut, à gauche) ; à ce stade, il n'est d'ailleurs pas tendu, mais forme un pli enfoncé dans la chambre lamellaire : mais au moment de l'ouverture (Fig. 64, en haut, à droite) il y a une marginelle rabattue sur l'extrémité antérieure des lames et les restes du voile qui était sous-tendu, se présentent sous forme d'une rangée antémarginale de flocons (f.) plus gros que les granules du disque en même temps que d'allure et de teinte différente ; ils sont blanchâtres. Il ne semble pas y avoir de tels flocons chez *C. fallax*, espèce qui, macroscopiquement, ressemble le plus à cette espèce indéterminée.

Chez *C. granulosum* dans l'interprétation de R. MAIRE, puis de SMITH et SINGER (sans doute éloignée de celle de FRIES), il n'y a pas d'anneau sur le pied, mais, à sa place, une zone blanche, cotonneuse ou laineuse ; le chapeau présente aussi une frange submarginale de flocons différents des granules discaux, ne serait ce que par leur blancheur ; insistons sur le fait que ces flocons ne frangent pas le bord du chapeau comme le font les restes du voile de *C. carcharias*, mais qu'ils sont seulement submarginaux, la marginelle piléique qui les dépasse étant étroitement incurvée. La photographie Pl. I de SMITH et SINGER (1945), qui représente *C. granulosum*, montre fort bien les restes de voile blanc sur le stipe et au bord du chapeau, restes dont on en voit pas l'équivalent chez *C. fallax*, dont une photographie, également excellente, constitue la pl. IV. Nous n'avons pas eu le loisir de suivre le développement de *C. granulosum*, mais nous imaginons que les flocons submarginaux blancs ou blanchâtres que présente son chapeau, résultent de la fragmentation d'un voile initialement sous-tendu, qui prolongeait à l'origine la marge piléique, et que leur position submar-

ginale est acquise secondairement par suite de l'individualisation d'une nouvelle marge piléique, que le développement incurve dans la chambre lamellaire.

En résumé, il semble qu'une étude plus précise des rapports entre le voile initialement sous-tendu et la marge piléique puisse fournir des indices précieux pour la détermination macroscopique des *Cystoderma*.

Du fait que, comme l'avait noté FRIES, les *Granulosi* ont les lames plus ou moins adnées et le stipe pas nettement distinct de l'hyménophore, contrairement aux Lépiotes typiques, plusieurs auteurs ont déduit que *Cystoderma*, réduit aux *Granulosi*, ne peut rester dans la famille *Agaricaceae*. On ne saurait éloigner les *Cystoderma* des *Agaricaceae* sur ces seules bases, car il faudrait en éloigner, pour les mêmes raisons, *Lepiota fracidia* (= *irrorata*), ce qui nous semblerait hautement artificiel. Il ne faut d'ailleurs pas oublier que LOCQUIN a prétendu que, chez quelques Lépiotes de la section *ClYPEOLARII*, le stipe n'est pas séparable du chapeau, et que, dans deux de nos récoltes de *ClYPEOLARII*, les lames étaient distinctement adnées.

Il ne faut pas non plus perdre de vue que si, par leur stipe guêtré par le voile universel, les *Cystoderma* rappellent certaines *Tricholomatales* (*Limacella* et *Tricholoma* par exemple), ils rappellent tout autant *L. fracidia* et les Lépiotes authentiques de la section *ClYPEOLARII*, section précisément caractérisée par le fait que le stipe est chaussé par le voile universel.

Si, dans la majorité des *Tricholomatales*, les spores sont uninucléées, on connaît pas mal d'espèces de cet ordre dont les spores sont binucléées, par exemple toutes les *Amanitaceae*, les *Laccaria*, certains *Hygrocybe*, etc... La présence de deux noyaux par spore, qui est l'une des caractéristiques du genre *Cystoderma*, ne serait donc pas incompatible avec son transfert dans les *Tricholomatales*, mais il faut reconnaître qu'elle est encore moins incompatible avec son maintien dans les *Agaricales* puisque la plupart des « vraies » Lépiotes ont les spores binucléées comme elles le sont sans doute aussi dans toutes les *Agaricales* chromosporées.

La paroi sporique des *Cystoderma* se rapproche de celle de nombreuses *Tricholomatales* par le fait qu'elle ne gonfle pas par le procédé ammoniacocétique et qu'elle paraît simple en photonique, même après un traitement potassique, à la suite duquel elle n'est rigoureusement pas dextrinoïde. Mais nous savons que la paroi sporique de *Lepiota fracidia* (= *irrorata*) et celle de quelques Lépiotes « vraies », est dans le même cas.

Les observations en électronique (coupes ultrafines de CAPELLANO ; Fig. 64) montrent que la paroi sporique des *Cystoderma* est beaucoup plus simple que celle de nombre de « vraies » Lépiotes. A l'intérieur d'une mince enveloppe myxosporiale présentant éventuellement une périspore transparente revêtue par une mince ectospore opaque, l'eusporium se trouve réduit à une épispore mince ou assez épaisse, mais toujours simple. La structure est celle que l'on rencontre dans une foule de *Tricholomatales* et d'*Aphylliphorales leucosporés*.

Parmi les *Tricholomatales* dont les spores sont lisses, comme le sont celles des *Cystoderma*, peu nombreuses sont les espèces dont la paroi sporique est cyanophile. Si l'on se souvient que la cyanophilie de la paroi sporique est sans doute un caractère général des *Agaricales*, non seulement de beaucoup de Lépiotes, mais encore des *Agaricales* chromosporées dont la spore a été plus ou moins décolorée par traitement potassique, on sera tenté de laisser dans l'ordre *Agaricales*, le genre *Cystoderma*, dont un caractère général est précisément la forte cyanophilie de la paroi de la spore.

Pour nous, qui ne connaissons aucune *Lépiote* typique dont les spores soient amyloïdes, la seule particularité qui pourrait nous inciter à transférer *Cystoderma* dans les *Tricholomatales* est le fait, découvert par MÉTROD, que chez certains *Cystoderma* la paroi sporique est très distinctement amyloïde. On sait, en effet, combien ce caractère est répandu dans des genres variés de cet ordre.

Comme nous ne voyons pas de quel genre de *Tricholomatales* rapprocher les *Cystoderma*, nous préférons les laisser au voisinage des *Lépiotes*, leur voile universel cellulaire rappelant beaucoup celui des *Cystolepiota*.

Pas plus que nos chercheurs n'ont obtenu de germinations de spores de *Lépiotes*, ils n'ont obtenu de germinations de spores de *Cystodermes*, bien que, pour nombre d'espèces de ces deux ensembles, un mycélium secondaire puisse être facilement obtenu par bouturage de fragments de carpophore.

Phaeolepiota R. Maire.

QUÉLET a créé un *Lepiota pyrenaea* pour un champignon couvert d'un voile tomenteux granuleux, à stipe épais (30-40 mm), dont il écrivait « Il ressemble à..... *amianthina* qui en est une miniature ». S'il l'a rangé dans le genre *Lepiota*, c'est certainement à cause de cette ressemblance, car il souligne en italiques que sa spore est « hyalin paille », donc colorée, à l'inverse de celle des *Lépiotes* typiques ; sans doute n'a-t-il pas recueilli la sporée de ce champignon, dont la couleur est beaucoup plus accusée et qui lui aurait permis de reconnaître que ce qu'il devait baptiser *Lepiota pyrenaea* avait été décrit et figuré avant lui ; il s'agit de *Ag. aureus* Mattusch., rangé dans la coupure *Pholiota* par FRIES, qui en disait les spores ferrugineuses. Bien que FRIES ait fait remarquer que *Ag. aureus* est couramment confondu avec *Ag. spectabilis*, QUÉLET a fait la confusion et décrit sous la dénomination *Dryophila aurea* ce qui est en réalité *Ag. spectabilis*. FRIES a très justement fait remarquer que l'anneau, souvent ample, de *Ag. aureus*, est d'abord dressé avant d'être étalé ; il le qualifiait très justement d'infère comme celui des *Lépiotes* de sa section *Granulosi*, notant qu'une furfuration ferrugineuse en couvre la face inférieure et le stipe au-dessous de lui (Fig. 65).

En 1963 REIJNDERS, ayant étudié le développement de *Ag. aureus* conclue que ce champignon est monovélangiocarpe, comme le sont les *Cystoderma*.

En 1928 R. MAIRE crée un genre *Phaeolepiota* pour *Ag. aureus*, en le caractérisant par la couleur « fauve doré en tas » des spores et par la présence d'un « voile général farineux-pulvérulent, persistant sur le pied (en-dessous de l'anneau) et sur le chapeau sous forme de granulations farineuses » et dont l'anneau est « couvert en-dessous de granulations comme la base du pied ».

En 1937 HEINEMANN a montré que la couche superficielle du chapeau est formée de courtes chaînes de cellules enflées, un peu oblongues, 20-40 × 10-20 μ m, généralement pourvus de 1-5 diverticules courts, irrégulièrement disposés ; ces chaînes sont reliées à la chair du chapeau par des hyphes cylindriques, grêles, × 3 μ m. La structure de la surface du stipe est analogue à celle du chapeau, mais les éléments cellulaires sont beaucoup plus rares.

A cause des caractères que nous venons d'énumérer *P. aurea* a été classé dans la « Flore analytique » parmi les *Cystoderma*, malgré la forte coloration de sa sporée, qui l'avait fait ranger par FRIES dans sa coupure *Pholiota*.

Nous avons vérifié que, comme celle des autres *Agaricales* chromosporées, la spore de *Ag. aureus* est binucléée et que sa paroi se montre fortement cyano-

phile après décoloration par le traitement potassique (elle ne roussit sensiblement en présence d'acide acétique iodé que sur certaines spores).

Mais il ne faut pas oublier que la spore des *Cystoderma* est binucléée et à paroi cyanophile, comme celle des *Agaricales chromosporées*.

Un autre champignon ochrosporé peut faire penser à *Cystoderma amianthinum* par sa surface piléique entièrement floconneuse-verruqueuse par le voile universel formé de chaînes de cellules subglobuleuses ou brièvement ovales; il s'agit de *Ag. muricatus* Fr., bien différent de *Ag. aureus* par ses dimensions, qui sont bien plus comparables à celles du *Cystoderme* en question, et par l'absence d'anneau sur le stipe, le voile initialement sous-tendu restant, chez

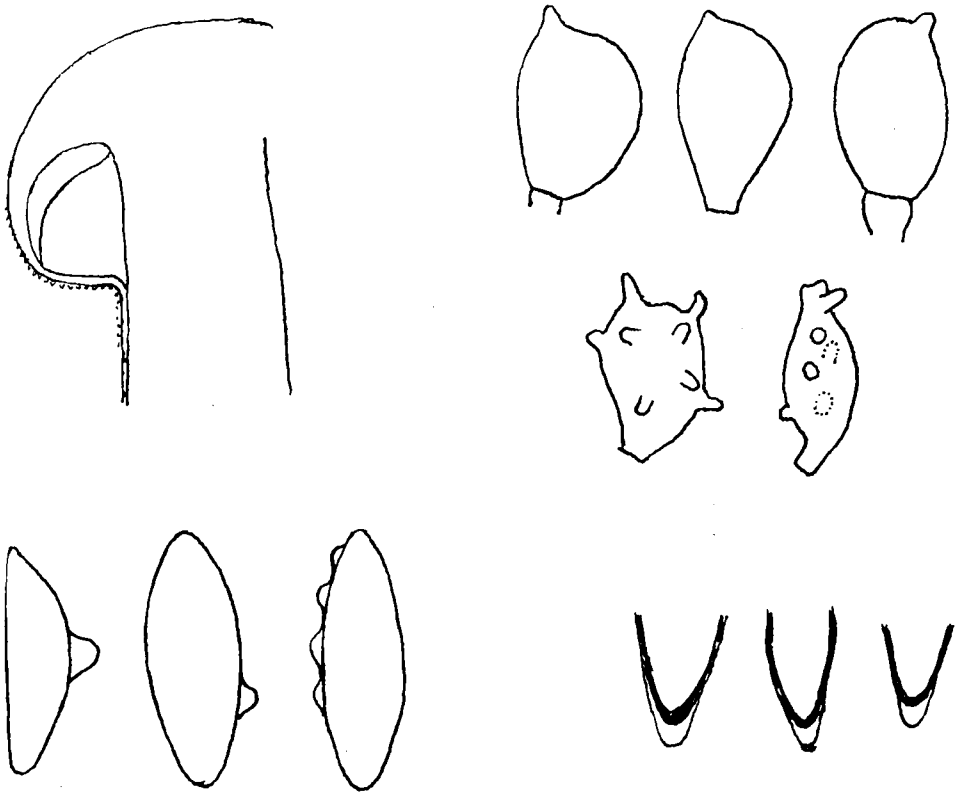


Fig. 65. — *Phaeolepiota aurea*.

En haut. A gauche : coupe axiale d'un carpophore sur le point de s'épanouir. Remarquer comme le voile sous-tendu, qui donnera un anneau « infère » sur le stipe, et qui appendiculera la marge piléique, est actuellement en parfaite continuité avec celle-ci, qui n'est en aucune façon individualisée. A droite : articles du voile universel; ceux de la ligne supérieure ont été prélevés à la surface du chapeau; ceux de la ligne inférieure ont été prélevés au-dessous de l'anneau; remarquer comme ces derniers sont diverticulés.

En bas. A gauche : représentations schématiques de spores ayant subi un traitement potassique de 1 heure; remarquer les ampoules de la paroi. A droite : détails de la région apiculaire vus sur des spores ayant subi un traitement potassique de 5 minutes avant d'être colorées par le Rouge Congo ammoniacal; remarquer comme l'enveloppe endosporique congophile (ici noire) est fermée en direction du hile (situé en bas). Tous ces détails vus en photonique.

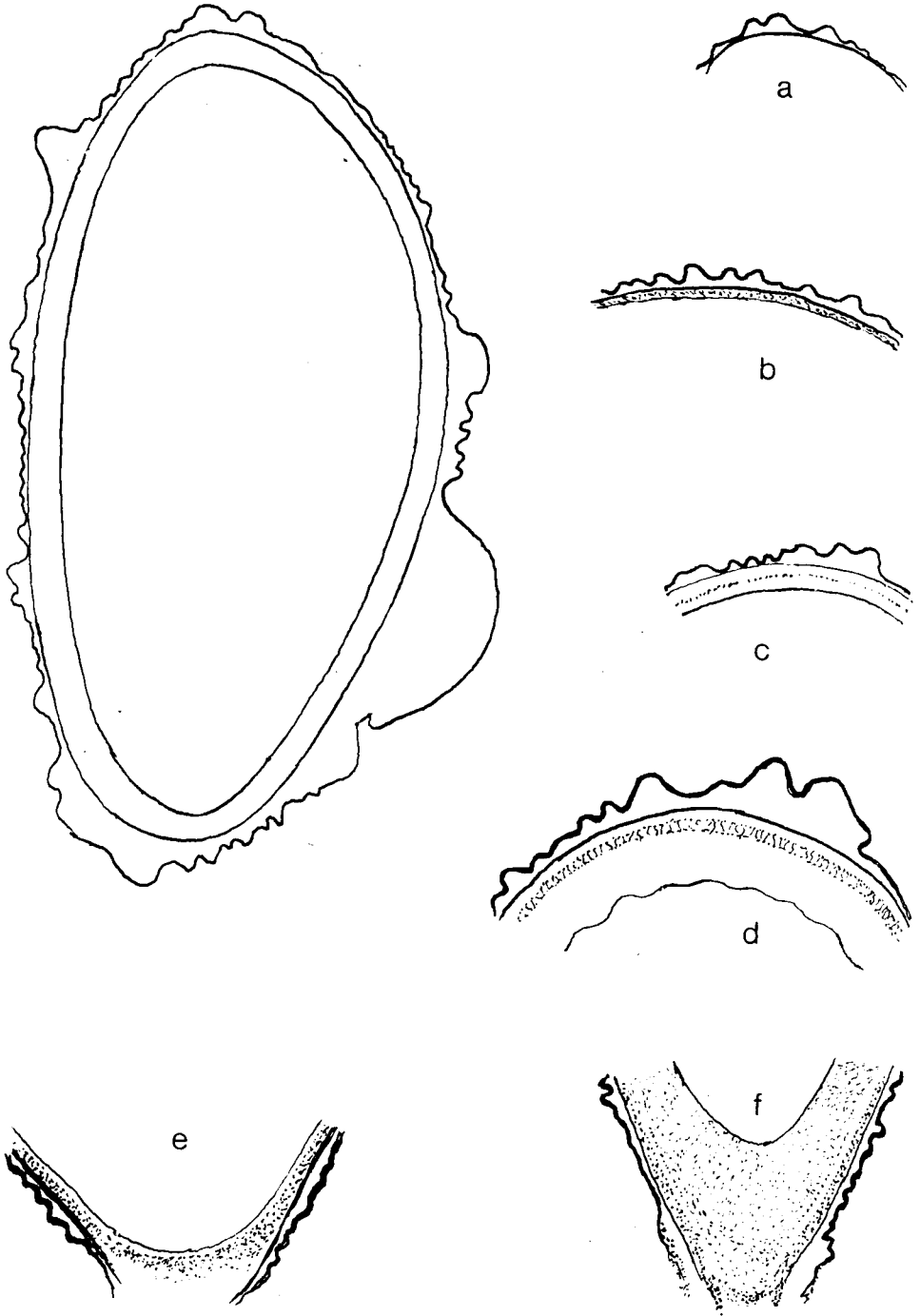


Fig. 66. — *Phaeolepiota aurea*. (D'après des clichés d'électronique inédits de CAPELLANO: matériel sec regonflé par l'ammoniaque).

l'adulte, entièrement appendu à la marge piléique, qui est comme dentelée par ses lambeaux.

Malgré cela FRIES a rangé *Ag. muricatus* dans la même coupure *Pholiota* que *Ag. aureus*. Depuis la « Flore analytique » nous avons expulsé *Ag. muricatus* du genre *Pholiota* pour le transférer dans le genre *Naucoria*. C'est dans la même famille *Strophariaceae* que nous plaçons ici les genres *Pholiota* et *Naucoria* tels que nous les concevons actuellement. Rappelons qu'un caractère constant de cette famille est le fait que l'arête des lames est tapissée de cheilocystides si nombreuses qu'elles la rendent plus ou moins parfaitement stérile. Chez *N. muricata*, l'arête des lames est absolument stérile, car tapissée par d'innombrables poils très différenciés, claviformes ou claviformes-capités, de $50-70 \times 9-14 \mu\text{m}$.

Si l'on définit la famille *Strophariaceae* comme nous le faisons ici, il est impossible d'y placer *P. aurea* car, d'après les indications concordantes de SINGER (1949) et de HORAK (1968), ce champignon ne possède pas de cystides ; il n'a même pas de cheilocystides et se comporte donc, à ce point de vue, non comme les *Strophariaceae*, mais bien comme la majorité des *Cystoderma*.

La spore de *N. muricata* est profondément différente de celle de *P. aurea*, à la fois par sa forme (elle est phaséoliforme, alors que celle de *P. aurea* est subfusiforme), et par l'architecture de sa paroi, telle que la révèle déjà la microscopie photonique.

Comme celle de la plupart des *Naucoria*, au sens où nous prenons ici ce genre, la paroi sporique de *N. muricata* est lisse et se montre simple, même après décoloration par une lessive de potasse, éventuellement suivie par une observation dans une solution diluée d'acide acétique.

Alors que la paroi sporique de *P. aurea* passait pour lisse aux yeux de RICKEN (1915), de J. E. LANGE (1921), de KONRAD et MAUBLANC (1948), R. HEIM a montré en 1931 qu'elle est, tantôt lisse, tantôt verruculeuse ; il a reconnu que cette paroi n'est pas simple ; l'action de la potasse lui a permis de mettre en évidence « une fine enveloppe périphérique ». En 1968, HORAK dit les spores de *P. aurea* finement aspérulées-verruqueuses, souvent couvertes de lambeaux d'« épispore ». Pour nous il n'y a ni verrues, ni lambeaux d'une enveloppe superficielle ; si certaines spores de cette espèce paraissent verruqueuses par places, ceci n'est dû qu'au fait que « l'enveloppe périphérique » de R. HEIM (pour nous au moins en partie l'ectospore) se décolle par places de l'enveloppe réfringente sous-jacente, y formant des ampoules, ce que suggéraient déjà les dessins de R. HEIM. Sur des spores ayant subi un traitement potassique de 5 heures et colorées

A gauche, en haut : spore entière montrant la *pellicule myxosporiale* continue, décollée de l'eusporium ; remarquer les ampoules résultant de ce décollement et dont les plus grosses sont déjà visibles en photonique (Comparer avec la fig. 65).

A droite : 4 stades successifs du développement de la paroi sporique. On reconnaît que la *pellicule myxosporiale* est développée et décollée de bonne heure, alors que seule la *leptotunica* est différenciée sous elle (a). En (b) l'*épispore* proprement dite s'est formée (ici en pointillé). En (c) l'*endospore* est déjà aussi épaisse que l'*épispore* (la fine ligne pointillée marque leur limite). En (d) l'*endospore* s'est considérablement épaissie et tend à se détacher de l'*épispore* sur les coupes au niveau d'une ligne marquée par des fils rayonnants.

En bas : la région apiculaire. En (e), seule l'*épispore* est formée sous la *leptotunica*. En (f) l'épaisse *endospore* s'est apposée à sa face interne ; remarquer que l'enveloppe endosporique est entièrement fermée en direction du hile et qu'elle ne participe pas à la constitution de la paroi apiculaire. (Comparer avec la fig. 65).

au rouge Congo ammoniacal, on distingue toujours nettement cette fine ectospore dans la région apiculaire, en dehors de l'enveloppe congophile qui semble fermée à sa base ; ailleurs, sauf au niveau des ampoules, l'ectospore est si étroitement appliquée contre la paroi congophile qu'on ne l'en distingue plus en général ; cependant nous avons noté l'existence de rares spores dont la paroi se montrait formée, dans toute son étendue, de trois feuillets emboîtés, dont le moyen non réfringent, comme chez nombre d'autres chromosporés. En utilisant le mélange de Giemsa sur frottis de spores n'ayant subi aucun traitement préalable, nous avons noté l'existence de spores dont la paroi se colorait intensément en pourpre, à côté d'autres beaucoup plus pâles, ces dernières à paroi plus mince, facilement fripée-froissée. La coloration pourpre prise par certaines spores résiste assez remarquablement à un traitement par l'alcool ; pour une régression convenable par l'alcool on a l'impression que l'enveloppe de la paroi qui reste pourpre est au contact direct du cytoplasme et on a la certitude que la fine ectospore décollée par places en ampoules ne fixe pas le colorant.

Les clichés d'électronique de coupes ultrafines de spores de *P. aurea* obtenus par CAPELLANO montrent de façon indiscutable que la paroi de la spore de cette espèce ne présente ni verrues au sens habituel, ni lambeaux pérисporiques. Il y a une pellicule myxosporiale absolument continue, mais ondulée sur les coupes, certaines ondulations étant si prononcées qu'elles aboutissent à la formation d'ampoules que nous avons vues en photonique (Fig. 66).

Ces clichés montrent que la paroi sporique devient de plus en plus complexe, et qu'à l'intérieur d'une épispore limitée par une leptotunica bien différenciée, très opaque, mais qui n'est peut-être que le feuillet de base du myxosporium, s'édifie une épaisse endospore. Cette endospore, qui tend parfois à se décoller de l'épispore sur les coupes, forme une enveloppe absolument continue tout autour de la spore, fermée même au-dessus du hile, comme nous l'avions deviné en photonique.

Au total, malgré les ressemblances entre *Ag. aureus* et les *Cystoderma*, nous pensons aujourd'hui que, par la forte coloration et par la complexité architecturale de sa paroi sporique, *Ag. aureus* ne peut être placé dans le genre *Cystoderma*, mais qu'il ne peut pas davantage en être éloigné.

De multiples caractères de la spore indiquent clairement que *Ag. aureus* ne peut être classé dans les *Tricholomatales*, alors que son insertion dans l'ordre des *Agaricales* sensu stricto n'offre aucune difficulté, nous pensons que les *Cystoderma* leucosporés doivent être classés dans ce dernier ordre.

Melanophyllum Vel.

En 1921 VELENOVSKY avait créé un genre *Melanophyllum* pour une espèce qu'il présentait comme nouvelle, sous l'étiquette *M. canali* Vel., mais dont nous avons montré (1933) qu'elle n'est autre que *Ag. echinatus* Roth ex Fr. (= *Ag. fumosopurpureus* Lasch = *Ag. haematospermus* Bull.).

Bien que FRIES ait placé *Ag. echinatus* dans sa coupure *Psalliota*, il écrivait à son sujet : « Species mobilissima, nulli rite affinis », mettant en relief le caractère pulvérulent-flocculeux du voile universel.

FAYOD ayant reconnu la structure celluleuse du voile de *Ag. fumosopurpureus* a transféré cette espèce dans son genre *Cystoderma* ; J. E. LANGE a placé *Ag. haematospermus* dans sa sous-section *Seminudae* des *Lepiota*. A cause de ses lamelles colorées et de ses spores légèrement colorées, FAYOD a créé une section *Chromophylli* de ses *Cystoderma* pour cette espèce.

C'est probablement la couleur pourpre des lames qui avait fait placer *echinatus* dans les *Psalliota*, mais cette couleur n'est pas due aux spores ; elle est due à une pigmentation des cellules hyméniales ; en 1933, nous avons dit avoir revu dans celles-ci, et même dans les basides sporifères, les tablettes ou aiguilles cristallines rouges déjà remarquées par PATOUILLARD (*Tabulae*) et nous ajoutons que la coloration rouge des lames est due, non seulement à ces cristaux, mais aussi à des vacuoles des cellules hyméniales, faiblement et uniformément teintées de rougeâtre.

FRIES avait déjà remarqué que la coloration des spores est différente de celle des vrais *Psalliotes* ; il écrivait (*Monogr.*) : « Sporae normaliter fusco-purpureae, sed e fundi colore vibrant, in fuscovirentem et (in nigro) ochreo-albicantem ». On a précisé depuis que la sporée fraîche est verdâtre et qu'elle ne devient brun-pourpre que par déshydratation (R. MAIRE, 1924).

La spore de *M. echinatum* ressemble à celle des Lépiotes à spores blanches de la section *Seminudae* (= genre *Cystolepiota* Singer) par le fait qu'elle ne renferme qu'un noyau (KÜHNER, 1972).

Après un traitement potassique de 30 minutes, qui ne la décolore pas, la paroi, qui ne gonfle pas à la suite d'un traitement ammoniacocétique, se montre puissamment cyanophile ; elle l'est encore assez intensément après un traitement potassique de 24 heures, et se révèle alors non dextrinoïde. Par ces caractères la paroi sporique de *M. echinatum* se rapproche de celle de plusieurs *Seminudae*, mais elle semble plus complexe (Fig. 67).

En 1933 nous avons fait remarquer que la spore paraît subtilement ponctuée-ruguleuse sur matériel sec regonflé par l'ammoniaque. En 1972 nous avons reconnu une stratification dans cette paroi ; après un traitement par l'acide acé-

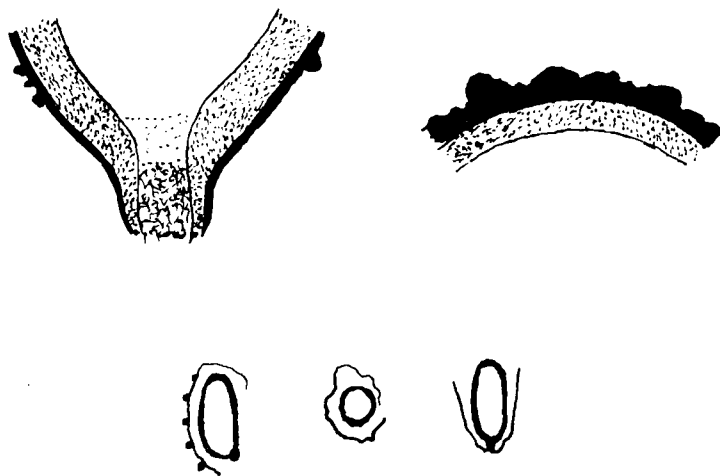


Fig. 67. — Spores de *Melanophyllum echinatum*.

En haut : aspect en électronique de la paroi sur coupes ultrafines de matériel sec regonflé par l'ammoniaque. (D'après des clichés inédits de CAPELLANO). A gauche : coupe « axiale » dans la région apiculaire ; à droite : portion de coupe transversale de spore. On distingue facilement le *myxosporium* très opaque (ici noir) et l'*épispore* (ici pointillée).

En bas : aspect en photonique de spores ayant subi un traitement potassique et colorées par le Rouge Congo ; remarquer comme l'enveloppe myxosporiale s'est décollée de l'*épispore* cyanophile (ici noire).

tique iodé, celle-ci, devenue modérément biréfringente, montre dans les cas favorables, entre les nicols croisés, deux couches brillantes, sensiblement de la même épaisseur, séparées par une « ligne » sombre.

Des recherches inédites en microscopie photonique nous ont montré que, sous l'action d'un traitement potassique suffisamment prolongé la paroi sporique se dédouble ; on voit se décoller largement d'une couche un peu épaisse et congophile, une très mince enveloppe verruqueuse ; un traitement alcalin trop intense lyse cette dernière à partir de sa moitié supérieure.

Les clichés d'électronique (coupes ultrafines) obtenus par CAPELLANO montrent un eusporium épais, mais constitué par une seule couche (l'épispore) et un myxosporium épais, beaucoup plus opaque, qui produit les ornements ; c'est évidemment ce myxosporium que nous avons vu, en photonique, se décoller de l'épispore après traitement potassique.

Mis à part le développement considérable des formations myxosporiales opaques chez *Melanophyllum*, la spore de ces derniers ressemble passablement à celle des *Cystoderma* par le fait que l'eusporium est réduit à une seule couche. Sur un cliché d'électronique inédit de CAPELLANO consacré à *Cystoderma cinnabarinum* et obtenu à partir de matériel sec regonflé par l'ammoniaque, on voit l'enveloppe myxosporiale largement décollée de l'eusporium dans la région inférieure de la spore, comme nous l'avons vu en photonique chez *Melanophyllum*, après traitement potassique.

VELENOVSKY a fort mal caractérisé son genre *Melanophyllum*, n'indiquant, ni la structure celluleuse du voile universel, ni la couleur de la sporée, ni naturellement la très fine ornementation des spores.

En 1922 REA crée un genre **Glaucospora** pour le *Schulzeria eyrei* Massee, champignon remarquable par la coloration vert bleuâtre de ses spores qui fait que ses lames passent avec l'âge, de vert pâle à vert bleuâtre foncé. En 1923 J. E. LANGE a classé l'espèce dans le genre *Lepiota*, à côté de *Ag. echinatus*, ayant remarqué que le revêtement finement granuleux de son chapeau est formé de cellules globuleuses. Comme il a été prouvé (HORAK, 1968) que les spores de *eyrei* sont finement aspérulées, il est évident que *Glaucospora* est synonyme de *Melanophyllum*. *M. echinatum* diffère de *M. eyrei* essentiellement par la présence d'une pigmentation rouge dans les cellules hyméniales, qui empêche les lames de prendre une couleur verdâtre, bien que les spores soient de cette couleur.

Une sporée verdâtre ou olivacée sur le frais est connue chez deux *Agaricaceae* exotiques, qui diffèrent beaucoup des *Melanophyllum* par l'absence d'un voile universel pulvérulent, par la présence d'un anneau sur le stipe et par leur spore lisse, à pore germinatif évident, tous caractères qui les rapprochent bien davantage de diverses Lépiotes ; ces deux espèces sont actuellement réparties entre les genres **Clarkeinda** Kuntze et **Chlorophyllum** Massee.

Conclusion.

Des trois taxons *Cystoderma*, *Phaeolepiota* et *Melanophyllum*, tous partiellement définis par le caractère celluleux de la partie superficielle du voile universel, seul le dernier nous apparaît comme appartenant sans discussion possible à la famille *Agaricaceae*, en raison de son affinité avec le genre *Cystolepiota*. L'indépendance du stipe vis-à-vis de l'hyménophore, le caractère celluleux du voile universel et la présence d'un seul noyau par spore sont des signes évidents de cette affinité. Certes la spore des *Melanophyllum* diffère de celle des *Cysto-*

lepiota par l'épaisseur plus grande du myxosporium et le fait qu'il forme des ornements. Mais comme, dans le genre indiscutablement naturel *Coprinus*, on trouve à la fois des espèces à myxosporium très mince et d'autres à myxosporium remarquablement épais, producteur ou non d'ornements, il semblerait indiqué, pour tout Mycologue ayant une idée assez large de la notion de genre, de fondre *Cystolepiota* et *Melanophyllum* en un genre unique, qui devrait s'appeler *Melanophyllum*, ce dernier nom ayant de loin (1921) la priorité sur *Cystolepiota* (1952). Cette manière de faire aurait l'inconvénient d'obliger à créer de nouvelles combinaisons, mais on n'a pas reculé devant un inconvénient de cet ordre lorsque l'on a élargi le sens de la coupure *Psathyrella*. Quant à l'inconvénient d'ordre « sentimental » consistant à regretter que l'on groupe sous l'étiquette *Melanophyllum* des champignons en majorité à lames blanches, il est sans valeur du point de vue des Règles de Nomenclature ; il est d'ailleurs probable qu'aucun *Melanophyllum* au sens étroit n'a les lames réellement noires ; c'est évident pour *M. eyrei* et même pour le type de la coupure, *M. echinatum*.

Plus critique est la position systématique du genre *Cystoderma* et encore bien davantage celle du genre *Phaeolepiota*.

LES AGARICACEAE AUX POINTS DE VUE ONTOGENETIQUE ET PHYLOGENETIQUE.

1°. LE DEVELOPPEMENT DU CARPOPHORE DES AGARICACEAE.

Chez les Psalliotes comme chez les Lépiotes, l'hyménophore dérive d'une zone annulaire continue d'abord unie, de laquelle les lames naissent par un plissement de plus en plus accusé.

Si le développement du carpophore des Psalliotes ressemble à celui des Lépiotes par de nombreux traits, il en diffère par un point que REIJNDERS (1963) considère comme important, à savoir l'ordre d'apparition des différentes parties du carpophore. Chez les Lépiotes les premières parties du carpophore à être reconnaissables dans le primordium sont, soit le stipe, identifiable à l'alignement longitudinal de ses hyphes (espèces stipitocarpes), soit le chapeau (espèces piléocarpes), soit plus souvent ces deux parties à la fois (espèces piléostipitocarpes). Chez les Psalliotes, l'hyménophore est toujours l'une des premières parties du carpophore à se différencier, soit avant le chapeau et le stipe (espèces hyménocarpes), soit en même temps que le chapeau (espèces hyménopiléocarpes) ou en même temps que le chapeau et le stipe (espèces isocarpes).

Cette différence entre le développement des Lépiotes et celui des Psalliotes a fait écrire à REIJNDERS (1963) « Nous nous heurtons probablement ici à la plus grande contradiction entre les manifestations du développement et le système qui a été élaboré d'après les caractéristiques des carpophores adultes ». Pour nous il n'y a pas contradiction ; les faits notés à l'instant indiquent seulement qu'en ce qui concerne l'ordre d'apparition des différentes parties du carpophore, les Psalliotes ont atteint un niveau d'évolution plus élevé que la moyenne des Lépiotes ; ils n'indiquent aucunement que ces deux ensembles sont sans affinité.

2°. LES AGARICACEAE AU POINT DE VUE PHYLOGENETIQUE.

La famille *Agaricaceae* apparaît comme une famille relativement évoluée dans son ensemble. Qu'il suffise de rappeler que le stipe est distinct de l'hyménophore, que les lames sont libres et que, si ces dernières sont dépourvues de pleurocystides dans l'immense majorité des espèces typiques, leur arête est très souvent stérile par des poils marginaux.

Par certains caractères la famille *Agaricaceae* semble cependant moins

évoluée que la famille *Coprinaceae*. Contrairement à cette dernière, elle renferme, à côté de types à spores fortement pigmentées, de nombreux types à spores blanches. Contrairement à la famille *Coprinaceae* la famille *Agaricaceae* comprend, à côté de types présentant un pore germinatif, de nombreux types qui en sont dépourvus. Enfin on n'a pas signalé de types ruphyméniens chez les *Agaricaceae*, alors que ceux-ci ne sont pas rares dans les *Coprinaceae*.

Comment peut-on imaginer l'évolution à l'intérieur du genre *Lepiota* pris au sens large, ne différant du sens friésien que par l'exclusion des espèces visqueuses, qui sont des *Amanitaceae* ?

Si nous prenons comme base la classification adoptée dans la « Flore analytique », nous arrivons aux conclusions suivantes, que nous avons discutées en détail dans un travail plus récent (1972).

Procerae et *Annulosae* constituent deux sommets de l'évolution des Lépiotes. Dans ces deux ensembles, l'épispore, fortement dextrinoïde, gonfle beaucoup par le procédé ammoniacoacétique et se montre formée par deux enveloppes emboîtées ; il y a, en outre, une endospore métachromatique au bleu de crésyl. La trame des lames devient peut-être toujours franchement emmêlée ; FAYOD l'avait noté pour les *Proceri* ; chez les quelques *Annulosae* dont nous avons examiné la trame des lames (*L. cepaestipes*, *georginae*, *serena*, *sublittoralis*, *macrorrhiza*, *naucina*) nous l'avons trouvée franchement emmêlée. Chez les quelques espèces de ces deux sections où nous avons dénombré les noyaux par article fondamental du stipe (1958), nous les avons trouvés en nombre très supérieur à 2, par exemple 6-20 ou davantage chez les 3 *Procerae* étudiées, 16-32 chez l'*Annulosae* qu'est *L. naucina*.

Par la présence d'un pore germinatif dans toutes les espèces, la section *Procerae* est indiscutablement fort évoluée, ce que confirme la disparition partielle des boucles ainsi que la morphologie du carpophore, et notamment la différenciation d'un large collarium cartilagineux écartant les lames du stipe pénétrant.

La section *Annulosae*, qui apparaît un peu moins évoluée par les spores avec ou sans pore, suivant les espèces, le semble au contraire beaucoup du fait de la disparition en général totale des boucles.

Dans les sections *Clypeolariae*, *Seminudae*, *Lepiotellae*, *Integrellae* et dans le genre *Cystoderma*, des boucles se rencontrent dans la plupart des espèces et la spore ne présente ni endospore métachromatique au bleu de crésyl, ni pore germinatif.

Si, par ces particularités, les *Clypeolariae* semblent moins évoluées dans l'ensemble que les *Procerae* et les *Annulosae*, il faut reconnaître que, dans la plupart des espèces de cette section, l'épispore est dextrinoïde comme celle des *Procerae* et *Annulosae* ; dans plusieurs elle gonfle même par le procédé ammoniacoacétique et, dans certaines, ce procédé, couplé avec l'emploi du bleu coton ou de l'iode, permet encore de distinguer deux enveloppes épisporiques emboîtées, comme chez les *Procerae* et *Annulosae* ; il est cependant fréquent que le gonflement ammoniacoacétique de l'épispore externe soit plus léger que chez les espèces de ces sections et qu'il soit localisé aux parties inférieures de la spore. Chez quelques *Clypeolariae* (*L. lilacea* et *L. parvannulata*) la paroi sporique n'est pas dextrinoïde et ne gonfle pas par le procédé ammoniacoacétique ; par contre elle se colore en pourpre ou pourpre violacé par le bleu de crésyl, apparemment dans toute son épaisseur.

La paroi sporique des *Lepiotellae* et *Integrellae* présente les mêmes particularités que celles qui viennent d'être indiquées pour les *L. lilacea* et *parvannulata*.

Il est certain que les *Lepiotellae*, *Integrellae*, *Seminudae* et *Cystoderma* comptent parmi les ensembles les plus primitifs de Lépiotes, tant par la simplicité de la paroi sporique, que par la présence de boucles dans toutes les espèces ; Il est intéressant de noter que les espèces de ces quatre ensembles s'opposent aux Lépiotes les plus évoluées par le caractère régulier de la trame de leurs lames. La plupart des *Cystoderma* et plusieurs *Seminudae* (*Melanophyllum* compris) sont d'ailleurs dépourvus de ces poils marginaux qui rendent stérile l'arête des lames de la plupart des Lépiotes. Même la *Lepiotellae* *L. fracida*, aberrante par la présence de grosses cystides, tant sur les faces des lames que sur leur arête, présente de nombreuses basides sur cette arête, qui est donc très fertile.

En 1958, nous avons indiqué que, par article fondamental du stipe, nous n'avons trouvé que 2 ou 2 à 4 noyaux chez les 4 *Cystoderma* étudiés à ce point de vue, et 2-3 (4), parfois 4-7 chez *L. irrorata*.

Si l'on démontre à l'avenir que la spore est uninucléée chez toutes les *Seminudae*, comme elle l'est dans les trois espèces que nous avons étudiées à ce point de vue et chez *Melanophyllum echinatum*, on disposera d'un caractère supplémentaire en faveur de l'idée que la section *Seminudae* est l'une des plus primitives de l'ensemble des Lépiotes. La structure celluleuse du voile universel qui caractérise les *Seminudae* semble certes parler contre cette manière de voir, mais il faut reconnaître que ce même caractère se retrouve dans le genre *Cystoderma*, qui, dans l'ensemble des Lépiotes pris au sens large, apparaît comme un groupe particulièrement primitif, du fait que le stipe est confluent avec l'hyménophore *sensu* Fries et que les lames sont plus ou moins adnées.

A cause de ces caractères et de la présence d'espèces à spores amyloïdes, le genre *Cystoderma* est à la limite des *Agaricaceae* et pourrait être classé dans les *Tricholomatales*, comme certains l'ont préconisé. Quelle que soit la position adoptée, le genre *Cystoderma* suggère que les Lépiotes ont pu trouver leur origine dans les *Tricholomatales*.

Si l'origine des *Lepioteae* peut être recherchée dans les *Tricholomatales*, l'origine des *Agaricus* ne semble pouvoir être recherchée ailleurs que dans la tribu *Lepioteae*.

Le genre *Agaricus* est certainement plus évolué que les *Lepioteae* considérées dans leur ensemble.

Il l'est d'abord par la forte pigmentation de la paroi de la spore, qui n'est sans doute jamais aussi simple qu'elle ne l'est dans quelques *Lepioteae*, dont les *Cystoderma*.

Il l'est ensuite par deux caractères des hyphes que nous allons examiner :

Les *Psalliotes* sont très généralement dépourvus de boucles.

A ce point de vue, la coupure *Lepiota* apparaît, en moyenne, moins évoluée que la coupure *Psalliota*, car des boucles se rencontrent dans de nombreuses espèces de Lépiotes. Cependant quelques espèces de *Lepiota* sont dépourvues de boucles, en particulier toutes celles que l'on a proposé de détacher du genre *Lepiota*, pour en faire un genre indépendant *Leucoagaricus*, ainsi nommé à cause des ressemblances macroscopiques frappantes que présentent certaines de ses espèces, comme *L. naucina*, avec les *Psalliotes*.

Dans un travail consacré au comportement nucléaire dans les articles fondamentaux du stipe des *Agarics* et des *Bolets* (1958), nous avons rapporté nos observations sur 5 espèces du genre *Agaricus* (= *Psalliota*) ; dans ces 5 espèces, chaque article fondamental, même lorsqu'il est court, renferme bien plus de deux noyaux, au moins 7-16, jusqu'à 30, 50, ou même 60 dans certains cas. Ces

nombres sont comparables à ceux que nous avons rappelés plus haut pour les Lépiotes des sections *Procerae* et *Annulosae*, mais nous avons fait remarquer que, chez *L. irrorata* et chez les *Cystoderma* le nombre de noyaux par article est souvent bien plus faible, de l'ordre de 2 à 4 par exemple.

Le genre *Agaricus* apparaît enfin plus évolué que l'ensemble *Lepioteae* par le fait que l'hyménophore au sens des auteurs modernes est toujours l'une des premières parties du carpophore à s'ébaucher dans le primordium, alors que, chez les Lépiotes prises au sens large, le stipe et (ou) le chapeau sont les premières parties à le faire.

En résumé le genre *Agaricus* semble n'être constitué que de formes évoluées nées de la tribu *Lepioteae*. En accord avec cette hypothèse le fait que l'ensemble des Lépiotes est si diversifié qu'il a été écartelé en plusieurs genres par certains auteurs alors que les Psalliotes constituent un groupe si uniforme que personne ne s'est risqué à le démembrer.

D'origine plus ancienne l'ensemble des Lépiotes aurait eu plus de temps pour se diversifier que l'ensemble des Psalliotes. Le fait que l'on compte, dans nos régions, environ deux fois moins de Psalliotes que de Lépiotes au sens large n'est pas incompatible avec cette hypothèse.

CORTINARIACEAE Roze (ut Cortinariées), non sensu Roze.

INTRODUCTION.

L'ensemble *Cortinariées* Roze, présenté comme famille par son auteur, regroupe des espèces mésopodes d'affinités variées, qui ont en commun avec celles du genre type *Cortinarius*, le fait de présenter une cortine. Exagérant l'importance taxinomique de la présence ou de l'absence de cortine, ROZE a placé dans ses *Cortinariées* les espèces cortinées des coupures friésiennes *Inocybe*, *Hebeloma*, *Flammula* et *Naucoria*, rangeant les espèces non cortinées des mêmes coupures dans d'autres familles. Le fait que ROZE ait pu ainsi séparer dans des familles distinctes, les *Inocybe* et *Hebeloma* cortinés de ceux qui ne le sont pas, démontre que les connaissances mycologiques qu'avait alors cet auteur étaient purement théoriques. Sous-estimant d'une façon générale dans son système le caractère de la couleur des spores, ROZE a été conduit à placer dans ses *Cortinariées*, non seulement des *Dermini*, mais aussi des *Pratelli* (les *Hypholoma*), et même le champignon à spores blanches qu'est *Tricholoma vaccinum*.

I. LES GRANDS GENRES DE CORTINARIACEAE.

A. LES GRANDES COUPURES FRIESIENNES.

Telle qu'ici délimitée la famille *Cortinariaceae* est beaucoup plus réduite que la famille désignée sous le même nom par SINGER. En fait de coupures friésiennes elle ne comprend en effet que les coupures *Cortinarius*, *Inocybe* et *Hebeloma*. La série des *Cortinaires* de PATOILLARD (1900) et la tribu *Cortinariæ* au sens de R. MAIRE (1933) et de HEIM (1934 et 1957), sont exactement dans le même cas ; en fait de coupures friésiennes elles ne renferment que les coupures *Cortinarius*, *Hebeloma* et *Inocybe*, qui ont en commun la couleur ocracée à brune de la sporée. Notre famille *Cortinariaceae* diffère de la série des *Cortinaires* de PATOILLARD, c'est-à-dire de la tribu *Cortinariæ* de MAIRE, par l'expulsion des *Ripartites*, que nous plaçons dans l'ordre *Tricholomatales*, et par l'adjonction de notre genre *Alnicola*, dont les représentants étaient placés, par PATOILLARD

comme par FRIES, dans la coupure ochrosporée *Naucoria*, rangée par PATOILLARD dans sa série des *Pholiotas*, par MAIRE dans sa tribu *Pholiotae*.

Les trois taxons *Cortinarius*, *Hebeloma* et *Inocybe* sont parfaitement naturels, comme l'a indiqué FRIES, leur auteur.

Cortinarius est le premier à avoir été élevé au rang de genre, en 1836, par FRIES lui-même (*Genera Hymenomycetum*), qui a souligné le caractère aranéen du voile et le fait que les lames sont décolorantes, pulvérulentes par les spores qui apparaissent cannelle sur les lames et subcrocées en masse. Dans *Monogr.* cet auteur fait remarquer que si ce genre est très facilement reconnaissable à l'habitus, il est en réalité difficile d'indiquer des caractères permettant de le délimiter.

En 1863 (*Monogr.*, in fine) FRIES indique que **Inocybe** pourrait aussi constituer un genre distinct de son énorme genre *Agaricus*; en 1874 (*Hym. Eur.*), il précise que ce genre se placerait entre *Cortinarius* et *Agaricus*; cependant il conserve finalement *Inocybe* comme subdivision de *Agaricus*, faute de lui trouver des caractères l'opposant à l'ensemble des *Agaricus*.

C'est seulement à partir de *Monogr.* que FRIES a considéré **Hebeloma** et *Inocybe* comme deux grandes coupures indépendantes, en précisant que la limite entre ces deux taxons est aiguë et que les différences qui les séparent sont bien plus grandes que les mots ne peuvent l'exprimer. En 1871 KUMMER élève *Hebeloma* à la dignité générique.

Antérieurement (*Epicr.*) FRIES avait surbordonné les *Inocybe* aux *Hebeloma*, cette dernière coupure étant subdivisée en deux sections, correspondant aux deux genres *Inocybe* et *Hebeloma* tels que nous les admettons aujourd'hui.

A. *Inocybe*. Cuticule du chapeau se résolvant en squames ou fibrilles, sèche. Lames subolivâtres.

B. *Hymenocybe* (nos actuels *Hebeloma*). Cuticule du chapeau entièrement glabre, plus ou moins visqueuse. Lames plus ou moins cannelle, à arête blanchâtre.

La subordination des *Inocybe* aux *Hebeloma* était avant tout dictée par une comparaison avec les champignons à spores blanches du genre *Tricholoma*, où d'aussi importantes variations dans la constitution de la cuticule du chapeau sont connues. L'ensemble *Hebeloma* + *Inocybe* serait aux autres *Dermini*, ce que les *Tricholoma* sont aux autres *Leucospori*. D'ailleurs, parmi les Hébelomes cortinés se trouvent des espèces qui peuvent être prises sur le terrain pour des *Inocybe* de la section *Dulcamarae*.

B. REGROUPEMENT EN TRIBUS DES GENRES *CORTINARIUS*, *INO-CYBE* ET *HEBELOMA*.

Le système de l'*Epicrisis* a eu une grande influence sur les Mycologues modernes; en effet, si tous considèrent *Hebeloma* et *Inocybe* comme deux genres distincts, nombreux sont ceux qui les ont placés dans une même tribu, dans laquelle le genre *Cortinarius* n'a pas place. Dès 1889 FAYOD créait une tribu *Inocybeae* pour les genres *Hebeloma* et *Inocybe*, alors qu'il créait une tribu *Cortinarieae*, qui ne comprenait que les représentants du genre *Cortinarius* tel que conçu par FRIES. Encore en 1975 SINGER admet la tribu *Inocybeae* de FAYOD, y ajoutant seulement le genre **Alnicola**, qui n'a été créé qu'en 1926.

Quelles sont les différences entre les tribus *Inocybeae* et *Cortinarieae* au sens de FAYOD? FAYOD n'en a indiqué aucune.

1°. COULEUR DES SPORES.

La couleur de la sporée des *Inocybes* est certainement fort différente de

celle de la sporée des *Cortinaires*, ce qui se traduit par une profonde différence dans la couleur des lames à maturité. La couleur de la sporée des *Inocybe* est toujours d'un brun foncé et très sale, c'est-à-dire particulièrement rabattue; FRIES la disait « ferrugineo-fuscescentibus »; c'est pourquoi, lorsque les lames sont blanches à l'origine, elles deviennent par la suite sordides comme disait FRIES. Même lorsqu'elle est aussi foncée, la sporée des *Cortinaires* est d'une couleur plus vive ou plus rougeâtre, ce qui fait que les lames sont cannelle à maturité comme le disait FRIES. Dès 1949 SINGER écrit que les lames des *Cortinaires* prennent une couleur rouillée-saturée par les spores, celles-ci, ocracées ou miel sous le microscope, devenant habituellement de couleur plus foncée dans l'ammoniaque. La sporée des *Hebeloma* est généralement d'une couleur intermédiaire entre celle des *Inocybe* et celle des *Cortinarius*, argillacée disait FRIES, pour qui les lames des Hébélomes deviennent plus ou moins cannelle à maturité.

2°. CYSTIDES ET POILS MARGINAUX DES LAMES.

Alors que les lames des *Inocybe* et des *Hebeloma* sont presque toujours pourvues de cystides, celles des *Cortinarius* en sont généralement dépourvues. Chacun connaît les cystides faciales ou (et) marginales des *Inocybe*. C'est à RICKEN (1915) que revient le mérite d'avoir reconnu que, si l'arête des lames des *Hebeloma* est blanchâtre, comme l'avait bien noté FRIES, c'est parce que sa structure est différente de celle des faces, l'arête présentant des cystides (filiformes-claviformes). Suivant RICKEN, chez les *Cortinaires*, il n'y a pas de cystides sur les faces des lames et il n'y en a que rarement sur l'arête. Si, depuis, on a découvert quelques espèces de *Cortinaires* présentant des cystides faciales, il faut reconnaître que ces espèces sont en nombre infime. Si l'on connaît davantage de *Cortinaires* présentant des cystides sur l'arête de leurs lames, il faut bien admettre que, dans la majorité des espèces de ce genre, l'arête des lames est dépourvue de cystides ou de poils; on n'y rencontre que des basides. L'absence fréquente de cystides, tant faciales que marginales, est un caractère remarquable du genre *Cortinarius*, qui l'oppose, non seulement aux deux autres genres de *Cortinariaceae* que sont *Inocybe* et *Hebeloma*, mais encore à tous les genres de la famille voisine *Strophariaceae*, que la couleur de la sporée y soit de même type que celle des *Cortinariaceae* ou différente.

3°. CORTINE.

Bien qu'inconstantes, d'autres particularités opposent le genre *Cortinarius* à l'ensemble des genres *Inocybe* et *Hebeloma*. Dans chacun des genres *Hebeloma* et *Inocybe* existent, à côté d'espèces cortinées, des espèces dépourvues de cortine, et, dans nombre de celles-ci, le stipe est entièrement pruineux ou poudré par des poils ou des cystides. Rien de tel dans le genre *Cortinarius*; toutes les espèces sont cortinées et, chez celles dont le stipe est pruineux, la pruine est localisée au sommet.

4°. PAROI DES SPORES.

a. ORNEMENTS DES SPORES, DIFFERENCIATIONS APICALES.

Lorsqu'on étudie la paroi des spores on arrive à la conclusion que les *Hebeloma* sont malgré tout plus proches des *Cortinarius* qu'ils ne le sont des *Inocybe*.

Parmi les caractéristiques données par RICKEN de ses *Cortinariii* (qui correspondent exactement au genre *Cortinarius*) et des *Hebeloma*, figure le fait que, dans ces deux ensembles, les spores sont rugueuses-verruqueuses.

Ce que nous savons des ornements de la spore des Cortinaires, notamment à la suite des recherches d'électronique de PERREAU (1967) et de CLÉMENÇON (1972), nous fait conclure qu'ils sont d'origine périsporique, qu'il y a souvent, au-dessus de la couche aux ornements, un plafond ectosporique ou ectopérisporique, et, au-dessous de cette couche, un podostratum d'ailleurs facilement individualisable en photonique, après traitement potassique. L'ornementation de la spore des *Hebeloma* est de même nature et de même allure d'après les recherches d'électronique de BESSON (voir notamment BESSON et BRUCHET, 1972) (Fig. 68, en haut).

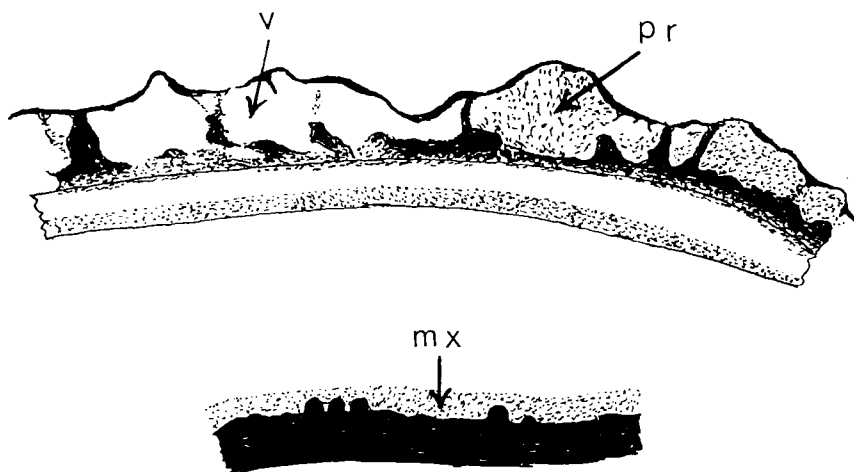


Fig. 68. — Portions de paroi sporique telles que vues en microscopie électronique sur coupes ultrafines (schémas exécutés d'après des clichés de CAPELLANO).

En haut : un *Hébelome* cortiné, montrant (en noir) les piliers intrapérispériques qui constituent les ornements ; les espaces ménagés par ces piliers sont d'abord remplis par la périspore résiduelle (pr, à droite de la figure), mais se vident ensuite (v, à gauche).

En bas *Inocybe calospora*, montrant une partie de la paroi d'un des aiguillons qui donnent à la spore de cette espèce examinée en microscopie photonique, l'aspect d'une châtaigne. Remarquer que les fins ornements (invisibles en photonique) noyés dans le myxosporium (mx) de cet aiguillon se présentent comme des émergences de l'épispore, dont seule la partie externe est ici figurée (en noir).

Il est à peine besoin de rappeler que les ornements de la spore, si frappants en photonique, que l'on rencontre dans plusieurs espèces d'*Inocybe*, ne sont en rien comparables aux ornements d'origine périsporique des Cortinaires et des *Hébelomes*, qu'ils ne correspondent qu'à des déformations de l'ensemble épispore + périspore, qui est comme cabossé à leur niveau. Si PEGLER et YOUNG ont reconnu (1972) en électronique, sur des vues de face de la paroi de plusieurs espèces, de très fines verrues, qui sont totalement invisibles en photonique, CAPELLANO a montré (1976), grâce à des électrographies de coupes ultrafines de spores, que ces ornements sont de minuscules surrections de l'épispore dans la périspore (Fig. 68, en bas) et ne sont donc en aucune façon comparables aux ornements d'origine périsporique des Cortinaires et des *Hébelomes*.

Lorsque des spores d'*Inocybes* présentent une papille apicale, celle-ci correspond toujours à un amincissement local de la paroi et non à un épaissement, comme c'est le cas chez plusieurs Cortinaires ou *Hébelomes*.

b. ENDOSPORE.

On peut enfin ajouter que, tant en photonique, après traitement potassique, qu'en électronique, la paroi sporique des *Inocybe* apparaît souvent plus simplement bâtie que celle de nombre de Cortinaires ou d'Hébélomes. Il est probable que tous les Cortinaires différencient une endospore typique puisque CLÉMENÇON a reconnu celle-ci en microscopie électronique sur coupes ultrafines chez toutes les espèces de ce genre qu'il a examinées (une trentaine), et que nous avons facilement repéré une endospore réfringente en photonique après traitement potassique chez toutes les espèces où nous l'avons recherchée.

A cet égard les *Hebeloma* se comportent comme les Cortinaires. Les Fig. 30 et 31, illustrant plus haut nos Généralités sur les *Agaricales*, montrent fort nettement la différenciation d'une endospore dans trois espèces de ce genre ; d'une façon générale, l'endospore est facilement mise en évidence chez les *Hebeloma*, tant en électronique qu'en photonique (BESSON et BRUCHET, 1972).

Par contre, d'après nos observations en photonique (1976) et d'après celles de CAPELLANO en électronique (1976), les espèces d'*Inocybe* qui différencient une endospore sont en infime minorité. Etudiant, en photonique, après traitement potassique, les spores de 45 espèces de ce genre, nous n'en avons trouvé que 6 chez lesquelles on pouvait discerner assez distinctement une endospore, sur un nombre important de spores. Etudiant, en électronique, la paroi sporique de 25 espèces d'*Inocybe*, CAPELLANO n'a trouvé d'endospore que chez 3 d'entre elles. L'absence très générale d'endospore est donc un caractère qui oppose les *Inocybe* aux Cortinaires et aux Hébélomes, comme aussi à beaucoup de *Strophariaceae*.

c. DEXTRINOÏDIE ET CYANOPHILIE DE LA PAROI SPORIQUE.

Sur matériel décoloré par traitement potassique, nous avons reconnu, dans de nombreuses espèces des trois grands genres de *Cortinariaceae*, que la paroi des très jeunes ébauches de spores est très franchement dextrinoïde, même chez des espèces dont la paroi de la spore mûre ne se colore absolument pas dans l'acide acétique iodé. Par sa dextrinoïdie, la paroi de la très jeune ébauche de spore tranche sur la paroi du stérigmate, qui est insensible à l'acide acétique iodé (KÜHNER, 1976). La dextrinoïdie de la spore jeune n'est d'ailleurs pas particulière à des espèces de cette famille.

Dans le genre *Inocybe*, la paroi de la spore mûre n'est généralement pas dextrinoïde après traitement potassique. Du moins l'avons-nous vérifié pour une quarantaine d'espèces, en notant que, dans d'assez nombreux *Inocybe*, la paroi reste dextrinoïde tant qu'elle est encore mince et facile à froisser dans les préparations, ne perdant cette propriété que lorsqu'elle est devenue épaissie et non froissable ; les *I. napipes* et surtout *pseudoasterospora* comptent parmi les espèces où la dextrinoïdie se maintient le plus longtemps au cours du développement de la spore.

Concernant le comportement de la paroi sporique décolorée par traitement potassique en présence d'acide acétique iodé, les genres *Cortinarius* et *Hebeloma* nous montrent, d'une espèce à une autre, des variations bien plus considérables que le genre *Inocybe*.

Dans le genre *Cortinarius*, la paroi sporique se montre dextrinoïde chez de nombreuses espèces. Elle l'est fortement, jusqu'à maturité inclusivement, chez *C. aurantioturbinatus*, *fulgens*, *orichalceus* par exemple. Mais, chez certaines espèces, l'intensité de la dextrinoïdie est plus faible à maturité que sur les spores jeunes, comme par exemple chez *C. collinitus*, *speciosissimus*, *renidens*. Il arrive

enfin que la dextrinoïdie soit très faible à nulle sur les spores mûres, comme chez *C. alpinus*, *trivialis*, *salor*, *violaceus*.

Le genre *Hebeloma* nous montre des variations analogues. S'il est probable que la paroi est toujours dextrinoïde, parfois même fortement, sur les spores très jeunes, dans les 3/4 des quelque 40 récoltes étudiées elle ne l'est plus sur les spores mûres ; parmi les espèces où la dextrinoïdie persiste jusqu'à maturité, rares sont celles où elle est forte ; c'est le cas pour *H. sacchariolenis* et *H. sinapizans* ; c'est chez cette dernière espèce que la dextrinoïdie la plus puissante a été notée dans ce genre.

Comme nous l'avons fait remarquer en 1976 : « il est probable que chez toutes les *Agaricales* chromosporées la paroi de la spore mûre est plus ou moins cyanophile lorsqu'elle a subi l'action d'une lessive de potasse, même ou surtout si celle-ci ne l'a pas parfaitement décolorée ». Cette règle est valable pour les trois grands genres de *Cortinariaceae*.

Chez les *Inocybe*, la paroi décolorée par traitement potassique n'est en général que modérément cyanophile à maturité ; le cas de *I. calospora*, où la cyanophilie est intense, semble exceptionnel. La cyanophilie est souvent plus marquée sur les spores jeunes, dont la paroi, encore mince et froissable, prend une couleur violette ; chez *I. godeyi*, les minuscules ébauches de spores se colorent en violet-noir en présence du bleu lactique ; ceci est en accord avec une règle que nous avons énoncée en 1976, suivant laquelle une paroi fortement dextrinoïde est toujours fortement cyanophile.

Chez les *Cortinaires*, la coloration prise par la paroi de la spore mûre en présence de bleu lactique est plus ou moins intense suivant les espèces. Chez certaines, particulièrement des *Scauri*, comme *C. alnobetulae*, *aurantioturbinatus*, *elegantior*, *odorifer*, *orichalceus*, elle devient d'un bleu outremer opaque ; nous la disons « ultracyanophile ». Un peu moins cyanophile, mais encore intensément, est la paroi de nombreuses espèces, tant non visqueuses que visqueuses ; elle est plus modérément cyanophile chez d'autres.

Dans le genre *Hebeloma*, la cyanophilie de la paroi sporique décolorée par traitement potassique, est tantôt faible, tantôt forte, suivant les espèces ; les spores de *H. sacchariolenis* peuvent être qualifiées d'ultracyanophiles.

5°. FORME DES BASIDES.

Il est probable que, par la forme de leurs basides stérigmatées, les *Hébelomes* se distinguent des *Inocybes* et des *Cortinaires*. Chez les *Hebeloma* les basides semblent du même type que celles des *Strophariaceae* de la tribu *Pholiotae* : à maturité leur partie supérieure, toujours plus ou moins cylindracée, est fortement saillante au-dessus du niveau atteint par les basidioles et par les pseudoparaphyses ; il arrive que, plus tôt, elles soient subétranglées vers le milieu de leur longueur, au-dessus d'une partie inférieure alors un peu renflée-claviforme. Chez les *Inocybe* et les *Cortinarius* les basides stérigmatées sont souvent de forme bien plus banale, claviformes comme les basidioles. Seules des recherches plus précises, dans lesquelles on suivrait l'évolution de la forme de la baside en fonction de son âge et de l'âge du carpophore, permettraient de dire dans quelle mesure les différences que nous venons d'évoquer sont réelles.

6°. CONCLUSION.

Si nous rappelons que manquent, dans les genres *Cortinarius* et *Hebeloma*, ces pleurocystides cristallifères, à paroi épaissie, si répandues dans le genre *Inocybe*, nous pensons avoir suffisamment fait comprendre pourquoi nous ne pouvons plus admettre la réunion, dans une même tribu, des genres *Hebeloma*

et *Inocybe*, si cette tribu ne comprend pas aussi le genre *Cortinarius*. Une telle réunion nous apparaît comme la perpétuation, dans la période moderne, d'une erreur de jeunesse de FRIÈS, que ce Maître a d'ailleurs rapidement reconnue. Nous constatons avec plaisir que, sans nous avoir en aucune façon consulté, ROMAGNESI vient (1977) d'exclure le genre *Hebeloma* de la tribu *Inocybeae*.

Nous ne le suivrons cependant pas lorsqu'il place *Hebeloma* dans la tribu *Cortinarieae*, apparemment il est vrai dans une sous-tribu spéciale (*Phaeoti*). Il nous paraît plus raisonnable de répartir les trois grands genres en question dans trois tribus différentes : **Cortinarieae**, **Hebelomeae** et **Inocybeae**.

Dans les représentants des deux premières tribus, une ornementation pérисporique est (presque) toujours présente ; elle manque dans toutes les espèces de la troisième, qui se font en outre remarquer par leur sporée de type *Phaeoti* caractérisé. Alors qu'une cortine est toujours évidente chez les représentants des *Cortinarieae*, elle est présente ou absente, suivant les espèces, dans les deux autres tribus.

II. CORTINARIACEAE ET STROPHARIACEAE.

Telle que nous la concevons ici, la famille *Strophariaceae* comprend, à côté de représentants à paroi sporique noirâtre, violacée ou pourprée, de nombreux représentants dont la sporée est ocracée, rouillée ou brune comme l'est celle des *Cortinariaceae*, c'est-à-dire de la série des *Cortinaires* de PATOULLARD. Sont ochrosporés comme les membres de la série des *Cortinaires*, et mésopodes comme eux, les *Strophariaceae* correspondant aux coupures friésiennes *Pholiota*, *Flammula*, *Naucoria* et *Galera*, qui constituent la série des *Pholiotés* de PATOULLARD. Sur quelles bases PATOULLARD s'appuyait-il pour distinguer la série des *Pholiotés* de la série des *Cortinaires* ?

A. CARACTERES DU CARPOPHORE.

Parmi les caractères externes du carpophore on ne trouve guère de différences constantes entre ces deux séries. Selon PATOULLARD la série des *Cortinaires* est caractérisée « par un voile général filamenteux, fugace ou persistant sous forme d'anneau plus ou moins aranéeux (*Cortine*) », alors que les membres de la série des *Pholiotés* sont « à anneau nul ou membraneux, mais non cortiniforme ». La présence d'une cortine chez plusieurs *Flammules* et son absence chez nombre d'*Hébélomes* et d'*Inocybes* rend de telles différences relatives au voile inutilisables pour définir nettement l'une des séries par rapport à l'autre.

B. CARACTERES DES SPORES.

1°. PORE GERMINATIF.

Parmi les caractères microscopiques, PATOULLARD n'a pas davantage trouvé de différences constantes entre la série des *Cortinaires* et la série des *Pholiotés*. Selon lui on trouve, dans la série des *Pholiotés*, des espèces à pore germinatif à côté d'espèces voisines sans pore, ce qui fait que cette série occupe une position intermédiaire par rapport à sa série des *Pratelles*, dont les représentants, pour la plupart non ochrosporés, seraient tous pourvus d'un pore (ce qui s'est révélé inexact) et nombre d'autres séries parmi lesquelles la série des *Cortinaires*, caractérisées par l'absence constante de pore.

L'absence de pore typique semble un caractère qui se retrouve dans tous les membres de la série des *Cortinaires*. Ce n'est cependant pas un caractère différentiel décisif puisque la série des *Pholiotés* renferme à la fois des espèces à pore germinatif et d'autres qui en sont dépourvues.

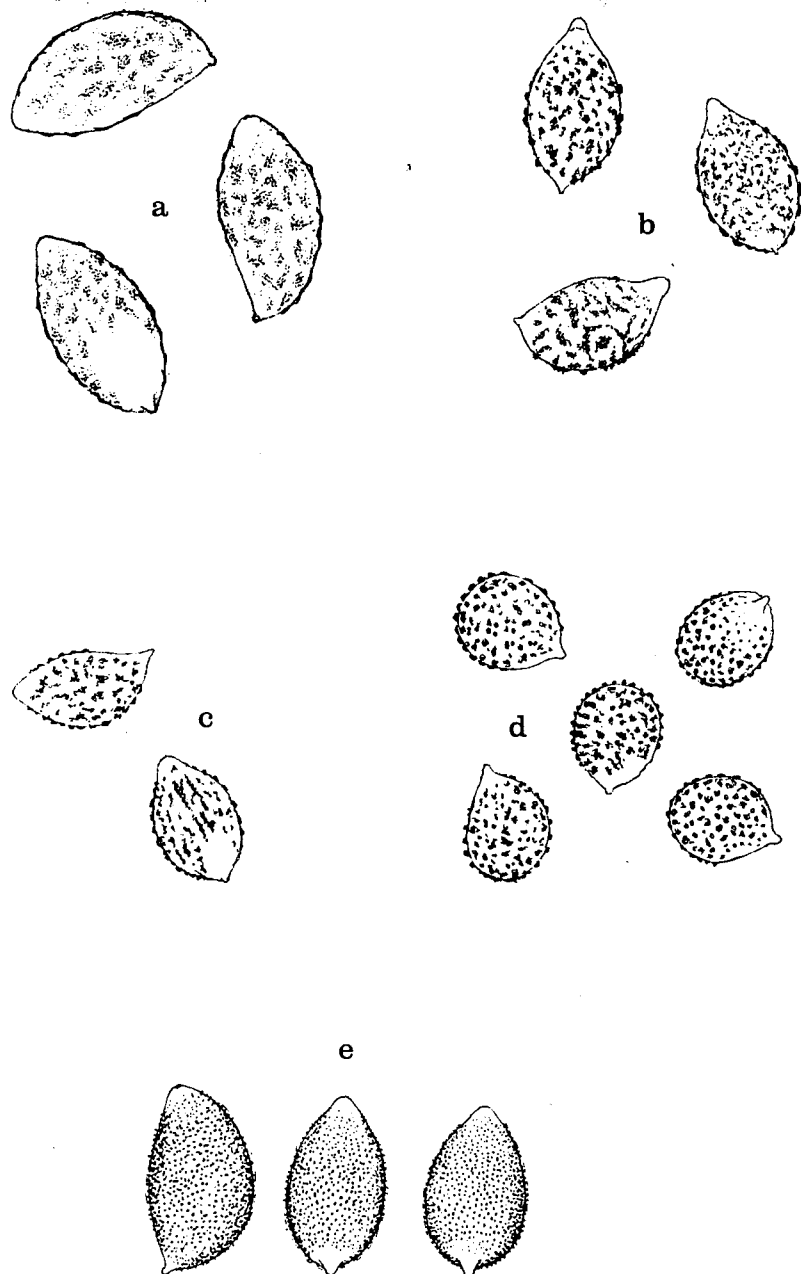


Fig. 69. — Spores de *Cortinariaceae*. *Cortinarius trivialis* (a), *C. elegantior* (b), *C. odorifer* (c), *C. salor* (d), *Hebeloma sacchariolens* (e). Remarquer la forte individualisation d'une papille apicale chez *C. elegantior* (b), la présence d'une plage supraapiculaire lisse plus ou moins mal délimitée chez *C. trivialis* (a) et *C. dorifer* (c), l'absence d'une telle plage chez l'*Hebeloma* (e).

2°. *PLAGE.*

On sait combien sont nombreuses, chez les *Strophariaceae* à ornementation périssporique, les espèces qui présentent une plage supraapiculaire lisse. En 1926 nous attirions l'attention sur ce type de caractère passé inaperçu jusque là, en le figurant chez des *Galerina* ; en 1935 nous signalions l'existence d'une plage chez un *Phaeocollybia* ; si, en 1949, SINGER disait encore les spores des *Gymnopilus* sans plage, on a reconnu depuis que plusieurs espèces de ce genre présentent une plage indiscutable. La présence d'une plage n'est cependant pas un caractère constant des *Strophariaceae* à ornementation périssporique puisque nous avons montré que les *Galerina* du sous-genre *Tubariopsis* n'en présentent pas.

Il est certain que, parmi les *Cortinariaceae* à ornementation périssporique, les *Hebeloma* (et les *Alnicola*) ne présentent pas de plage supraapiculaire lisse ; nous avons attiré l'attention sur ce point en 1935. En 1975, un spécialiste des Cortinaires, MOSER, précise qu'il n'y a pas de plage aux spores des Cortinaires, à la seule exception de *C. violaceus* et d'un nombre infime d'espèces qui en sont voisines, pour lesquelles il dit d'ailleurs la plage plus ou moins indistincte.

On pourrait donc être tenté de dire que l'absence de plage sur la spore des *Cortinariaceae* à ornementation périssporique est un caractère presque général. Mais, dans une quinzaine d'espèces disséminées dans l'ensemble du genre *Cortinarius* (*Myxacium*, *Scauri*, *Cliduchi*, *Anomali*, *Telamonia*), nous avons noté l'existence d'une plage supraapiculaire lisse ou presque (Fig. 69) ; il est vrai que cette plage, tantôt petite ou étroite, tantôt assez haute, n'est jamais brutalement délimitée, mais on pourrait en dire autant de la plage de nombre de *Strophariaceae*.

C. CHRYSOCYSTIDES DES STROPHARIACEAE.

Bien qu'elle ne soit qu'une caractéristique négative, une autre particularité microscopique des *Cortinariaceae* mérite d'être signalée ; il s'agit de l'absence (presque) générale de chrysocystides¹. Cette absence n'est pas non plus un caractère différentiel décisif car, si ce type de cystide ne se rencontre guère en dehors de la famille *Strophariaceae*, qui comprend la série des *Pholiotetes*, de nombreuses espèces de cette série en sont dépourvues. PATOULLARD n'a pu signaler ce caractère négatif de sa série des Cortinaires, car, à son époque, le terme chrysocystide n'était pas encore créé, et les caractères de ce type de cystide, qui sont essentiellement des caractères du contenu cellulaire, n'avaient pas encore été précisés.

D. MODE DE VIE. POSSIBILITES DE CULTURE PURE.

Si, dans la définition de chacun des genres *Cortinarius*, *Hebeloma* et *Inocybe*, PATOULLARD a bien précisé, à la suite de FRIES, que ces coupures ne renferment que des champignons venant sur le sol, il n'a pas invoqué ce caractère pour définir la série des Cortinaires qu'ils constituent. C'est vraisemblablement parce que, dans la série des *Pholiotetes*, on trouve, non seulement des espèces venant sur le bois, sur les excréments ou le fumier, mais encore des espèces venant sur le sol et qu'à son époque on ignorait qu'il peut exister une différence fondamentale entre les modes de vie des espèces terrestres des deux séries. Jusqu'à plus ample

1. *Cortinarius rubicundulus* (= *pseudobolaris*) constitue la seule exception à cette règle que nous connaissons. Dès 1937, ROMAGNESI figurait les cystides de cette espèce, « qui apparaissent, si on les observe dans l'ammoniaque, avec à l'intérieur une sorte d'inclusion d'aspect cristallin et colorée en jaune clair ».

informé, il semble qu'aucun membre de la *série des Pholiotés* ne soit capable de former, avec les racines de phanérogames ligneuses, ces complexes connus sous le nom d'*ectomycorhizes*, alors qu'il est démontré que de nombreux membres de la *Série des Cortinaires*, appartenant à ses divers genres, en forment couramment.

Les partenaires ligneux des *Cortinariaceae* qui, en zone silvatique, sont des arbres ou des arbustes, sont, en zone alpine, des arbrisseaux nains, Saules ou Dryades, qui forment des tapis au ras du sol. Les représentants des genres *Cortinarius*, *Hebeloma* et *Inocybe* comptent parmi les *Agaricales* les plus caractéristiques de ces tapis. Les exigences de la symbiose ectomycorhizique expliquent sans doute l'étroite spécificité d'habitat de certaines espèces et par exemple des *Alnicola*, dont les plus typiques viennent uniquement sous les Aulnes, alors que d'autres ne viennent qu'au voisinage des Saules.

Concernant la possibilité d'obtenir des mycéliums de *Cortinariaceae* en culture pure sur milieux gélosés à partir de fragments de feuilletts, la monumentale Thèse de notre Collaborateur ODDOUX (1935, publ. 1937) donne certainement une idée d'ensemble assez juste.

ODDOUX n'a enregistré aucun échec avec les Hébélomes, et notre Collaborateur BRUCHET, qui a travaillé sur un nombre bien plus considérable d'espèces de ce genre (1973), arrive également à la conclusion que l'obtention de mycéliums d'*Hebeloma* en culture pure est chose généralement facile.

Par « bouturage » de fragments de feuilletts sur milieux gélosés, ODDOUX a obtenu des mycéliums en culture pure pour une trentaine des quelques 70 espèces de Cortinaires essayées ; parmi les espèces qui n'ont rien donné figurent notamment des espèces hygrophanes et des espèces à couleurs brillantes du groupe de *C. cinnamomeus* (section *Nitidae* J. E. Lange).

Les résultats obtenus par ODDOUX avec les *Inocybe* sont bien différents. Sur quelque 35 espèces essayées, 5 seulement lui ont donné une croissance mycélienne, d'ailleurs souvent faible. Pour toutes les autres, il n'a constaté aucun départ de croissance, si minime soit-il, malgré la grande diversité des milieux de culture utilisés et la multiplicité des essais, au cours de 5 années de recherches. Parmi les *Cortinariaceae*, les *Inocybe* se trouvent, à ce point de vue, aux antipodes des *Hebeloma*, ce qui vient à l'appui de la manière de voir de ROMAGNESI, que nous partageons, suivant laquelle ces deux genres ne doivent pas être placés dans la même tribu.

Lorsqu'on met en présence de Phanérogames ligneuses convenables des mycéliums de *Cortinariaceae* en culture pure sur milieux gélosés, il est souvent facile d'obtenir la formation d'*ectomycorhizes*. BRUCHET (1973), qui a réussi de telles synthèses ectomycorhiziques avec divers Hébélomes, a reconnu que certaines espèces de ce genre, susceptibles d'induire la formation d'*ectomycorhizes*, peuvent former des carpophores en culture pure, en l'absence de tout partenaire chlorophyllien ; ce sont des champignons facultativement mycorhiziques.

Les tentatives faites pour obtenir des mycéliums d'*Inocybe* à partir de fragments de feuilletts s'étant le plus souvent soldées par des échecs, on comprend qu'aucun mycélium d'espèces de ce genre n'ait apparemment pu être obtenu à partir de spores.

On est fort peu renseigné sur les tentatives faites en vue d'obtenir des cultures de Cortinaires à partir d'une seule spore, vraisemblablement parce qu'elles se sont soldées par des échecs. Si BRUCHET a réussi à obtenir de telles cultures

monospermes avec quelques *Hébélomes*, ses tentatives dans ce sens n'ont abouti qu'à des échecs avec la plupart des espèces du genre.

E. DIFFERENCE D'ALLURE ENTRE LES FAMILLES CORTINARIACEAE ET STROPHARIACEAE.

Il est instructif de comparer la valeur taxinomique des grandes coupures friesiennes réparties par PATOULLARD entre sa *série des Cortinaires* et sa *série des Pholiotés*, et de considérer le sort que leur ont réservé les Systématiciens modernes.

Les coupures friesiennes rangées par PATOULLARD dans sa *série des Cortinaires* sont brutalement délimitées les unes par rapport aux autres. Concernant leur valeur hiérarchique, rappelons que, très vite, FRIES a promu *Cortinarius* à la dignité générique et que, temporairement il est vrai, il avait également admis *Inocybe* comme genre. Des coupures friesiennes rangées par PATOULLARD dans sa *série des Cortinaires*, une seule, *Hebeloma*, a toujours été considérée par FRIES comme une simple subdivision de son énorme genre *Agaricus*. Les coupures *Cortinarius*, *Hebeloma* et *Inocybe* sont des coupures naturelles, comme l'avait précisé leur auteur. Si certains ont proposé leur démembrement, se bornant d'ailleurs le plus souvent à élever au rang de genres des sections ou des sous-genres délimités par FRIES, ces démembrements ne sont généralement pas admis aujourd'hui.

Il en est tout autrement des coupures friesiennes *Pholiota*, *Flammula*, *Naucoria* et *Galera*, qui constituent la *série des Pholiotés* de PATOULLARD, coupures que leur auteur considérait comme de simples subdivisions de son énorme genre *Agaricus*. Ces coupures étaient très souvent mal délimitées les unes par rapport aux autres et leur ensemble a subi, dans la période moderne, des remaniements systématiques considérables (démembrements et remembrements) grâce à l'utilisation de caractères inconnus de FRIES, des caractères microscopiques. FRIES ne se faisait d'ailleurs aucune illusion sur leur valeur taxinomique et, par exemple, il a clairement indiqué que sa coupure *Pholiota* était artificielle. Sa coupure *Naucoria* l'était également, et l'un des produits de son démembrement, notre genre *Alnicola*, est si proche du genre *Hebeloma* que nous le transférons ici à côté de ce dernier, dans la *série des Cortinaires* de PATOULLARD, c'est-à-dire dans la famille *Cortinariaceae*, telle que nous la concevons aujourd'hui.

Après ce que nous venons de dire de la *série des Cortinaires*, on peut légitimement se demander s'il est raisonnable de classer dans une même famille les trois genres *Cortinarius*, *Hebeloma* et *Inocybe*, aussi brutalement distincts les uns des autres. Si la parenté des Hébélomes avec les Cortinaires ne semble guère douteuse, la parenté des Inocybes avec ces deux genres paraît beaucoup plus incertaine. Il est cependant troublant de constater que les espèces dont le stipe présente un bulbe marginé sont nombreuses chez les *Inocybe* comme chez les *Cortinarius*, alors que nous n'en connaissons guère chez d'autres ochrosporés, il est peut-être encore plus important de noter l'existence, dans ces deux genres, d'espèces présentant des colorations violettes ou bleues sur les lames et (ou) sur les parties jeunes du stipe (sommets) et du chapeau (marge), d'autant que nous avons précisé (1934) que la pigmentation de la var. *lilacina* de *Inocybe geophylla* est, comme les pigmentations bleues ou violettes de nombreux Cortinaires (1949), une pigmentation cytoplasmique.

III. LES CORTINARIACEAE AUX POINTS DE VUE ONTOGENETIQUE ET PHYLOGENETIQUE.

A. CARACTERES PRIMITIFS ET CARACTERES EVOLUES. EFFECTIFS DES GENRES *CORTINARIUS*, *INOCYBE* ET *HEBELOMA*.

Par les particularités du développement du carpophore, telles qu'elles ont été résumées par REIJNDERS, la famille *Cortinariaceae* apparaît comme la plus primitive des familles d'*Agaricales* au sens étroit où nous prenons ici cet ordre.

Sont inconnus, dans cette famille, les types ruphyméniens ; les lames se forment toujours par plissement.

Sont également inconnus les types hyménocarpes ; les espèces étudiées se sont toutes révélées piléostipitocarpes ou même stipitocarpes.

Sont encore inconnus les types paravélangiocarpes et les types gymnangiocarpes, ce qui est vraisemblablement en rapport avec le fait que les espèces dont la surface piléique est celluleuse sont tout à fait exceptionnelles dans la famille, ce qui accentue encore son caractère primitif ; les *Cortinariaceae* sont souvent monovélangiocarpes, comme nombre d'*Inocybe* et d'*Hebeloma*, ou bivélangiocarpes comme nombre de *Cortinarius*.

On rencontre d'innombrables boucles dans l'immense majorité des *Cortinariaceae* ; l'absence de boucles y est limitée à de minuscules ensembles d'espèces, aberrantes par ailleurs dans les genres auxquelles elles appartiennent, comme la stirpe *Bohemica* de la coupure *Alnicola* (KÜHNER et MAIRE, 1935), stirpe aberrante par le caractère celluleux du revêtement piléique, et le groupe des *Cortinarius elatior* et *mucifluus* (K. 1949), dont MOSER a fait en 1975 sa section *Defibulati*, aberrante dans le genre *Cortinarius* par le grand développement pris par les poils marginaux des lames (RICKEN, 1915).

Concernant le nombre de noyaux par article fondamental du stipe la famille *Cortinariaceae* n'est pas très évoluée dans l'ensemble. En 1958, ayant étudié à ce point de vue quelque 75 espèces de l'ensemble des trois genres *Cortinarius*, *Inocybe* et *Hebeloma*, nous n'avons rencontré que des articles à 2, 3 ou 4 noyaux dans une quarantaine d'espèces, soit plus de 50 % des *Cortinariaceae* étudiées ; ces espèces sont réparties entre les trois genres : *Hebeloma* (la plupart des espèces du genre), *Cortinarius* (60 % des espèces du genre) et *Inocybe*. Le nombre de noyaux par article fondamental du stipe n'atteignait 6 à 10 que dans 12 % des *Cortinariaceae* ; il ne dépassait 10 que dans 5 % des espèces de la famille.

Comme les caractères que nous venons d'évoquer, le fait que les lames des *Cortinariaceae* soient adnées dans toutes les espèces et qu'il n'y ait généralement pas de pore germinatif aux spores, parlent en faveur du caractère relativement primitif de la famille.

On comprend mal, dans ces conditions, que la famille *Cortinariaceae* soit, de loin, la plus nombreuse en espèces des 4 familles d'*Agaricales*.

Elle le doit d'ailleurs essentiellement aux deux genres *Cortinarius* et *Inocybe*, qui sont, de très loin, les genres les plus nombreux en espèces de l'ensemble des *Agaricales*. Rien qu'en France le genre *Cortinarius* comprend plus de 300 espèces, le genre *Inocybe* certainement au moins une centaine, alors que l'on ne compte guère qu'une vingtaine d'Hébélomes typiques. Encore faut-il remarquer que les chiffres indiqués pour les Cortinaires et les Inocybes ne constituent que de grossières approximations, l'inventaire des espèces étant loin d'être achevé.

A propos du genre *Cortinarius*, R. HEIM a très justement écrit : « La connaissance véritable de l'ensemble des touches spécifiques de ce tiroir gigan-

tesque paraît hors de mesure avec le pouvoir captateur de la mémoire et de l'acuité visuelle d'un même naturaliste, serait-il exceptionnellement doué ».

Le même auteur écrivait encore : « La monographie descriptive, exhaustive, mondiale, raisonnée, et souhaitée, du genre *Inocybe* ne peut être, pour des obligations de comparabilité valable, que l'œuvre d'un même Mycologue et ne verra probablement jamais le jour parce qu'elle reste humainement hors de notre portée ».

Si la famille *Cortinariaceae* semble relativement primitive en ce qui concerne l'ensemble des caractères morphologiques (qu'ils soient macro — ou microscopiques) et ontogénétiques, elle apparaît au contraire très évoluée par le mode de vie, car la faculté de contracter des symbioses ectomycorhiziques avec les plantes ligneuses, que possèdent nombre d'espèces de cette famille, très probablement la grande majorité d'entre elles, ne peut évidemment pas être considérée comme un caractère primitif. Il est possible que l'extraordinaire épanouissement de la famille dont nous sommes aujourd'hui les témoins dépassés soit en partie lié à l'acquisition de cette aptitude.

B. ORIGINE DES CORTINARIACEAE.

Si l'origine de la famille *Cortinariaceae* doit être recherchée dans une autre famille actuelle d'*Agaricales*, ce ne peut être que dans la famille *Strophariaceae*. On ne peut nier les ressemblances qui existent entre certaines *Cortinariaceae* et certaines *Strophariaceae* des genres *Pholiota*, *Gymnopilus* et *Galerina*. Bien que, par l'ornementation de ses spores, *Ag. radicosus* soit un *Hebeloma* et non une *Pholiote*, on ne peut nier que ce champignon ressemble, par des caractères d'ordres divers, aux *Pholiotés* du groupe *destruens*. Les *Gymnopilus* ressemblent à des *Cortinaires* par leurs spores rouillées et verruqueuses, et plus précisément, par leur aspect général, à des *Cortinaires* du taxon *Dermocybe*. Les petits *Cortinaires* hygrophanes du groupe de *C. acutus* ressemblent passablement à des *Galerina*. Mais il n'est pas impossible que ces ressemblances ne soient que des convergences.

Si la souche ayant donné naissance au genre *Inocybe* présente encore des représentants vivants, nous pensons qu'il ne peut s'agir que du genre *Naucoria* ; les ressemblances entre *N. limulata* et les *Inocybe* dépourvus de pleurocystides oxalifères de la section *Dulcamarae* suggèrent la possibilité d'une telle origine. Dans le genre *Galerina*, que nous rangeons ici dans la même tribu *Tubariaeae* des *Strophariaceae* que le genre *Naucoria*, se trouve une espèce, *G. nana*, qui possède des pleurocystides oxalifères ressemblant tout à fait à celles que possèdent tant d'espèces d'*Inocybe*.

Le champignon leucosporé *Leucocortinarius bulbiger* ressemble tellement à certains *Scauri* du groupe *Multiformes* que l'on peut être amené à se demander si la souche du genre *Cortinarius* ne devrait pas plutôt être recherchée dans une famille de champignons lamellés à spores blanches, une famille de *Tricholomatales*. Il est vrai qu'en raison de ses ressemblances avec des *Scauri*, *Ag. bulbiger* a pu être considéré comme un mutant à spores non pigmentées d'un *Cortinaire*, mais les recherches de microscopie électronique (CLÉMENÇON, 1978 ; CAPELLANO, inédit) ont montré que, par l'absence totale d'ornementation et par l'absence d'endospore, la paroi sporique de *Ag. bulbiger* ressemble plus à celle d'une *Tricholomatale* qu'à celle d'un *Cortinaire*. La récente découverte (STEGLICH, TOPFER-PETERSEN, REININGER, GLUCHOFF, ARPIN, 1972) dans plusieurs sections du genre *Tricholoma*, d'espèces possédant des pigments jaunes de la même famille chimique que ceux de même couleur que l'on rencontre dans des *Cortinaires*

de sections variées incite aussi à rechercher l'origine des Cortinaires dans des champignons lamellés à spores blanches. Certes, par la tendance marquée à la disparition des boucles, le genre *Tricholoma* peut difficilement être considéré comme la souche du genre *Cortinarius*, mais les deux genres pourraient avoir un ancêtre *leucosporé* commun.

CORTINARIEAE Fayod, emend.

Nous rangeons dans cette tribu, outre le genre type *Cortinarius*, deux genres monospécifiques en Europe : *Rozites*, dont l'espèce type *R. caperata* avait été placée temporairement dans le genre *Cortinarius* par FRIES, et, non sans hésitation, le genre leucosporé *Leucocortinarius*.

Cortinarius Fries

Cortinaria (Pers.) ex Gray.

En 1794 PERSOON distingue dans le genre *Agaricus* une section (qu'il ne nomme pas encore) caractérisée par les lames devenant cannelle, émarginées-adnexes, le chapeau charnu, le stipe souvent bulbeux, « velato s. annulo in fila arachnoidea fisso », section comprenant notamment les *Ag. violaceus*, *cinnameus*, *turbinatus*, *sanguineus*.

En 1797 PERSOON nomme cette section d'espèces mésopodes *Bombycinus*, étiquette qu'il change plus tard (1800) en *Cortinaria*.

Dans ses grandes lignes, l'étiquette *Agaricus*, ser. *Cortinaria*, utilisée par FRIES en 1821 (sans indication de nom d'auteur), recouvre un ensemble comparable à *Agaricus* sect. *Cortinaria* de PERSOON.

Si la majorité des *Cortinaria* de PERSOON était constituée de Cortinaires, ceux-ci étaient accompagnés d'espèces que l'on ne considère plus comme telles. La ser. *Cortinaria* du *Systema* de FRIES était également « impure ». C'est seulement à partir d'*Epicr.* que FRIES l'a épurée en la considérant comme genre *Cortinarius*.

I. CARACTERES DU CARPOPHORE AUTRES QUE LA COULEUR ; LEUR UTILISATION TAXINOMIQUE.

A. LES GRANDES LIGNES DES CLASSIFICATIONS FRIESIENNES DU GENRE *CORTINARIUS* ET LES DEMEMBREMENTS DE CE GENRE UNIQUEMENT BASES SUR DES CARACTERES CONNUS DE FRIES.

1°. APERÇU D'ENSEMBLE ET NOMENCLATURE.

A partir d'*Epicrasis*, FRIES a distingué dans son genre *Cortinarius* 6 grandes divisions, qu'il considérait comme « tribus » et que les auteurs qui lui ont succédé ont considéré comme sous-genres, voire comme genres ; leurs caractéristiques essentielles peuvent être résumées comme suit :

Série 1. Chapeau visqueux.

I. *PHLEGMACIUM*. Stipe sec.

II. *MYXACIUM*. Stipe visqueux.

Série 2. Chapeau ni visqueux, ni hygrophane.

III. *INOLOMA*. Stipe robuste, plus ou moins bulbeux, charnu.

IV. *DERMOCYBE*. Stipe grêle, égal ou atténué, élastique ou fragile, farci à creux.

Série 3. Chapeau non visqueux, mais hygrophane.

V. *TELAMONIA*. Sous la partie supérieure plus ou moins cortinée, le stipe est guêtré - squameux ou annelé.

VI. *HYDROCYBE*. Sous la cortine le stipe n'est ni guêtré, ni annelé.

Dans chacun des sous-genres, FRIES a établi des divisions, dont seules ont été nommées par lui, celles qu'il a définies par des caractères autres que la couleur. Rappelons, à titre d'exemple, les grandes divisions friesiennes des *Phlegmacium*.

SCAURI. La présence d'un bulbe marginé distingue cette section des suivantes.

CLIDUCHI. Voile partiel cortiné inséré dans la partie supérieure du stipe, d'où il pend souvent, à la manière d'un anneau.

ELASTICI. Cortine mince, fugace, s'insérant au milieu du stipe ou plus bas ; le stipe est rigide-élastique.

CAPERATI. Voile partiel formant un anneau véritable, non cortiniforme.

De *Epicr.* à *Hym. Eur.* FRIES n'a guère modifié sa classification ; signalons toutefois que, dans *Hym. Eur.*, la section *Caperati* disparaît des *Phlegmacium* ; l'unique espèce qu'elle contenait, *Ag. caperatus* ayant été transportée dans la coupure *Pholiota*.

Dans le *Systema*, où FRIES reconnaissait dans ses *Cortinari* 4 « tribus » : *Telamonia*, *Inoloma*, *Phlegmacium* et *Dermocybe*, les limites du genre *Cortinari* n'étaient pas encore convenablement tracées.

En effet, des 4 sections, *Raphanoidei*, *Leucopodii*, *Lysiophylli* et *Lignatiles* distinguées dans les *Dermocybe*, 2 renferment surtout des espèces que FRIES devait plus tard expulser des *Cortinari*.

Il s'agit :

de la section *Lysiophylli*, qui groupe des espèces épiphytes, à lames libres, à chapeau viscidule, comme *aleuriatus* et *reticulatus*, dont FRIES devait faire plus tard ses *Pluteolus*, ou villeux, comme *ephebeus*, qui serait transféré plus tard dans les *Pluteus*,

et de la section *Lignatiles*, qui groupe des espèces à chapeau sec et glabre, dont FRIES devait faire plus tard le noyau de la section *Sapinei* de sa coupure *Flammula*.

Ceux des *Dermocybe* qui devaient rester par la suite dans le genre *Cortinari* sont des espèces terrestres, qui constituent :

la section *Raphanoidei*, ainsi nommée à cause de l'odeur et de la saveur souvent raphanoïdes, caractérisée en outre par le chapeau à squamules ou fibrilles innées et par le stipe concolore ou plus clair, avec *bolaris*, *cinnamomeus*, *hemitrichus*, *saniosus*, *acutus*, *obtusus*,

et la section *Leucopodii*, ainsi nommée à cause du fait que le stipe est blanc, comme le voile, caractérisée en outre par le chapeau glabre ou à fibrilles superficielles, avec *armeniacus*, *castaneus*, *decipiens*.

Les *Dermocybe* sont des champignons à voile très fugace, sec, à stipe égal et à lames serrées.

Les *Telamonia* en diffèrent par le fait que le voile de fibrilles aranéuses forme un anneau, qui peut être obsolète, mais qui est assez persistant, et que les lames sont distantes. Il s'agit de champignons à couleur pâlisant.

FRIES considère comme *Telamonia typiques*, les *C. torvus* et *brunneus*.

D'autres espèces de *Telamonia*, que FRIES groupait sous l'étiquette *Heteroclitii*, étaient selon lui « *Raphanoideis affiniores* », comme *armillatus* ou « *Leucopodiis affiniores* », comme *bivelus*.

De ce qui précède on peut conclure que l'un des caractères que FRIES devait considérer dans *Epicr.* comme systématiquement très important, à savoir l'hygrophanéité du chapeau, semble utilisé dans la définition du taxon *Telamonia*, mais ne l'est absolument pas dans celle des *Dermocybe* ; la liste d'espèces donnée plus haut montre que FRIES rangeait alors dans ce taxon, à la fois des espèces hygrophanes, comme *acutus* et *obtusus*, et des espèces non hygrophanes, comme *bolaris* et *cinnamomeus*.

Un autre caractère que FRIES devait, à partir d'*Epicr.*, considérer comme systématiquement fort important, à savoir la viscosité, ne jouait pas dans la classification du *Systema* un rôle plus important que la couleur, couleur à laquelle, à partir d'*Epicr.*, FRIES ne devait plus accorder qu'une importance secondaire.

En effet, si la « tribu » *Phlegmacium* du *Systema* est caractérisée par le chapeau visqueux, elle l'est aussi par l'absence de couleurs bleues.

La distinction entre *Phlegmacium* et *Myxacium* n'était pas encore établie puisque l'on trouve dans les *Phlegmacium* du *Systema* une espèce comme *vibratilis*, qui deviendra un *Myxacium* à partir d'*Epicr.*

Un caractère essentiel de la « tribu » *Inoloma* est la présence de couleurs violacées sur le chapeau ou sur les lames. Mais cette « tribu » renferme à la fois : des espèces à chapeau visqueux, les *Phlegmacioidea*, comme par exemple *calochrous*, *varius*, *varicolor*,

et des espèces à chapeau sec, les *Genuina*, comme *violaceus* et *alboviolaceus*.

Couleur mise à part, la « tribu » *Inoloma* était définie dans le *Systema* par le voile aranéux fugace (par opposition à *Telamonia*) et par le stipe fibrilleux, bulbeux. Pour FRIES ces *Inoloma* sont analogues aux *Tricholoma*.

En 1871 KUMMER divise le genre *Cortinarius* en 3 genres.

Pour l'ensemble des Cortinaires visqueux, il reprend la dénomination friesienne **Myxacium**, qui désignait, dans l'esprit de son créateur, un ensemble beaucoup plus petit.

Quant aux Cortinaires non visqueux, KUMMER les répartit dans deux genres nouveaux, dont les noms rappellent ceux des deux sections : *Raphanoidei* et *Leucopodii* que FRIES distinguait dans sa « tribu » *Dermocybe* du *Systema*.

Genre **Raphanozon** Kummer. Parfois odeur de radis. Carpophores dépourvus de colorations lilas, bleues ou violettes, mais teintés de brun, de brunâtre ou de jaunâtre.

Genre **Leucopus** Kummer. Stipe blanc, blanchâtre (souvent quelque peu lavé de brunâtre), violet ou bleuâtre. Chapeau bleu-lilas ou violet chez plusieurs espèces relativement grandes et charnues.

En 1877, peu après la parution des *Hym. Eur.*, WÜNSCHE élevait à la dignité générique tous les sous-genres de l'*Epicr.*, en conservant les noms que FRIES leur avait donnés, soit **Myxacium**, **Phlegmacium**, **Inoloma**, **Dermocybe**, **Telamonia**, et **Hydrocybe**. Il a été suivi par plusieurs auteurs, et, encore en 1915, par RICKEN.

En 1909 EARLE créait un genre **Bulbopodium** pour les *Scauri*.

Dans leur très grande majorité, les auteurs ont choisi *C. violaceus* comme type du genre *Cortinarius*, et plus précisément de l'ensemble *Inoloma*. C'est pourquoi, si l'on accepte ce choix, on ne peut suivre les auteurs qui ont élevé à la dignité générique l'ensemble *Inoloma* en lui conservant ce nom. Tout ensemble de Cortinaires ayant *C. violaceus* comme type doit s'appeler *Cortinarius*.

Personnellement nous pensons que le choix de *C. violaceus* comme type du genre *Cortinarius* est un choix particulièrement malheureux, car on ne connaît qu'un nombre infime de Cortinaires qui ont en commun avec cette espèce une

pigmentation vacuolaire violette ou bleue, des cystides faciales et marginales bien différenciées et, comme l'a reconnu MOSER, des spores présentant une plage supraapiculaire lisse.

2°. COMMENTAIRES RELATIFS A CERTAINS CARACTERES AYANT SERVI A LA CONSTRUCTION DU SYSTEME DE L'EPICRISIS. LE DEVELOPPEMENT DU CARPOPHORE, LES VOILES ET LE REVETEMENT DU CHAPEAU.

Lorsqu'on examine des primordiums suffisamment jeunes de Cortinaires tels que les *Scauri*, dont le stipe présente, chez l'adulte, un bulbe plus ou moins individualisé, on constate que le stipe est encore réduit au bulbe, déjà très large. Le chapeau repose presque directement sur le bulbe, et l'ensemble est enveloppé par ce que FRIES appelait le *voile universel*. Dès 1889 FAYOD avait reconnu ces faits sur des primordiums d'un *Scauri* qui ne mesuraient encore que 4 mm environ. MOSER a fait récemment des observations analogues sur des primordiums d'environ 10 mm d'un autre Cortinaire du même ensemble, observations en accord avec ce que FRIES avait écrit (*Hym. Eur.*) à propos des *Scauri* : « *Impressio bulbi circa stipitem pendet a pilei margine primo intruso* ». Chez divers Cortinaires qui ne présentent pas de bulbe marginé, le stipe s'ébauche avant le chapeau et s'allonge rapidement alors que le voile universel enveloppe encore tout le primordium.

Il est certain que, conformément à l'opinion exprimée par FRIES, c'est le voile universel qui produit les ornements pédiculaires, zones annulaires ou mèches, qui distinguent les *Telamonia* des *Hydrocybe*, et que la couche visqueuse qui revêt le chapeau des *Myxacium* et en guêtre le stipe, est également une production du voile universel. Avant que le carpophore d'un *Myxacium* ne s'ouvre, il est facile de voir que la couche visqueuse qui revêt le chapeau passe sans discontinuité à celle qui guêtre le stipe par l'intermédiaire d'un voile sous-tendu, gélifié comme elles ; cette couche visqueuse enveloppe donc tout le reste du carpophore, ce qui est la caractéristique d'un voile universel.

La couche visqueuse du chapeau d'un *Phlegmacium* diffère de celle d'un *Myxacium* par plusieurs caractères. Tout d'abord, il est évident qu'au moment où le carpophore s'ouvre, elle ne se poursuit pas sur le stipe en une longue gaine visqueuse continue ; très généralement le stipe est sec. Ensuite il est évident que, dans nombre d'espèces, la couche visqueuse du revêtement piléique des *Phlegmacium* n'est pas originellement superficielle ; en effet, dans plusieurs espèces, on peut observer au-dessus d'elle des restes plus ou moins frappants d'un voile non visqueux, ce que l'on n'a jamais vu chez un *Myxacium* ; ces restes se présentent, tantôt comme des plages aranéofibrilleuses ou soyeuses, tantôt comme de petites plaques étroitement appliquées ; dans certains cas ces plaques sont si frappantes, si bien délimitées, qu'elles font penser, à leur minceur près, aux débris que laisse sur le chapeau de diverses Amanites, la partie supérieure, ou *calyptra*, du voile universel (Fig. 70, au milieu).

Chez certains *Scauri*, d'autres restes du voile universel peuvent être observés à la marge du bulbe, y formant une bordure membraneuse (Fig. 70, en bas) ; dans la plupart des cas cette bordure est étroite et échappe si l'on n'y porte pas suffisamment attention, mais chez *C. volvatus*, la bordure membraneuse, lobée, dépasse la marge du bulbe de plus de 5 mm et ressemble à la volve de certaines Amanites, d'où le nom spécifique choisi pour désigner le champignon en question. KAUFFMAN (1918) qui a bien noté la présence du voile piléique chez plusieurs *Scauri*, a utilisé la présence ou l'absence d'un tel voile pour distinguer les espèces de cette section friesienne. Avec MOSER, nous croyons que tous les

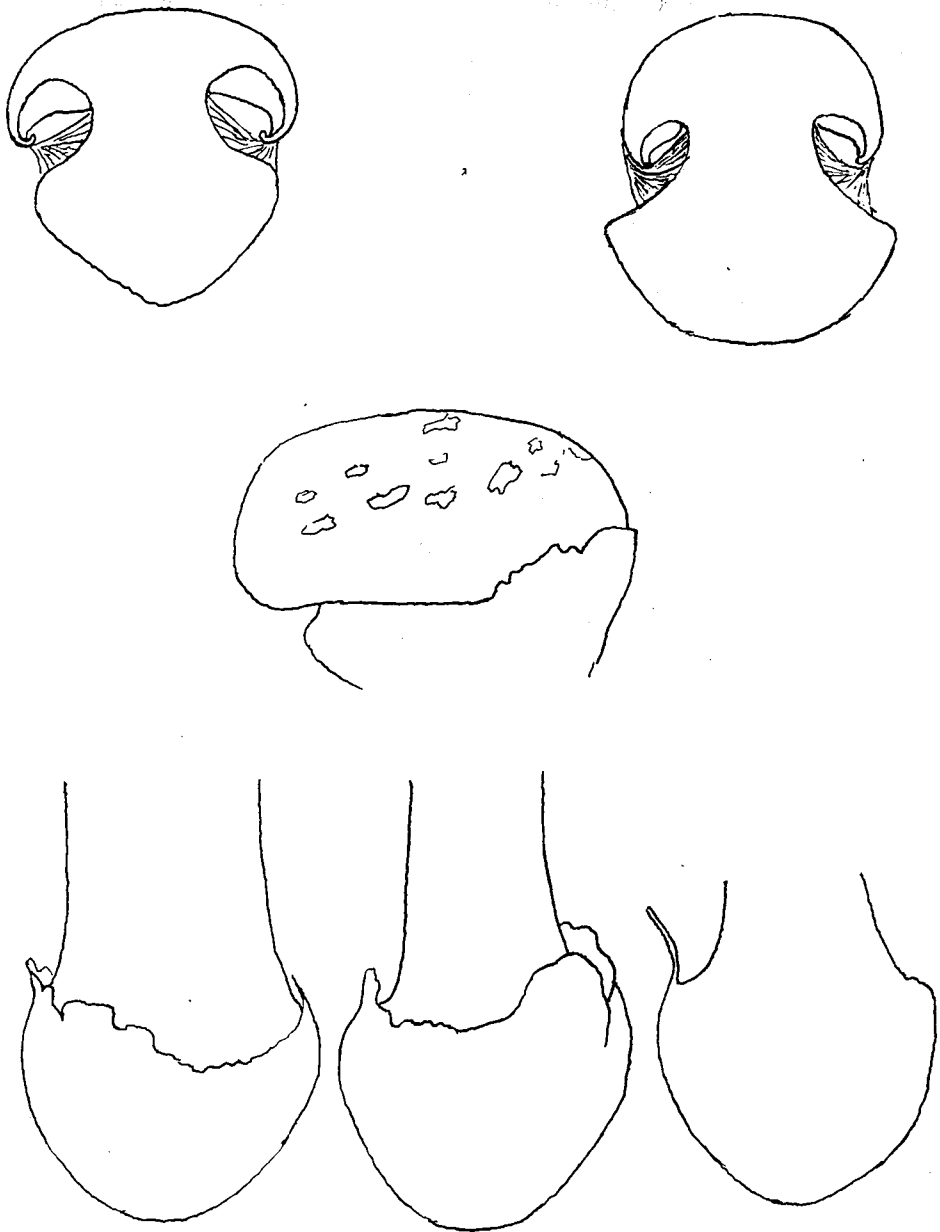


Fig. 70. — Cortinaires de la section *Scauri*.

En haut coupes axiales de carpophores non encore épanouis de *C. calochrous* (à gauche) et de *C. fulgens* (à droite) ; remarquer qu'à ce stade la cortine s'insère sur toute la hauteur du stipe et qu'elle ne s'attache pas exactement à la marge piléique.

Au milieu et en bas : un Cortinaire du groupe *Caerulescentes*, pour montrer les restes du voile universel, dont certains forment de petites plaques sur le chapeau du carpophore en voie d'épanouissement, et dont les autres forment une véritable volve à la base du stipe.

Phlegmacium, et en particulier les *Scauri*, possèdent à l'origine, un voile universel sec, mais qu'il y a tous les intermédiaires entre espèces où ce voile poursuit longtemps son développement et laisse par suite des traces manifestes chez l'adulte, et espèces où il passe facilement inaperçu parce qu'il a déjà disparu sur des primordiums dont le chapeau n'a encore que quelques mm de large.

A propos des *Scauri*, FRIES écrivait déjà (*Hym. Eur.*) : « *Bulbus marginatus* est volvae circumscissae species. In multis cum indumento pileo primo conjunctum vidi, in aliis quoque volvaceum liberum; hinc stipes nunquam a velo universali peronatus ». S'il est vrai que, chez les *Scauri*, le stipe ne montre de restes du voile universel qu'au niveau de la marge du bulbe, il n'en est pas de même chez divers *Chiduchi*, tels que *C. triumphans*, *claricolor* et *turmalis*, où le stipe est plus ou moins longuement guêtré, au-dessous de la zone cortinale, par les restes du voile universel. FRIES a précisé (*Hym. Eur.*) que, chez ces trois espèces, c'est le voile universel, dont des restes sont visibles à la surface du chapeau, qui laisse sur le stipe des mèches fauves concentriques chez *C. triumphans*, des mèches blanches, laineuses chez *C. claricolor*, une laine blanche fugace chez *C. turmalis*.

Chez certains *Inoloma* et *Dermocybe*, des restes d'un voile guêtrant peuvent être également observés sur le stipe; *C. (Inoloma) pholideus* illustre le cas de façon particulièrement spectaculaire (Fig. 71, à gauche) : un peu plus bas que la zone cortinale, le stipe présente un anneau, au-dessous duquel il est hérissé de mèches brunes, comme l'est le chapeau; il est clair que mèches piléiques et pédiculaires se rattachent au voile universel, comme d'ailleurs l'anneau, qui a même coloration et même texture qu'elles. Chez *C. (Dermocybe) spilomeus*, il n'y a pas d'anneau sur le stipe, qui est orné de flocons rouge cerise, orangés ou safranés, qui se retrouvent assez souvent sur la marge du chapeau. Les flocons du stipe de *C. (Dermocybe) anomalus* sont beaucoup moins frappants car ils sont seulement ocracés ou, plus souvent, jaunâtre pâle, et qu'ils s'oblitérent facilement; il s'agit encore de restes d'un voile universel guêtrant le stipe, car dans la variété où ces flocons sont particulièrement colorés, ocracés, nous avons parfaitement vu, à la loupe, de légers débris subocracés sur le revêtement piléique proprement dit, et ceci jusqu'au disque.

Sur le carpophore non ouvert, le voile aranéeux et sec qu'est la cortine forme le plancher de la cavité annulaire dont le plafond est occupé par les lames; à ce stade on peut reconnaître, chez les espèces qui présentent une marginelle piléique incurvée, que la cortine ne s'insère pas au bord extrême du chapeau, mais un peu au-dessus; MOSER pense que la cortine est en continuité avec la couche supérieure (Epicutis) de la cuticule; on ne peut espérer le démontrer que chez les Cortinaires dont l'épicutis est distinct du voile universel, comme par exemple les *Phlegmacium*, dont nous avons vu plus haut que leur épicutis est visqueux alors que le voile universel n'est pas gélifié. Pour FRIES (*Hym. Eur.*), le voile aranéeux des Cortinaires est un voile distinct de la cuticule piléique, un voile superficiel; on comprend alors que, dans *Monogr.*, il ait pu rattacher ce voile aranéeux au voile universel.

Sur le carpophore non ouvert on peut également reconnaître que la zone d'insertion de la cortine sur le stipe peut s'étendre sur une grande hauteur; chez les *Scauri*, la cortine peut s'insérer initialement sur toute la hauteur du stipe comprise entre le dessus du bulbe et l'insertion des lames (Fig. 70, en haut).

Une cortine sèche peut être également reconnue chez les *Myxacium*; elle y est simplement doublée extérieurement par le voile universel visqueux; sur le stipe elle peut se poursuivre vers le bas au-dessous du niveau supérieur de la

guêtre pédiculaire visqueuse du voile universel, la partie basse de la cortine se trouvant alors coincée entre cette guêtre et le stipe, comme on peut le voir chez *C. delibutus* (Fig. 71, à droite).

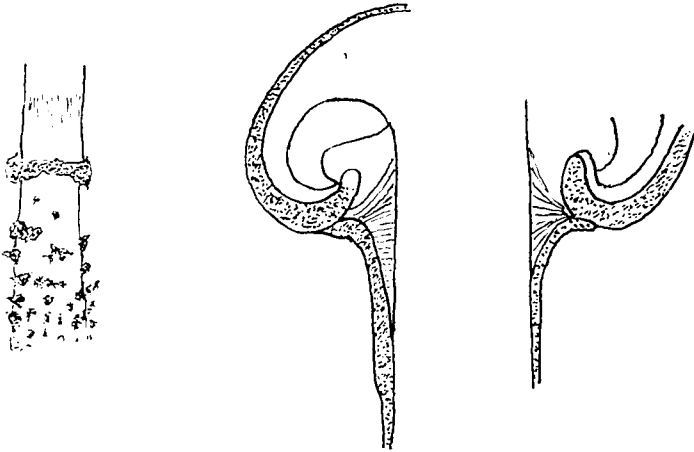


Fig. 71. — Cortine et voile universel chez deux Cortinaires.

A gauche : *C. pholideus* ; portion de stipe d'un carpophore ouvert, montrant, sous la délicate zone de filaments de la cortine les restes du voile universel, consistant en un anneau et, plus bas, en flocons séparés.

A droite : *C. delibutus* ; portions de coupes axiales de carpophores non encore épanouis. Les couches gélinifiées-visqueuses sont représentées en pointillé. A ce stade le voile universel semble formé par la confluence de deux voiles plus ou moins distincts l'un de l'autre, un voile piléique et un voile pédiculaire ; il est donc probable que ces deux voiles sont ce que REIJNDERS appelle des voiles « émanés ».

Chez les *Myxacium* de la section *Colliniti*, la guêtre visqueuse et transparente du stipe est doublée intérieurement d'une guêtre sèche et opaque ; blanche ou violacée ; si cette dernière reste continue jusqu'à la fin du développement du carpophore dans certaines espèces, dans d'autres, comme *C. collinitus* ou *trivialis*, elle se crevasse transversalement, sa croissance en longueur ne pouvant suivre celle du stipe ; il peut arriver qu'elle se crevasse en outre longitudinalement lors de la croissance en épaisseur du stipe, se résolvant ainsi en ceintures ou en écailles. Grâce à son élasticité, la guêtre glutineuse peut résister plus longtemps à la croissance du stipe, conservant sa continuité au-dessus des crevasse de la guêtre interne, mais elle peut finir par se rompre également. Les bandelettes ou écailles pédiculaires des *Colliniti* résultant de la rupture de la guêtre interne sont également considérées comme appartenant au voile ; le voile universel des *Colliniti* serait donc formé de deux couches, l'interne sèche, l'externe gélinifiée, un peu comme le voile universel de *Cystoderma carcharias*, qui est de structure fibrilleuse du côté interne, celluleuse du côté externe ; reste à savoir si la guêtre interne du stipe des *Colliniti* se poursuit dans le voile sous-tendu, comme le fait celle du *Cystoderma*, et dans l'affirmative, à quelle partie du chapeau elle se raccorde ; nous regrettons de ne pas avoir abordé ce problème.

Comme nous l'avons montré en 1949, l'étude microscopique de la surface du chapeau des Cortinaires n'est pas dénuée d'intérêt. Nous avons alors fait remarquer que lorsque la partie du chapeau, superficielle chez l'adulte, est visqueuse,

les hyphes qui la constituent sont filiformes, toujours relativement grêles, de 3-6 μm de large par exemple. Cette particularité structurale, sans doute en rapport avec la gélification des hyphes, comme le montre l'étude de genres fort variés, a été confirmée en 1975 par MOSER, qui précise que les hyphes de la partie supérieure de la cuticule des *Phlegmacium* sont relativement étroites, $\times 2-8$ (10) μm . Dans le même travail MOSER donne des hyphes beaucoup plus larges $\times 7-20$ μm pour les hyphes de la cuticule des *Myxacium*. Il faut se garder de comparer ces chiffres à ceux donnés par MOSER pour les *Phlegmacium*, car MOSER distingue, avec raison, de cette cuticule, le voile universel gélifié ; d'après nos observations, les hyphes du voile universel gélifié des *Myxacium* ont une largeur aussi faible, 2-6 μm , que celles de la cuticule gélifiée des *Phlegmacium*.

Le calibre des hyphes superficielles du chapeau varie beaucoup plus d'une espèce à une autre chez les Cortinaires non visqueux ; en 1949 nous indiquions que, chez certaines espèces, comme *C. alboviolaceus*, elles peuvent être aussi grêles que celles des Cortinaires visqueux, alors que chez d'autres, notamment chez ceux des *Inoloma* et *Dermocybe* dont le chapeau est velouté ou pelucheux, elles sont nettement plus grosses, leur largeur étant par exemple de l'ordre de 15 μm chez *C. violaceus* ; dans certaines espèces elle peut dépasser notablement ce chiffre.

3°. CRITIQUE DU SYSTEME DE L'EPICRISIS.

Il faut bien reconnaître que certaines des divisions du genre *Cortinarius* nommées par FRIES ne sont pas franchement délimitées les unes par rapport aux autres par les caractères qui les distinguent selon lui.

En 1915, RICKEN, qui suit dans ses grandes lignes la classification friesienne de l'*Epicr.*, tout en considérant comme genres les « tribus » de FRIES, pense qu'il est possible de l'améliorer sur plusieurs points en tenant compte de la forme et des dimensions des spores.

Concernant par exemple les sections du sous-genre *Phlegmacium*, il trouve avec raison trop vagues les caractères invoqués par FRIES pour distinguer les *Cliduchi* des *Elastici*, et propose de ne laisser dans les *Elastici* que les espèces dont les spores sont peu volumineuses (moins de 10 μm) et non amygdalaires, et dans les *Cliduchi* que des espèces dont les spores sont relativement grandes (longueur dépassant 10 μm) et en amande.

A partir de 1951 MOSER n'admet plus la section *Scauri* du sous-genre *Phlegmacium*, du moins telle que la comprenait FRIES. Il rappelle que, chez certaines espèces rangées dans les *Scauri*, la marge du bulbe n'est pas toujours nette : *C. purpurascens* a été rangé dans les *Scauri* parce que la variété des forêts de Conifères, particulièrement de *Picea*, présente un bulbe distinctement marginé, du moins chez le jeune ; mais sous les feuillus *C. purpurascens* ne présente qu'un bulbe arrondi, jamais marginé ; il peut alors faire penser à un *Cliduchi* tel *C. largus*, d'où la dénomination *largusoides* proposée par HENRY pour désigner cette variété ou forme.

Pour la plupart des *Phlegmacium*, la forme de la base du stipe est beaucoup plus constante, de sorte que l'on n'hésite que rarement à chercher une espèce dans les *Scauri* ou dans les *Cliduchi*. Mais selon MOSER, si l'on considère l'ensemble des autres caractères, on arrive à la conclusion que plusieurs espèces de *Cliduchi* ont davantage de ressemblances avec certaines espèces de *Scauri* qu'avec d'autres *Cliduchi*. Selon ce spécialiste la séparation *Scauri-Cliduchi*, telle

que la réalisait FRIES, ne saurait être admise dans le cadre d'une classification naturelle.

Si, du niveau de la section, nous nous élevons à celui de la « tribu » (= sous-genre) ou à celui de la série, nous retrouvons souvent, dans le Système friesien, des défauts de même nature ; certains de ces ensembles ne sont pas franchement délimités les uns par rapport aux autres, par les caractères qui les distinguent selon leur auteur.

C'est ainsi, par exemple, que la limite entre les deux sous-genres *Telamonia* et *Hydrocybe*, qui, constituent la série 3, est particulièrement floue, car c'est seulement l'importance plus ou moins grande des restes du voile universel sur le stipe qui les distingue l'un de l'autre. Ayant traité en bloc l'ensemble *Telamonia* + *Hydrocybe* dans la « Flore analytique », nous ne pouvons qu'approuver la position prise en 1967 par MOSER, qui a réuni ces deux sous-genres en un seul, qui doit s'appeler *Telamonia* pour la raison que, dans le *Systema*, où l'on trouve déjà cette dénomination, *Hydrocybe* ne figure pas encore.

Les spores de ces Cortinaires hygrophanes et non visqueux ne sont jamais en amande, comme RICKEN l'a fait remarquer (à propos des *Dermocybe*) ; en conséquence elles ne présentent jamais de papille apicale typique, caractère négatif qui n'a pas échappé à MOSER.

Il ne faut pas oublier que, bien qu'ayant défini ses *Telamonia* par le caractère hygrophane du chapeau, FRIES a également rangé dans ce sous-genre quelques espèces qui ne sont guère hygrophanes, voire pas du tout, comme *C. armillatus* et *C. torvus*. Dans *Monogr.* il faisait remarquer qu'à cause de cette particularité on pourrait être tenté de chercher ces espèces dans les *Inoloma*, dont elles diffèrent par la présence d'un voile infère cohérent, plus ou moins annuliforme. Déjà, dans *Epicr.*, il rappelait, que, contrairement aux *Telamonia*, les membres de sa série 2 (*Inoloma* et *Dermocybe*) ont généralement un voile simple ; il eut été plus exact de dire que, dans cette série 2, on observe rarement un anneau aussi marqué que dans plusieurs *Telamonia*.

De même que, dans la période moderne, MOSER a fusionné en un seul sous-genre *Telamonia* les deux sous-genres distingués par FRIES dans sa série 3, de même, en 1886 QUÉLET avait fusionné en un seul sous-genre *Inoloma* les deux sous-genres distingués par FRIES dans sa série 2.

Du fait que, dans la « Flore analytique », nous ayons traité en bloc le complexe *Inoloma* + *Dermocybe* (série 2 de FRIES), il ne faudrait pas conclure que nous approuvons la proposition de QUÉLET. Dans la « Flore analytique », le traitement de ce complexe ne correspondait qu'au désir de faciliter la détermination de groupes d'espèces que nous distinguons dans chacun de ces deux sous-genres dont la définition friesienne était beaucoup trop vague pour servir de base à une clé analytique.

Verser purement et simplement l'ensemble des *Dermocybe* dans le sous-genre *Inoloma* comme l'a fait QUÉLET n'est pas une solution satisfaisante pour le Systématicien, car aucun de ces deux sous-genres, tels que conçus par FRIES, n'est homogène. RICKEN a distingué deux ensembles d'*Inoloma* : ceux dont les spores sont en amande et ceux dont les spores sont globuleuses, et il a fait remarquer que, si l'on rencontre des types à spores globuleuses également parmi les *Dermocybe* friesiens, on n'y trouve pas d'espèces dont les spores soient en amande.

Non seulement les taxons *Inoloma* et *Dermocybe*, tels que les concevait FRIES, sont mal délimités l'un par rapport à l'autre, mais encore l'ensemble qu'ils constituent (série 2 de FRIES), s'il comprend des types présentant un cachet

original, comme par exemple *C. violaceus*, *C. cinnamomeus* ou *C. sanguineus*, en comprend d'autres qui ne diffèrent de certains *Phlegmacium* que par l'absence de viscosité piléique, et d'autres encore qui touchent à ceux des *Telamonia* qui ne sont pas hygrophanes.

Il serait manifestement artificiel de tracer la limite entre les séries 1 (*Myxaciium* et *Phlegmacium*) et 2 (*Inoloma* et *Dermocybe*) en se basant uniquement sur les caractères indiqués, par FRIES pour les distinguer, à savoir la présence ou l'absence de viscosité piléique.

D'ailleurs des Cortinaires à chapeau visqueux et des Cortinaires à chapeau sec ont parfois été réunis dans un même sous-genre ou genre

On ne peut oublier, dans cet ordre d'idées, qu'à l'époque du *Systema*, FRIES lui-même unissait dans sa « Tribu » *Inoloma*, à la fois des espèces sèches, ses *Genuina*, et des espèces à chapeau visqueux, ses *Phlegmacioidea*, toutes espèces présentant en commun la possession de pigmentations bleues ou violettes.

En 1889, FAYOD, qui considérait comme genres les sous-genres friesiens *Dermocybe*, *Hydrocybe*, *Telamonia*, *Myxaciium* et *Phlegmacium*, a créé un genre **Sphaerotrachys**, groupant à la fois des espèces visqueuses et des espèces sèches, qui présentent en commun, selon lui, le fait d'avoir les spores arrondies et rugueuses ; il a expliqué qu'il a choisi cette étiquette générique « à cause des spores rondes et rudes ».

Il répartissait ses *Sphaerotrachys* entre deux sous-genres :

Subgen. 1 *Myxoderma* Fayod. Voile général mucilagineux.

Ici, à la fois des espèces que FRIES rangeait dans ses *Myxaciium* et d'autres qu'il classait dans ses *Phlegmacium*.

Subgen. 2. *Inoloma* Fr. Voile général sec.

Ici *C. camphoratus* (type du sous-genre), *alboviolaceus*, etc...

Concernant les caractères distinctifs du genre *Sphaerotrachys* tels qu'ils ont été indiqués par FAYOD, on peut faire deux remarques :

D'abord la rugosité des spores peut difficilement être considérée comme caractéristique d'un groupement particulier de Cortinaires, puisque pratiquement tous les Cortinaires ont les spores rugueuses.

Ensuite aucune des espèces classées par FAYOD dans ce genre n'a les spores arrondies, et encore moins rondes. HORAK, qui a pu étudier un exsiccatum déterminé *liquidum* par FAYOD (première espèce de *Myxoderma*) a trouvé les spores franchement allongées, elliptiques, subamygdalaires ; il pense qu'il s'agit d'un Cortinaire de la section *Amarescentes*.

Des auteurs modernes ont été également amenés à rapprocher des espèces à chapeau visqueux et des espèces à chapeau sec.

En raison de multiples ressemblances qu'offre *C. muricinus* avec divers *Phlegmacium* de la section *Variocolores*, nous avons proposé (« Flore analytique ») de placer ce champignon dans la section *Variocolores* des *Phlegmacium*, bien que son chapeau soit dépourvu de viscosité, caractère qui l'avait fait ranger par FRIES dans les *Inoloma* de l'*Epicr.* Nous l'avons placé plus précisément immédiatement après le groupe de *C. largus*, en partie caractérisé par le fait que la chair jaunit par la potasse et l'ammoniaque. MOSER, qui a également placé *muricinus* dans les *Variocolores* (sous-section pour lui), précise d'ailleurs que sa chair devient jaune pâle à la potasse, jaune de coing à l'ammoniaque.

FRIES a rangé dans le sous-genre *Dermocybe* les *C. anomalus* et *tabularis*, deux espèces que LANGE prétend reliées par des formes intermédiaires. Trouvant si intimement lié à *C. tabularis*, etc..., le *C. decoloratus*, LANGE a placé ces deux espèces côte à côte dans sa section *Anomaliae* des *Dermocybe*, ceci bien que

C. decoloratus ait un chapeau visqueux à l'origine, caractère qui l'avait fait placer par FRIES dans les *Phlegmacium*. MOSER laisse *C. tabularis* dans le voisinage de *C. anomalus* bien que, selon lui, son chapeau puisse être assez fortement visqueux. Nous-même avons récolté un champignon qui ressemblait à un gros *C. anomalus*, présentant mêmes spores subglobuleuses et même hypoderme celluleux-pseudoparenchymatique que *C. anomalus* et *C. caninus*, mais dont la surface piléique était indiscutablement et durablement visqueuse-brillante, comme celle d'un *Phlegmacium*. Si *C. (Myxacium) delibutus* peut ressembler à *C. anomalus* ou à quelque espèce voisine, non seulement par l'aspect extérieur, mais aussi par la forme des spores, il s'en éloigne par la viscosité de son stipe et par le fait que, comme les autres *Delibuti* que nous connaissons, son revêtement piléique est dépourvu d'hypoderme de structure celluleuse-pseudoparenchymatique.

Si la présence ou l'absence de viscosité piléique n'est pas un caractère décisif pour délimiter de façon naturelle la série friesienne 2 (*Inoloma* et *Dermocybe*) par rapport à la série 1 (*Myxacium* et *Phlegmacium*), l'absence générale de viscosité dans les membres de la série 3 (*Telamonia* et *Hydrocybe*) sépare brutalement celle-ci de la série 1 ; ce point n'est pas dépourvu d'intérêt, car si les espèces à chapeau non hygrophane sont très nombreuses dans la série 1, on connaît dans cette série plusieurs espèces dont le chapeau est distinctement hygrophane, comme celui des espèces typiques de la série 3.

En fait, si l'on en croit MOSER, l'absence de viscosité chez les *Telamonia* et les *Hydrocybe* ne serait pas un caractère absolument général de ces ensembles ; cet auteur signale en effet d'Amérique du sud, des *Telamonia* à épicutis gélatineux ; il les réunit dans une section *Myxotelamonia*.

II. COLORATION ET FLUORESCENCE DU CARPOPHORE ; INTERET TAXINOMIQUE.

A. INTRODUCTION.

Nul n'ignore la diversité extrême des colorations rencontrées dans le genre *Cortinarius*, suivant les espèces : couleurs rabattues comme les bruns ou les roux et (ou) couleurs plus ou moins vives, allant du bleu ou violet au rouge, à l'orangé, au jaune et au vert.

On sait aussi que des réactifs convenables, comme les lessives de bases fortes par exemple, provoquent, chez certaines espèces, l'apparition de couleurs différentes de celles que présente le carpophore dans la nature. C'est surtout à partir de 1935, c'est-à-dire des premières publications de HENRY sur les Cortinaires, que l'utilisation de telles réactions colorées s'est généralisée dans les travaux effectués sur ce genre.

Parmi les substances responsables des colorations naturelles, substances que l'on appelle *pigments*, certaines peuvent être facilement extraites des carpophores par l'alcool ; il s'agit particulièrement des pigments verts, jaunes, ou rouges.

Concernant l'importance à accorder aux colorations naturelles dans la classification des Cortinaires, des opinions diamétralement opposées ont été exprimées. Comme on l'a vu plus haut, si, à partir d'*Epicr.*, FRIES n'a considéré la couleur que comme un caractère hiérarchiquement peu important, tout juste bon à définir des sections du genre, dans le *Systema* il avait en partie défini par la présence de colorations bleues ou violettes l'une de ses subdivisions de premier ordre des *Cortinaria*, sa « tribu » *Inoloma*.

Comme nous le verrons, on peut même être tenté de détacher du genre *Cortinarius*, pour les grouper en un genre indépendant, certaines espèces à pigmentation originale.

Cette dernière manière de voir a surtout pris corps dans la période moderne, grâce aux recherches de Chimistes qui ont réussi à déterminer la structure moléculaire de nombreux pigments extraits des Cortinaires par l'alcool. Ces travaux ont montré que l'on ne peut accorder a priori une grande importance à la couleur en classification, une même couleur (jaune par ex.) pouvant être due, suivant les espèces, à des pigments assez éloignés chimiquement, alors que des couleurs aussi différentes que le rose et le jaune peuvent être dues à des pigments de structures très proches.

Le problème de l'importance de la couleur en classification s'est transformé en un problème sensiblement différent, celui de l'importance en classification de la structure des pigments responsables des colorations.

Placés à l'obscurité, mais soumis aux radiations ultraviolettes, auxquelles, comme l'on sait, notre œil est insensible, certains champignons émettent des radiations lumineuses au niveau de parties déterminées du carpophore; ces parties sont dites *fluorescentes*.

Dès 1939, observant dans ces conditions 175 espèces de champignons charnus, JOSSE-RAND et NÉTIEN ont noté que tous les Cortinaires ne se comportent pas de la même manière à ce point de vue. Ils ont remarqué, par exemple, que la chair du chapeau de *C. variicolor* paraît alors d'un beau violet, fortement coloré et extrêmement lumineux, que *C. isabellinus* se montre entièrement jaune doré foncé (non citrin) dans toutes ses parties, intérieurement comme extérieurement, alors que la chair et le stipe de *C. cinnamomeus* ne se montrent que brunâtre terne ou obscur.

En général les substances fluorescentes sont facilement extractibles du carpophore par l'alcool, comme le sont certains pigments; d'ailleurs nombre de ces substances fluorescentes sont précisément des pigments. On comprend que, pour le Systématicien moderne, la structure chimique des substances fluorescentes doive compter bien davantage que la couleur de fluorescence.

B. LA COULEUR A L'ECHELLE MACROSCOPIQUE.

1°. UTILISATION DE LA COULEUR A LA DEFINITION DE SECTIONS OU DE STIRPES.

Comme on l'a vu plus haut, à partir d'*Epicrasis*, FRIES n'a jamais employé la couleur pour définir les grandes divisions qu'il a établies dans le genre *Cortinarius* et désignées par des noms. A partir de ce mémoire, il n'a utilisé la coloration que pour caractériser de petits ensembles pour lesquels il s'est abstenu de proposer des dénominations. A titre d'exemples nous allons rappeler comment FRIES a fait appel à la couleur pour classer les *Dermocybe* et les *Phlegmacium*, et profiter de l'occasion pour dire ce que les auteurs modernes ont retenu ou critiqué de ses classifications.

a. UTILISATION DE LA COULEUR A LA CLASSIFICATION DES *DERMOCYBE*.

Dans l'ensemble *Dermocybe*, FRIES admettait 4 sections, qu'il distinguait uniquement par des caractères de coloration.

+ Lames initialement blanchâtres ou pâles.

++ Lames violacées ou pourprées à l'origine.

+++ Lames de couleur cannelle brillante, rouges ou jaunes. Dans *Monogr.*

FRIES précise que, dans les espèces de cette section, cortine, stipe et chair sont colorés.

++++ Espèces olivâtres.

Bien que, dans *Monogr.*, FRIES ait distingué 4 sections dans ses *Dermocybe*, il fait remarquer que ce sous-genre comprend deux types principaux : celui de *C. anomalus*, caractérisé par la chair piléique blanche et celui de *C. cinnamomeus*, caractérisé par la chair scissile, colorée comme le stipe.

En 1935 LANGE a créé l'étiquette *Nitidae* pour désigner l'ensemble de celles des espèces de la section friesienne +++ qu'il avait vues. En 1953, dans la « Flore analytique », nous avons réparti les *Nitidae* de LANGE en deux groupes : *Sanguinei* et *Cinnamomei*, selon que les lames sont rouges ou d'une autre couleur. Dans le même ouvrage nous avons créé un groupe *Orellani*, ayant pour type *C. orellanus*, que FRIES classait dans sa section +++ des *Dermocybe*. Si les *Orellani* partagent avec certains *Cinnamomei* la couleur plus ou moins jaune du voile et la couleur rouillé vif (tirant sur orangé ou fauve doré) de leurs lames, nous avons fait remarquer qu'ils en diffèrent par l'absence de couleurs citrines ou olivacées, non seulement sur les lames jeunes et au bord du chapeau, mais également dans la chair, souvent par l'épaisseur et l'espacement relativement grands des lames, enfin par l'aspect de la surface du chapeau ; celle-ci est fibrillo-tomenteuse à peluchée-squamuleuse, alors que celle des autres espèces de la section friesienne +++ des *Dermocybe* présente l'aspect que FRIES a précisé en ces termes dans la définition de sa coupure *Dermocybe* : « Pileus... primo villo subinnato sericeus, sed adultus glabratus ». En 1953 MOSER a réduit le taxon *Dermocybe* à l'ensemble de nos *Sanguinei* et *Cinnamomei* ; il a été suivi en 1958 par ORTON. Dès 1889 FAYOD, qui considérait *Dermocybe* comme genre, le réduisait aux « Espèces à couleurs vives », essentiellement jaunes ou rouges d'après les espèces qu'il cite : *cinnamomea*, *conformis*, *crocea*, *anthracina*, *cinnabarina*, etc...

Dans la section ++++ des *Dermocybe*, FRIES plaçait notamment les *C. cotoneus*, *raphanoides* et *venetus*. Dès 1953, MOSER, qui rappelait que chez les espèces du groupe *cotoneus-raphanoides*, dont il devait faire plus tard une section *Leprocycbe*, les spores sont plus ou moins subglobuleuses, faisait remarquer que leur cuticule piléique, relativement lâche, est formée d'hyphes en partie incrustées, de fort calibre. En 1960 nous confirmions cette dernière particularité, indiquant comme largeur des hyphes cuticulaires : 9-10 μ m chez *melanotus*, 9-16 (26) μ m chez *venetus* et 10-22 μ m chez *cotoneus*. En 1953, dans la « Flore analytique », nous réduisions le groupe ++++ de FRIES, que nous appelions *Olivascentes*, aux espèces à spores rondes à subglobuleuses dont MOSER devait faire plus tard le noyau de sa section *Leprocycbe*. Il est à noter que la chair des espèces typiques de ce groupe présente une réaction colorée caractéristique ; elle se colore en jaune vif par le nitrate d'argent ; cette réaction, qui a été découverte en 1937 par HENRY chez *C. cotoneus*, a été retrouvée par nous chez *venetus* et *melanotus*.

Si, par l'ensemble des caractères qui viennent d'être rappelés, le groupe *Olivascentes* est indiscutablement naturel, il faut reconnaître qu'il renferme des espèces différant suffisamment par leur port pour que certains auteurs aient été tentés de placer les unes dans les *Inoloma*, les autres dans les *Dermocybe* ; c'est ainsi qu'en 1935 LANGE a laissé *venetus* dans les *Dermocybe*, alors qu'il transférait *cotoneus* dans les *Inoloma*, éloignant à tort dans deux sous-genres distincts, ces deux espèces indiscutablement affines. C'est à côté de *C. callisteus*

et *C. tophaceus*, deux espèces à chapeau jaune ou ocre-fauve, rangées par FRIES, dans ses *Inoloma*, que LANGE a placé *C. cotoneus* au chapeau olive, d'où la dénomination *Olivaceo-auratae* qu'il a forgée en 1935, pour un groupe comprenant notamment ces trois espèces, qui présentent en commun la forme subglobuleuse des spores. En 1960, nous avons fait remarquer que si *C. callisteus* a des hyphes cuticulaires relativement larges (7-13 μ m) et une trame piléique jaune dans ses couches supérieures par des incrustations de la paroi cellulaire, sa chair ne jaunit pas au nitrate d'argent comme le fait celle des *Olivascentes*.

b. IMPORTANCE DE LA COULEUR DANS LA CLASSIFICATION DES *PHLEGMACIUM*.

Pour FRIES (*Epicr.*) la couleur est un caractère taxonomiquement moins important que les caractères d'autres ordres sur lesquels il s'est basé pour établir ses trois grandes divisions de *Phlegmacium*: *Scauri*, *Cliduchi* et *Elastici*. En effet il n'a fait intervenir la couleur, plus précisément celle des lames jeunes, que pour établir, dans chacune de ces grandes divisions, 4 sections, schématiquement caractérisées comme suit :

- + Lames d'abord blanchâtres ou pâles.
- ++ Lames d'abord violacées ou pourprés.
- +++ Lames d'emblée jaunes à ferrugineuses.
- ++++ Lames olivacées.

On ne peut qu'être frappé par le fait que les mêmes gammes de couleurs de lames se retrouvent dans les trois ensembles: *Scauri*, *Cliduchi* et *Elastici*. Si l'on considère que les limites entre ces ensembles sont loin d'être toujours nettes, on peut se demander si, dans sa classification des *Phlegmacium*, FRIES n'a pas sous-estimé l'importance de la couleur. C'est ce qu'a pensé MOSER (1951). Dans le Système qu'il a proposé et qu'il ne considère que comme un premier essai, cet auteur prend comme base de la classification des *Phlegmacium*, non plus les caractères du stipe utilisés par FRIES pour distinguer *Scauri*, *Cliduchi* et *Elastici*, mais la couleur des lames à l'origine. Pour caractériser les sections entre lesquelles il répartit les *Phlegmacium*, il tient naturellement compte également de la couleur des autres parties du carpophore et de l'ensemble des autres caractères. Pour mettre en évidence l'importance taxonomique accordée par MOSER à la couleur, nous nous contenterons ici d'évoquer 5 des 7 sections entre lesquelles il a réparti les *Phlegmacium* d'Europe.

Les espèces qui présentent des couleurs fauves, jaunes ou verdâtres plus ou moins vives sur les lames jeunes et souvent sur le stipe et dans la chair, sont réparties en deux sections, *Laeticolores* et *Fulvi*, la dernière ne renfermant que des espèces dépourvues de colorations bleues ou violettes sur quelque partie du carpophore que ce soit. Dans les autres sections les lames jeunes et la chair ne présentent jamais de vives couleurs jaunes ou verdâtres; il en est ainsi chez les *Calochroi* et les *Caerulescentes*, deux sections caractérisées par la présence de colorations bleues ou violettes sur les lames ou (et) ailleurs. La section type *Phlegmacium* (qu'il ne faut pas confondre avec le sous-genre du même nom) n'est caractérisée que négativement, par l'absence, sur les lames jeunes, le stipe et dans la chair de colorations fauves, jaunes ou verdâtres, et par l'absence de colorations bleues ou violettes sur quelque partie du carpophore que ce soit.

Si certaines des sections proposées par MOSER ne comptent que des *Scauri* ou des *Cliduchi*, d'autres renferment à la fois ces deux types d'espèces. C'est par exemple le cas des *Laeticolores*, section dans laquelle MOSER range notamment les sous-sections *Orichalcei*, dont la plupart des représentants sont des

Scauri, et *Percomes*, essentiellement constituée par des *Cliduchi* ; ces deux sous-sections se rapprochent, non seulement par les colorations du carpophore de l'ensemble de leurs espèces, mais encore par le fait que, dans chacune d'entre elles, se rencontrent des espèces dont la chair vire au rouge ou au purpurin en présence de bases fortes ; on peut ajouter que, si *percomis* ne montre jamais de bulbe marginé, *C. guttatus*, qui en a été rapproché, par MOSER comme par son auteur, notamment à cause d'une odeur analogue, présente parfois, selon son auteur, un bulbe arrondi, submarginé. Dans une autre section, *Caerulescentes*, on retrouve côte à côte un *Scauri* comme *C. caerulescens* et des *Cliduchi* comme *C. cumatilis* et *variecolor*, toutes espèces présentant des colorations bleues ou violettes jusque sur le chapeau, au moins à la marge de celui-ci ; s'il était prouvé que le champignon à base marginée décrit par MOSER sous l'étiquette *Phlegmacium variecolor*, var. *marginatum*, doit réellement être rattaché à *C. variecolor* (il n'en a pas l'odeur et on ignore si sa chair jaunit à l'ammoniaque), son existence serait un argument de poids en faveur de l'idée que *C. caerulescens* et *C. variecolor* ne peuvent être rangés dans des sections différentes.

Le rapprochement dans une même section *Phlegmacium*, des *Multiformes*, dont beaucoup sont des *Scauri*, et de *Cliduchi*, comme *claricolor*, est beaucoup plus discutable car, en ce qui concerne la pigmentation, caractère choisi par MOSER comme premier indicateur des affinités, cette section *Phlegmacium* n'est définie que négativement, ce qui lui ôte bien des chances d'être naturelle.

Le fait que certaines sections de MOSER ne renferment que des *Scauri* ou des *Cliduchi*, montre que la forme du stipe est au moins aussi importante à considérer que la pigmentation dans la classification des *Phlegmacium*.

2. UTILISATION DE LA COULEUR A LA DEFINITION DE TAXONS HIERARCHIQUEMENT SUPERIEURS A LA SECTION.

a. LA LIMITE ENTRE PHLEGMACIUM ET INOLOMA.

Comme nous l'avons rappelé à plusieurs reprises, dans le *Systema*, FRIES ne distinguait ses *Inoloma* de ses *Phlegmacium* que par l'absence de colorations bleues ou violettes chez ceux-ci, leur présence chez ceux-là.

Utiliser la présence ou l'absence de couleurs bleues ou violettes pour définir de grandes divisions du genre *Cortinarius* nous apparaît aujourd'hui tout à fait artificiel, surtout parce que nous avons appris que plusieurs formes à lames bleues ou violettes sont très proches parentes de formes dont les lames sont originellement blanchâtres ou blanches, et d'autre part parce que, comme nous le verrons plus bas, les colorations bleues ou violettes affectent des parties différentes de la cellule suivant les espèces, ces différences topographiques traduisant très probablement des différences dans la constitution chimique des pigments responsables.

En fait FRIES lui-même a très vite ressenti tout ce que la séparation *Inoloma-Phlegmacium*, telle qu'il l'avait imaginée dans le *Systema*, avait d'artificiel puisqu'à partir d'*Epicr.* la couleur n'intervient plus dans la définition des grandes divisions du genre *Cortinarius*.

b. LA LIMITE ENTRE DERMOCYBE ET INOLOMA.

Comme nous l'avons rappelé plus haut, si l'on respecte la répartition friesienne des espèces entre ces deux taxons, il est impossible d'indiquer des caractères qui permettent de les distinguer nettement l'un de l'autre. C'est pourquoi certains Mycologues, comme MOSER (1953), DENNIS, ORTON et HORA (1960) ont proposé de ne placer sous l'étiquette *Dermocybe* que les espèces de la section *Nitidae* de

LANGE, qui, elle, est relativement facile à définir, non seulement, comme nous l'avons indiqué plus haut, à l'aide de caractères connus de FRIES, mais encore par la constitution chimique des pigments, comme nous le verrons plus loin.

C. ENSEMBLES PARTIELLEMENT DEFINIS PAR LA FLUORESCENCE DU CARPOPHORE.

La vive fluorescence du carpophore est un caractère de la section *Olivascentes*, noyau de la section *Leprocybe* de MOSER. Dès 1952, MOSER avait remarqué la fluorescence d'espèces de cette section, fluorescence si vive qu'elle est encore frappante sous le microscope (SINGER, 1962). En 1965 GABRIEL a précisé que le carpophore de *C. cotoneus*, *venetus* et *melanotus* présente une belle fluorescence jaune, éclatante, du pied, des lames et de la chair. Dès 1939 JOSSERAND et NÉTIEN avaient remarqué que *C. isabellinus* apparaît en ultraviolet entièrement jaune doré foncé (non citrin) dans toutes ses parties, intérieurement comme extérieurement. En raison de cette particularité, MOSER place *C. isabellinus* dans sa section *Leprocybe*, bien que ce champignon s'écarte de nos *Olivascentes*, que FRIES rangeait dans ses *Dermocybe*, par l'hygrophanéité de son chapeau glabre qui l'avait fait classer par FRIES dans ses *Hydrocybe*.

Dès 1962, SINGER faisait remarquer que le groupe de *C. cotoneus* diffère des *Nitidae* par sa fluorescence. GABRIEL l'a vérifié, généralisant les observations faites dès 1939 par JOSSERAND et NÉTIEN sur deux espèces de *Nitidae*. Les carpophores de *Nitidae* n'ont pas la vive fluorescence généralisée des *Olivascentes*. Cet auteur a cependant donné une indication qui montre qu'il ne faut pas attribuer à priori à la fluorescence une importance systématique de premier plan; elle a en effet noté que lorsqu'on se trouve embarrassé pour distinguer l'un de l'autre les deux *Nitidae* fort proches que sont *C. phoeniceus* et *semisanguineus*, il suffit de les observer dans l'ultraviolet pour assurer une détermination exacte; le pied du seul *semisanguineus* est vivement fluorescent.

Bien que les carpophores de la plupart des *Nitidae* soient peu ou non fluorescents, GABRIEL a reconnu que la plupart des pigments que l'on peut en extraire par l'alcool sont distinctement fluorescents sur papier, la tonalité en ultraviolet étant souvent peu éloignée de la tonalité en lumière visible.

Le fait que des carpophores apparaissent plus ou moins éteints en ultraviolet ne prouve donc pas qu'ils sont dépourvus de substances fluorescentes. Ceci ne peut être affirmé que par l'étude d'extraits alcooliques, que l'on peut naturellement concentrer à volonté. Voir plus bas l'analyse des travaux de GRUBER sur les extraits des Cortinaires que MOSER veut rassembler dans un sous-genre *Leprocybe*.

D. LOCALISATION DE LA PIGMENTATION A L'ECHELLE CELLULAIRE.

Comme nous l'avons rappelé en 1949, tous les types de localisation microscopique de la pigmentation peuvent être reconnus dans le genre *Cortinarius*, et un même carpophore, voire une même hyphe, peut cumuler plusieurs types de pigmentation.

1°. PIGMENTATION LIEE AUX PAROIS DES HYPHES.

C'est un type de pigmentation répandu dans de très nombreux genres d'*Agaricales*, en particulier dans le revêtement piléique. Ou bien la paroi de l'hyphe semble uniformément colorée, ou bien elle se montre plus ou moins raboteuse extérieurement par des plaques pigmentées d'étendue variable, mais étroite-

ment appliquées, ou par de fines marbrures ou rugosités colorées. Lorsque les articles de files contiguës sont cohérents, c'est le ciment qui les unit qui est coloré.

Les pigmentations liées aux parois des hyphes sont en général très stables et résistantes à de nombreux réactifs. Une conservation du matériel dans l'alcool ne les fait pas disparaître, pas plus que le bref traitement par l'ammoniaque à l'ébullition que l'on utilise couramment pour étudier des exsiccata.

Il s'agit le plus souvent de pigmentations brunes : brun-bistre, brun sale, brun-rouge, mais parfois jaunes (voile de *C. helvelloides*) ou violet-pourpré (chair et médiostate des lames de *C. subanthracinus*).

Les pigments bruns des Cortinaires, que MOSER et HORAK (1975) appellent « mélanoides », et qui sont fréquents chez les *Telamonia* par exemple, appartiennent à cette catégorie.

2°. MASSES COLOREES INTERCELLULAIRES.

Ces masses se présentent comme celles que nous signalerons plus bas chez plusieurs *Strophariaceae*.

Ce type de pigmentation n'est pas rare chez nombre d'espèces qui présentent une vive coloration jaune ou jaune-olive sur la chair ou (et) les lames jeunes. *C. cinnamomeus* et les espèces voisines sont particulièrement recommandables pour une première étude de ce type de pigmentation, que nous avons signalé pour la première fois en 1934, précisément chez une espèce du groupe *cinnamomeus*. Sur des coupes transversales de lames ou sur des coupes de la chair, on ne peut pas ne pas remarquer que la coloration jaune est loin d'être uniforme : sur fond incolore se détachent des masses plus ou moins dispersées, d'un jaune vif, tirant sur le jaune citron ou le verdâtre, masses dont les dimensions peuvent être assez considérables, puisqu'elles peuvent atteindre 20 à 40 μ m par exemple.

Chez les *Phlegmacium* à lames originellement jaunes ou verdâtres des masses interhyphiques jaunes ou jaune verdâtre peuvent être repérées dans la trame des lames de nombreuses espèces, mais elles y sont généralement plus petites que celles de *C. cinnamomeus* ; formant parfois des gouttes évidentes elles sont souvent réduites à de fines granulations ; elles peuvent être plus grosses dans la chair piléique au dos des lames et dans celle du stipe.

Les masses interhyphiques jaunes des Cortinaires sont en général encore bien visibles sur matériel d'herbier regonflé par l'ammoniaque, mais leur coloration tire souvent plus ou moins sur le rougeâtre ou brun-rouge.

Les masses interhyphiques semblent beaucoup plus rares dans la trame des *Phlegmacium* qui ne présentent pas de colorations jaunes au niveau de la chair et des lames jeunes ; là ou de telles masses existent, elles sont incolores ; ainsi chez *C. dibaphus* et *subtortus* ; dans la dernière espèce, ces petites excréctions incolores gagnent également les cystides.

Chez *C. haasii*, dont seul le mycélium est jaune, nous n'avons repéré d'innombrables granulations jaunes intercellulaires ou épicyllulaires qu'à son niveau.

Du point de vue de la classification, la présence de masses interhyphiques colorées dans la trame des lames et la chair ne constitue pas un caractère hiérarchiquement important ; c'est tout au plus un caractère de section, voire seulement un caractère de stipe.

On peut aisément s'en convaincre par l'étude des *Nitidae*. Des masses interhyphiques d'un jaune vif s'observent facilement dans la trame des lames et la chair piléique de plusieurs *Nitidae* à lames non rouges, comme *C. cinnamomeus* et *cinnamomeobadius* à lames orangées (ces deux espèces vraisemblablement

confondues par GABRIEL sous l'étiquette *conformis*), *cinnamomeoluteus* et *uliginosus* à lames jaunes, *C. palustris* (= *sphagneti*) à lames olivacées. Elles manquent chez d'autres Cortinaires du même groupe, comme *C. malicorius* (K. 1960), que l'on pourrait confondre avec *cinnamomeobadius*, à cause de la couleur orangée de l'arête de ses lames et *C. olivaceofuscus* (K. 1955) dont les lames sont olivacées comme celles de *palustris*.

Dire que *C. malicorius* et *olivaceofuscus* diffèrent d'autres espèces de *Nitidae* par l'absence de grosses masses interhyphiques jaune vif, ne veut pas dire que ces espèces soient absolument dépourvues de pigmentation intercellulaire. Il semble qu'une telle pigmentation soit au moins en partie responsable de la coloration olive de leur chair. Chez *malicorius* nous avons observé, dans la chair piléique, de petits corps extracellulaires brun-olive, irréguliers, et dans la trame des lames tout au plus de petites masses dispersées, plus ou moins incrustantes. Chez *olivaceofuscus*, dans la chair piléique et dans la trame des lames, un pigment intercellulaire olivacé forme des masses aux contours très flous, comme inconsistantes, qui, par places, incrustent distinctement les parois des hyphes ; déjà difficilement visible in vivo, cette pigmentation semble disparaître complètement dans l'ammoniaque.

La limite entre pigmentation intercellulaire et pigmentation incrustante de la paroi des hyphes peut sembler un peu théorique ; il est en effet possible que les pigments incrustants imprègnent une couche extérieure de la paroi, mais nous ne saurions en apporter la preuve dans tous les cas, et il se pourrait que certaines substances colorées que nous rendons responsables de la pigmentation de la paroi des hyphes fussent simplement excrétées à la surface externe de la paroi, ne se distinguant pas franchement dans ce cas, par leur situation, des substances colorées interhyphiques. Il semble cependant que pigmentation incrustante et pigmentation interhyphique correspondent à deux types fondamentalement différents : alors que les pigments incrustants ne sont guère extractibles, nombre de pigments intercellulaires sont facilement entraînés par l'ammoniaque ou (et) par l'alcool ; ces derniers ne sont généralement pas bruns ou roux comme le sont très souvent les pigments incrustants ; ils sont fréquemment d'un jaune plus ou moins vif.

3°. PIGMENTATION DU CONTENU DE CELLULES MORTES.

La couleur jaune que présentent à l'origine les lames de plusieurs Cortinaires est due, en totalité ou en partie, à l'accumulation de pigments jaunes dans de vieux articles hyméniens collapsés. La couleur jaune du revêtement piléique de divers Cortinaires visqueux peut être également due à l'accumulation de pigments dans des hyphes mortes de l'épicutis gélifié.

Ce type de pigmentation se distingue facilement des autres au fait que de nombreux articles à contenu incolore (ceux qui sont vivants) accompagnent les articles pigmentés.

Il semble que, dans bien des cas, les pigments qui s'accumulent dans des cellules mortes soient de nature comparable à celle des pigments interhyphiques.

4°. PIGMENTATION DU CONTENU DE CELLULES VIVANTES.

Ce type de pigmentation se distingue facilement du précédent au fait qu'il intéresse toutes les cellules déjà identiques par ailleurs et situées au même niveau.

En fait il y a deux types de pigmentation du contenu de cellules vivantes : la pigmentation vacuolaire et la pigmentation cytoplasmique.

a. PIGMENTATIONS VACUOLAIRES.

La grande netteté des pigmentations vacuolaires constitue certainement un excellent caractère des *Nitidae*. Le caractère vacuolaire de la pigmentation nous a semblé particulièrement frappant dans les hyphes de la surface du chapeau, soit directement, soit, si besoin est, après plasmolyse. D'après nos observations les vacuoles de ces hyphes sont jaunes chez *C. cinnamomeoluteus*, *malicorius*, *olivaceofuscus*, *semisanguineus*, jaune-brangé chez *palustris*, rose-rouge chez *uliginosus* et *sanguineus*. De son côté MOSER (1972-1974) signale une pigmentation intracellulaire rose dans les hyphes superficielles du chapeau de *C. phoeniceus*, où nous avons vu, à la fois des hyphes à vacuoles roses et d'autres à vacuoles jaunes.

Des hyphes plus profondes peuvent présenter un contenu plus ou moins jaune dans certaines espèces, comme *phoeniceus* et *malicorius*, mais la nature vacuolaire de cette pigmentation est moins évidente que dans les revêtements.

La pigmentation rouge des lames de *C. semisanguineus* et *phoeniceus* est aussi, d'après nos observations, une pigmentation vacuolaire, qui est particulièrement manifeste de part et d'autre du plan médian. Selon MOSER (1972-1974) les cheilocystides de *C. cinnabarinus* ont un contenu rouge-orange.

Selon nous (1960) les pigmentations vacuolaires sont également caractéristiques des *Olivascentes*. *C. melanotus* présente une coloration vacuolaire brune dans les hyphes de son voile universel et une coloration jaune dans les hyphes du revêtement piléique à la base des mèches ; *venetus* montre dans le revêtement du chapeau une pigmentation intracellulaire jaune olive ou citrine, qui peut être vive après plasmolyse ; chez *cotoneus* la pigmentation vacuolaire jaune ou olivâtre des hyphes du revêtement piléique est beaucoup moins frappante, car claire à pâle ; elle est difficilement sensible sans une plasmolyse, qui, en réduisant le volume des vacuoles, en concentre le contenu.

C. violaceus fournit l'exemple d'une coloration vacuolaire violette, comme nous l'avons indiqué (1949) ; cette coloration vacuolaire violette est sensible dans toutes les parties du carpophore, y compris le sous-hyménium et l'hyménium (basidioles et cystides). Si, dans la « Flore analytique », nous avons créé un groupe *Violacei* pour cette seule espèce, et si MOSER lui réserve un sous-genre qui lui est presque particulier, c'est non seulement parce qu'elle présente de nombreuses cystides et, comme l'a fait remarquer MOSER, une plage supraapiculaire lisse à ses spores, mais encore et surtout parce qu'il semble exceptionnel que, dans le genre *Cortinarius*, les couleurs violettes ou bleues soient dues à des pigments vacuolaires ; elles sont généralement dues au type suivant de pigmentation.

Chez les Cortinaires, les pigments dissous dans le suc vacuolaire sont toujours facilement extractibles, notamment par l'alcool (éthanol).

b. PIGMENTATION CYTOPLASMIQUE.

Dans les Cortinaires, les seules pigmentations cytoplasmiques que nous connaissions sont bleues ou violettes ; les couleurs bleues ou violacées du chapeau des *C. caesiocyaneus* et *salor* ou du stipe de *C. porphyropus* sont dues à une pigmentation de ce type.

Comme l'on sait, quand une cellule végétale grandit, le volume de la vacuole augmente bien plus que celui du cytoplasme ; il en résulte que, dans un tissu coloré par une pigmentation cytoplasmique, la coloration peut pâlir beaucoup avec l'âge ; la marge du chapeau et le sommet du stipe étant les dernières parties du carpophore à achever leur croissance on doit donc s'attendre à ce que ce

soient les parties où la couleur due à une pigmentation cytoplasmique conserve le plus longtemps son maximum d'intensité. C'est pourquoi il est légitime de penser que, chez tous les Cortinaires qui présentent cette particularité, la couleur bleue ou violette est due à une pigmentation cytoplasmique.

La pigmentation cytoplasmique bleue ou violette est représentée dans les sous-genres friesiens les plus divers du genre *Cortinarius*, de sorte que, bien qu'elle manque à de nombreuses espèces, elle doit être considérée comme relativement caractéristique de ce genre. De toute façon, si une telle pigmentation est également connue dans le genre *Inocybe*, nous ne l'avons jamais rencontrée en dehors de la famille des *Cortinariaceae*.

Certes nous connaissons des pigmentations cytoplasmiques également chez les Chanterelles et chez quelques champignons lamellés à spores pâles qui ont vraisemblablement quelque affinité avec elles, mais dans tous ces champignons il s'agit d'une pigmentation jaune due à des pigments caroténoïdes.

III. SUBSTANCES COLOREES ET (OU) FLUORESCENTES EXTRAITES DES CORTINAIRES. CONSTITUTION CHIMIQUE. INTERET TAXINOMIQUE.

A l'heure actuelle nous ignorons totalement la nature chimique des pigments bleus ou violets si répandus dans tous les sous-genres friesiens du genre *Cortinarius*. Par contre, la nature chimique d'assez nombreux pigments jaunes ou rouges est connue et, dans nombre de cas, les structures correspondantes ont été déterminées avec toute la précision désirable.

A. LE PROBLEME DES PIGMENTS DES CORTINAIRES ABORDE A L'AIDE DE LA CHROMATOGRAPHIE SUR PAPIER. TRAVAUX DE GABRIEL ET DE GRUBER.

1°. ISOLEMENT, CARACTERISATION ET LOCALISATION MICROSCOPIQUE.

a. EXTRACTION ET SEPARATION.

L'alcool (éthanol) a été très généralement utilisé pour extraire des pigments de Cortinaires appartenant aux ensembles friesiens les plus divers, en vue de les isoler, de les caractériser et, éventuellement, d'en déterminer les structures chimiques.

Souvent un même extrait alcoolique renferme plusieurs pigments, ce dont on peut se rendre compte en le soumettant à la chromatographie ascendante sur papier dans un solvant convenable.

Une petite goutte de l'extrait alcoolique est déposée vers l'extrémité d'une bande d'un papier approprié. Après évaporation de l'alcool cette bande est suspendue verticalement, la tache pigmentée en bas, et la base de la bande est plongée dans le solvant choisi pour la chromatographie (voir plus bas). Le solvant s'élève naturellement dans la bande de papier, entraînant plus ou moins avec lui les pigments qu'il est susceptible de dissoudre. Les divers pigments se séparent les uns des autres au cours de cette migration, car ils migrent à des vitesses différentes; on obtient ainsi sur la bande de papier une gamme de taches colorées, étagées, ce qu'on appelle une *chromatogramme*.

Chez les Cortinaires, les premiers travaux étendus en utilisant cette technique ont été publiés en 1965 par GABRIEL et en 1969 par GRUBER.

Pour éviter toute altération enzymatique des pigments, surtout à craindre si la chromatographie ne peut être réalisée aussitôt après l'extraction, celle-ci est effectuée à l'ébullition.

D'autres solvants que l'éthanol peuvent permettre une extraction plus sélective (voir plus loin).

b. CARACTERISATION DES PIGMENTS.

= *Constitution du solvant permettant une bonne séparation chromatographique.*

Elle est importante à noter. Comme l'a montré GABRIEL, une bonne séparation des pigments des *Nitidae* est obtenue en utilisant comme solvant le mélange alcool amylique-pyridine - eau (30-20-15). Selon elle les pigments caractéristiques des *Olivascentes* ne migrent pas bien dans ce solvant ; une bonne séparation de ces pigments caractéristiques est obtenue en utilisant des solvants très aqueux ; GABRIEL recommande le mélange : eau - acide acétique (85-15) ou le citrate de soude à 4 % saturé d'alcool amylique. GRUBER conteste l'existence d'une telle différence ; elle a utilisé de façon générale, pour l'analyse chromatographique de ses Cortinaires, un seul et même solvant : alcool amylique-pyridine - eau.

= *La migration chromatographique et le Rf.*

Il est évident que la seule manière de désigner un pigment sans ambiguïté possible est d'en préciser la structure chimique. Mais en attendant une détermination éventuelle de cette structure on peut désigner chaque pigment par un chiffre ou par une lettre indiquant sa position sur le chromatogramme par rapport aux autres pigments. Par exemple, pour les *Nitidae*, GABRIEL a désigné chaque pigment par un chiffre ; elle a désigné par le chiffre 1 le pigment qui s'est élevé le plus haut sur le chromatogramme, numérotant les autres pigments, 2, 3, 4, etc... dans l'ordre où ils succèdent au pigment 1 sur le chromatogramme. Cette méthode simple présente un sérieux inconvénient lorsqu'on travaille sur un ensemble d'espèces dont chacune renferme de nombreux pigments ; en effet, au fur et à mesure que s'étendent les recherches on risque de découvrir des pigments qui avaient échappé jusqu'alors et qui, sur les chromatogrammes, auraient occupé des positions intermédiaires par rapport à celles de deux pigments désignés par deux chiffres consécutifs ; c'est ce qui est arrivé à GABRIEL qui a dû, de ce fait, étiqueter certains pigments : 2', 3', 6'.

Il est bien préférable de désigner chaque pigment par la distance qu'il a parcourue au cours de son ascension chromatographique par rapport à la distance parcourue dans le même temps par le solvant utilisé, cette dernière distance étant prise comme unité. Ce rapport est appelé Rf. Certains pigments migrent presque aussi vite que le solvant ; leur Rf est à peine inférieur à 1, mais bien des pigments migrent moins vite ; certains même ne migrent guère ; leur Rf est à peine supérieur à 0.

= *Couleur du pigment sur le chromatogramme.*

C'est évidemment une caractéristique essentielle de tout pigment.

Sur les chromatogrammes des *Nitidae*, certains pigments sont jaunes, d'autres orangés ou roses. Sur ceux des *Olivascentes* se remarque en outre un pigment jaune-vert et, chez l'espèce *melanotus* un pigment brun supplémentaire.

Les taches colorées des chromatogrammes doivent être observées, non seulement en lumière blanche, mais aussi dans l'obscurité totale, le chromatogramme étant soumis aux radiations ultraviolettes. De nombreuses taches s'éclairent dans ces conditions ; on dit qu'elles sont *fluorescentes* ; la couleur émise par la tache dans ces conditions n'est pas la même pour tous les pigments.

Dans leur très grande majorité les taches pigmentées étagées sur les chromatogrammes des *Nitidae* sont fluorescentes. Cependant quelques pigments

caractéristiques des *Sanguinei* (un jaune pâle et les pigments mauves à mauve purpurin responsables de la couleur de leurs lames) ont une fluorescence si faible que GABRIEL, qui n'utilisait que des concentrations pigmentaires moyennes, ne l'avait pas perçue.

= Réactions colorées.

La couleur que présente, en lumière blanche, une tache sur le chromatogramme change ou non en présence de réactifs convenables. GABRIEL a remarqué qu'en majorité les pigments extraits des *Nitidae* changent de couleur en présence d'ammoniaque (vapeur) ou d'acétate de magnésium, passant par exemple du jaune au rose ou du rose au violet ; cet auteur rappelle que de tels virages sont caractéristiques des pigments hydroxyanthraquinoniques (Formules Fig. 74 et 75, plus loin).

Comme l'a remarqué GABRIEL, l'un des pigments jaunes isolés de *C. cinnamomeoluteus* diffère des autres pigments de même couleur que possède cette espèce, par le fait qu'il ne change pas de couleur en présence d'ammoniaque ou d'acétate de magnésium, mais qu'il présente une réaction colorée qui a été donnée comme caractéristique des anthranols : le réactif de Mecke (mélange d'acide sulfurique et d'anhydride sélénieux), qui colore les anthraquinones en rouge, provoque sur une tache de ce pigment une teinte bleu-vert, qui devient rapidement bleu-noir. GABRIEL a extrait de plusieurs *Phlegmacium* des pigments comparables au pigment de *C. cinnamomeoluteus* par leur couleur jaune, l'absence de virage en présence d'ammoniaque ou d'acétate de magnésium et le fait que l'application d'une goutte de réactif de Mecke sur la tache correspondante du chromatogramme est suivie de la formation d'une auréole verte.

Les anthranols sont des composés chimiquement très voisins des anthraquinones (Formules Fig. 72, plus loin) : comme GABRIEL l'a vérifié il est facile d'obtenir une anthraquinone en oxydant un anthranol, par l'eau oxygénée par exemple. Dans la partie du présent mémoire consacrée aux structures chimiques des pigments des Cortinaires, partie rédigée par N. ARPIN, le Lecteur trouvera l'illustration de la différence entre anthranols et anthraquinones. Dans cette même partie, il verra aussi que les substances que GABRIEL rapportait aux anthranols sont des dimères (Formules Fig. 77, plus loin), contrairement aux anthranols simples et à la plupart des anthraquinones des Cortinaires.

= Caractères de solubilité.

De tous les pigments des Cortinaires étudiés par GABRIEL, les « anthranols » sont les seuls qui se laissent facilement extraire par le chloroforme à froid : de là ils passent en solution alcaline en gardant leur couleur jaune.

= Stabilité ou instabilité.

Comme l'a montré GABRIEL les pigments anthraquinoniques sont stables alors que les « anthranols » s'altèrent plus ou moins rapidement. Par exemple l'« anthranol » de *C. cinnamomeoluteus* passe en quelques jours au jaune terne et vire alors aux vapeurs d'ammoniaque ; les « anthranols » de *C. odorifer* et de *C. orichalceus* sont particulièrement instables, s'oxydant au cours de la chromatographie. Ayant comparé les extraits de *Dermocybe* fraîchement récoltés à des extraits d'exsiccata vieux d'une vingtaine d'années, GRUBER conclut que, bien que les chromatogrammes de ces derniers donnent des images plus faibles, on y reconnaît pourtant de façon indiscutable les pigments anthraquinoniques caractéristiques de l'espèce.

2°. COMPLEXITE DU STOCK PIGMENTAIRE SPECIFIQUE.

Dans certains ensembles de Cortinaires, plusieurs pigments peuvent être extraits d'un lot de carpophores spécifiquement homogène. GABRIEL l'a démontré pour des Cortinaires appartenant à des sections ou sous-genres variés, des *Phlegmacium* aux *Dermocybe* par exemple, mettant particulièrement en relief la complexité du stock pigmentaire de nombreuses espèces de *Nitidae*. Dans les extraits alcooliques de *Nitidae* GABRIEL a fréquemment reconnu l'existence, par espèce, de 5 à 8 pigments différents, qui sont tous ou presque des anthraquinones. Les travaux récents des Chimistes qui ont déterminé les structures de ces pigments ont montré que le stock pigmentaire d'une espèce donnée peut être encore plus complexe que ne le pensait GABRIEL ; c'est ainsi que, parmi les pigments de *C. cinnamomeoluteus* dont la structure a pu être déterminée avec précision, figurent 7 anthraquinones simples (dont certains représentés à la fois sous forme libre et en combinaison avec un sucre) et 4 de ces dimères que GABRIEL appelait « anthranols ». La Fig. 73 (plus loin) donne une idée de la complexité du stock pigmentaire de deux autres *Nitidae* : *C. sanguineus* et *C. cinnabarinus*.

GABRIEL puis GRUBER ont montré que, chez les *Olivascentes*, on retrouve des anthraquinones, mais que celles-ci sont accompagnées de 3 pigments plus ou moins jaunes qui ne présentent, ni les réactions colorées des anthraquinones, ni celles des anthranols. Deux de ces derniers, qui forment sur les chromatogrammes des taches de fluorescence particulièrement vive, sont certainement responsables de la vive fluorescence des carpophores vivants d'*Olivascentes*. La fluorescence est jaune-vert au niveau de l'une de ces taches, qui est relativement pâle en lumière naturelle ; elle est d'un jaune très vif pour l'autre qui est jaune citron en lumière naturelle ; selon GABRIEL cette dernière tache, qui devient d'un jaune encore plus intense en présence de nitrate d'argent, serait due à une *xanthone*, ce qui a été confirmé.

3°. TOUS LES PIGMENTS SEPARES PAR CHROMATOGRAPHIE EXISTENT-ILS DANS LE CHAMPIGNON VIVANT ?

Dans nombre de cas la couleur d'un carpophore s'explique aisément en considérant le chromatogramme correspondant. Il est par exemple évident que le pigment brun reconnu sur le chromatogramme de *C. melanotus* est le pigment qui colore en brun le voile universel de ce champignon et qui fait qu'il se distingue, par la couleur bistre de ce voile, des autres espèces de la section *Olivascentes* que sont *C. cotoneus* et *C. venetus*.

La couleur du voile universel de *C. uliginosus* tirant fortement sur le rouge, il n'est pas étonnant que, dans les extraits alcooliques de ce voile, GABRIEL ait décelé deux pigments roses (différant l'un de l'autre par le Rf), ceux qu'elle a numérotés 5 et 8. Mais ce qui peut choquer, à première vue, c'est le fait que cet auteur ait souvent décelé ces deux pigments roses dans des espèces de la section *Cinnamomei* dont le carpophore ne présente aucune coloration rougeâtre ni même orangée, comme *C. cinnamomeoluteus* par exemple.

Cette observation conduit à se demander si certains des pigments roses décelés sur les chromatogrammes ne pourraient pas dériver éventuellement de pigments jaunes au cours des opérations conduisant à la séparation chromatographique. Dans cet ordre d'idées il est troublant de constater que, sur les chromatogrammes, les pigments roses 5 et 8 se trouvent à proximité immédiate, respectivement des pigments jaunes 6 et 9. Contre la possibilité d'une telle transformation GABRIEL invoque le fait que le voile universel de la var. *luteus*

de *C. uliginosus*, variété qui ne diffère du type de l'espèce que par l'absence de colorations rougeâtres de ce voile, ne livre que les pigments jaunes 6 et 9 et non les pigments roses 5 et 8.

4°. LOCALISATION DES PIGMENTS A L'ECHELLE CELLULAIRE.

a. LOCALISATION DES « ANTHRANOLS ».

Elle a été précisée chez les Cortinaires du groupe *cinnamomeus* par deux méthodes différentes. La première méthode est basée sur le fait que, contrairement à ce que nous avons cru à l'origine, les masses interhyphiques jaunes que nous avons signalées chez plusieurs *Cinnamomei*, manquent chez une espèce de cette section, *C. malicorius*; or GABRIEL a montré qu'un « anthranol » est présent chez tous les *Cinnamomei* étudiés par elle, sauf précisément chez *C. malicorius*, d'où la conclusion que l'« anthranol » des *Cinnamomei* est localisé dans les masses interhyphiques. Ceci a été vérifié directement grâce à l'application du réactif de Mecke sur des coupes préalablement desséchées; les masses interhyphiques se colorent en bleu-noir.

Nous avons noté que ces masses jaunes se dissolvent dans l'ammoniaque, comme le fait l'« anthranol » et que, sur *exsiccata*, elles deviennent brunâtres et rougissent en présence de ce réactif; il s'agit d'une oxydation de l'anthranol comparable à celle réalisée *in vitro* par GABRIEL, à l'aide d'eau oxygénée.

b. LOCALISATION DES AUTRES PIGMENTS EXTRACTIBLES PAR L'ALCOOL.

Il est probable qu'ils sont tous en dissolution dans le suc vacuolaire.

Ceci est vrai, non seulement pour les pigments anthraquinoniques des *Nitidae*, mais également pour les pigments des *Olivascentes*.

La présence de pigments anthraquinoniques dans les vacuoles peut être directement démontrée; c'est ainsi que les vacuoles du revêtement piléique de *C. malicorius* ou du voile universel de *C. venetus*, jaunes chez la première espèce, citrines ou jaune-olive chez la seconde, changent nettement de coloration en présence d'ammoniaque, qui les fait virer au rouge.

B. STRUCTURE ET PROPRIETES DES PIGMENTS EXTRAITS DES CORTINAIRES.

par Noël ARPIN.

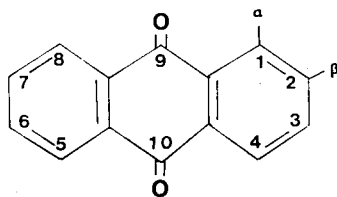
On peut grouper sous l'étiquette « Anthraquinones et substances affines » ceux des pigments extraits des Cortinaires dont la structure chimique a pu être déterminée à ce jour.

1°. DONNEES GENERALES SUR LES ANTHRAQUINONES ET COMPOSES AFFINES.

a. INTRODUCTION.

= *Définition.*

Comme leur nom l'indique, les anthraquinones présentent une structure quinonique au sein du noyau anthracène (trois cycles benzéniques adjacents).



Anthraquinone-9,10

= Origine.

A partir d'une chaîne polyacététique repliée, formée par la soudure de huit unités acétyles ($\text{CH}_3\text{-CO-}$), divers intermédiaires, notamment les formes tautomères anthrones et anthranols, conduisent aux anthraquinones, comme schématisé ci-dessous (Fig. 72).

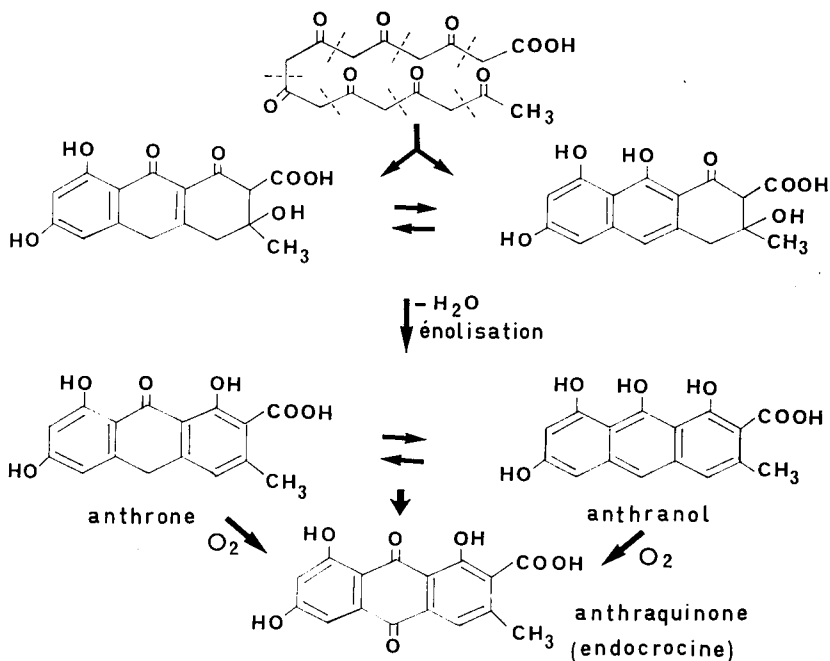


Fig. 72. — Origine biosynthétique des anthrones, anthranols et anthraquinones.

Des modifications secondaires peuvent se produire, tant au niveau des anthraquinones que de leurs précurseurs; les plus fréquentes d'entre elles consistent en des réactions de décarboxylation, d'hydroxylation, de méthylation, de dimérisation...

= Présence d'anthraquinones dans le règne végétal.

Au sein du règne végétal, les anthraquinones — le plus grand groupe de quinones naturelles — se trouvent bien représentées dans quelques familles de plantes supérieures d'une part, dans des groupes de champignons et lichens d'autre part. Dans le monde fongique, les anthraquinones et molécules apparentées se rencontrent aussi bien dans des formes parfaites (genres *Cortinarius*, *Tricholoma*...) que dans des formes imparfaites (*Penicillium*, *Aspergillus*, *Helminthosporium*...).

b. CARACTERISTIQUES DES ANTHRAQUINONES ET COMPOSES AFFINES.

Certaines de ces caractéristiques relèvent entièrement de la présence d'une fonction quinone, d'autres apparaissent plus spécifiquement dues à l'anthraquinone elle-même.

= *Solubilités et réactions colorées.*

Sont généralement solubles dans de nombreux solvants organiques possédant une certaine polarité. Alors que toutes les anthraquinones se solubilisent dans la soude, seules celles possédant des groupements carboxyliques ou des hydroxyles en β se dissolvent dans les bicarbonates. Cela s'explique par la diminution de la réactivité de l'OH en α , consécutive à la formation d'un cycle chélaté avec le carbonyle, alors que les OH en β conservent toute leur réactivité.

Insistons ici sur les faits suivants : on constate une augmentation sensible à la fois de la polarité et du coefficient d'hydrosolubilité pour les molécules ayant un groupement carboxylique (COOH) ; de même un net accroissement de l'hydrosolubilité se manifeste pour les molécules glycosylées. Les molécules carboxylées et glycosylées se dissolvent donc aisément dans les vacuoles alors que les aglycones neutres se localisent à l'extérieur de celles-ci. On explique donc ainsi la pigmentation intercellulaire jaune des espèces riches en dimères (aglycones neutres, *vide infra*) et, à l'opposé, la pigmentation vacuolaire des espèces riches en composés acides et (ou) glycosylés.

Le virage au rouge ou rouge-violacé, en milieu alcalin, est un indice sérieux de la présence d'une hydroquinone ; l'acétate de magnésium a été très employé pour caractériser les polyhydroxyanthraquinones : le Mg^{++} remplace l'OH chélatant et la coloration obtenue — orangé, rouge, bleu-violet — donne des indications sur la nature et la position des -OH. Le nitrate de zirconium permet de caractériser les -OH en *ortho*.

Enfin le réactif de МЕСКЕ (mélange d'anhydride sélénieux et d'acide sulfurique) ajouté à une solution chloroformique d'antranol entraîne le développement d'une coloration bleu-noir caractéristique *in vitro* comme « *in vivo* ».

En milieu alcalin les (bi-) anthranols ou les (bi-) anthrones rougissent lentement, suite à l'oxydation spontanée en (bi-) anthraquinones correspondantes, oxydation également obtenue, toujours en pH basique par addition d'eau oxygénée.

Une propriété très générale des quinones — donc des anthraquinones — est leur réductivité, en milieu alcalin, par un réducteur tel que l'hydrosulfite de sodium : il s'ensuit une décoloration ; par agitation à l'air, il y a réoxydation spontanée avec recoloration.

= *Propriétés spectrales.*

+ uv-visible.

L'absorption uv-visible d'une anthraquinone dépend d'une part du squelette de base et d'autre part du nombre et de la position des groupements auxochromes : alkyles, OH, OR avec effet bathochrome allant dans le sens OH > OR > alkyles.

On observera ainsi pour le squelette de base les bandes benzénoïdes (240-260 nm et 320-330 plus faibles) et quinonoïdes (260-290 nm). L'effet des substituants ne se fera sentir qu'au niveau du visible avec des effets bathochromes (déplacements de l'absorption vers les grandes longueurs d'onde) marqués pour les α OH, les β OH ayant beaucoup moins d'importance sauf si adjacents à un autre OH (*vide infra* les longueurs d'onde des diverses anthraquinones).

+ infra-rouge.

Notons simplement ici la diminution de la fréquence d'absorption des carbonyles par liaison H avec les α OH : 1675 cm^{-1} pour la 9,10 anthraquinone, 1667 et 1630 cm^{-1} pour un OH en α , 1626 avec deux OH en 1,4 et 1592 cm^{-1} si OH en 1,4,5,8.

(à suivre).