

BULLETIN MENSUEL  
DE LA  
**SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON**

FONDEE EN 1822

RECONNUE D'UTILITE PUBLIQUE PAR DECRET DU 9 AOUT 1937  
des SOCIETES BOTANIKUES 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	1979
Abonnement France .....	55 F	60 F
Membre scolaire .....	27 F	30 F
Abonnement Etranger .....	60 F	66 F
Changement d'adresse, inscription ou réintégration en sus	7 F	8 F

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

**SOMMAIRE**

CAVOT-ABRIGEON E. et LEMOIGNE Y. — La ligule chez les Ptéridophytes fossiles et actuelles .....	506
NAVATTE J. — Deux formes individuelles remarquables de <i>Lobobunaea falcatisissima</i> Rougeot .....	594
KÜHNER R. — Les grandes lignes de la classification des Agaricales, Plutéales, Tricholomatales (suite) .....	517

**Myxocybe** est créé pour une seule espèce : *Pholiota radicata*, qui, selon FAYOD, diffère des *Pholiota*, non seulement par ses spores verruqueuses, mais encore par la différenciation, sous l'épicutis (voile général) visqueux, d'une cuticule subcelluleuse polystrate. FAYOD pensait que ce genre rappelle beaucoup les Hébélomes supérieurs.

Selon FAYOD, **Ryssonospora** diffère surtout de *Pholiota* par ses spores ridées-punctuées, sans pore germinatif. L'auteur rangeait ici *Pholiota marginata*, *Flammula apicrea* (première espèce citée) et *Naucoria hilaris*. Il s'agit vraisemblablement d'un ensemble hétéroclite, dont les représentants cités sont respectivement un *Galerina* annelé, un *Gymnopilus* et un *Phaeocollybia*.

En 1889, FAYOD réduit, sans raison valable, la coupure friesienne *Flammula* à un ensemble passablement hétéroclite, comprenant *Naucoria erinacea* (première espèce citée), *Flammula liquiritiae* et, avec doute, à cause de sa cuticule celluleuse presque typique, *Flammula carbonaria*.

En conséquence, il crée un genre **Flammopsis** pour la plupart des *Lubrici* de FRIES, auxquels il ajoute les *Udi* que sont *Flammula alnicola* et *astragalina*; c'est à cet ensemble, dont un caractère microscopique serait selon FAYOD l'absence de pore, que cet auteur aurait dû conserver l'étiquette générique *Flammula*.

### 3. Genres créés dans la période moderne et en partie définis par des caractères microscopiques.

#### 3.1. Un genre aberrant dans les *Dermini* par la couleur de la sporée.

##### **Macrocyttidia** Joss., 1933.

Sous l'étiquette *Macrocyttis*, préoccupée par un genre d'Algues brunes, ce genre a été créé en 1931 par R. HEIM pour *Ag. cucumis*. Dans la définition que HEIM a donnée de ce genre, on lit : « Spores ocracé-rougeâtre en masse, paille rosé vues isolément ». A notre avis, à cause notamment de la couleur de ses spores, *Ag. cucumis* doit être rangé dans l'ordre *Pluteales*. Nous y reviendrons de façon plus détaillée lors de l'étude de cet ordre.

#### 3.2. Genres créés pour des *Dermini* typiques.

##### 3.2.1. Genre en partie défini par la structure du revêtement piléique.

##### **Flocculina** Orton, 1960.

Ayant comme type *Naucoria granulosa*, ce genre est caractérisé, macroscopiquement par la présence à la surface du chapeau, soit de petites écailles pointues, plus ou moins dressées, soit de flocons granuleux, soit simplement d'un revêtement farineux, et microscopiquement par le fait que les articles qui forment ce revêtement sont globuleux, elliptiques ou largement cylindrécés, à paroi plus ou moins colorée ou présentant des incrustations pigmentaires. Le revêtement du stipe est souvent squamuleux comme celui du chapeau et les spores sont lisses.

Ce genre correspond exactement à la section *Floccularia* KÜHN.-ROMAGN. de la « Flore analytique », section placée par ses auteurs dans le genre *Naucoria*.

Il comprend *Ag. (Naucoria) carpophilus*, que EARLE a choisi comme type de son genre *Flammulaster*.

##### 3.2.2. Genres en partie définis par la présence d'une ornementation de la paroi sporique visible en photonique.

**Alnicola** Kühner, 1926.

Nous avons traité ce genre de façon détaillée à propos de la famille *Cortinariaceae*, dans laquelle nous l'avons placé ici.

**Phaeocollybia** R. Heim, 1931.

Le genre *Phaeocollybia* est un genre si naturel que FRIES, qui, à partir d'*Epicr.*, en classait les espèces dans sa coupure *Naucoria*, l'avait parfaitement circonscrit et sommairement caractérisé, sans le nommer.

Dans *Monogr.*, il note, à propos de *Ag. lugubris*, première espèce des *Naucoria* de cet ouvrage, que ce champignon forme avec les suivants, c'est-à-dire *festivus*, *christinae*..., un groupe remarquable, parfaitement naturel, reconnaissable à l'absence totale de voile et au stipe poli, ferme, a cuticule remarquablement cartilagineuse. Dans *Hym. Eur.*, il est encore plus explicite quant aux limites du groupe puisqu'il écrit, en observation à *Ag. hilaris*, que les *Ag. lugubris*, *festivus*, *christinae* et *hilaris*, qui sont les 4 premiers *Naucoria* décrits dans cet ouvrage, forment un groupe très naturel, remarquablement distinct des espèces suivantes.

Dans *Monogr.*, comme déjà dans *Epicr.*, ces espèces étaient classés dans la section I *Gymnoti* des *Naucoria*, caractérisée par le chapeau glabre et l'absence totale de voile, plus précisément dans le groupe + de cette section, caractérisé par les lames libres ou légèrement adnexes.

Il ne faut pas oublier que, dans le *Systema*, les *Ag. lugubris* et *festivus* étaient placés dans les *Flammula* et non dans les *Naucoria*; en effet ces hésitations quant à la position systématique de ces espèces accentuent encore l'originalité de la coupure à laquelle elles appartiennent.

Parmi les autres caractères indiqués par HEIM dans la définition de son genre *Phaeocollybia*, signalons le stipe radicant, la forme du chapeau, campanulé, pointu, festonné, irrégulier, le caractère plus ou moins gélifié du revêtement piléique et la présence de verrues sur les spores. Aucune de ces particularités n'avait échappé aux auteurs qui l'ont précédé et notamment la verrucosité des spores était connue depuis BRESADOLA et RICKEN.

**Fulvidula** Romagnesi, 1936.

Genre créé pour des Ochrosporés à spores verruqueuses, dépourvus de chrysozystides, ayant pour types, selon son auteur, *Ag. liquiritiae*, une *Flammula* de la section friesienne *Sapinei*, et *Ag. (Pholiota) spectabilis*.

FRIES, qui a placé *Ag. spectabilis* dans la coupure *Pholiota*, à cause de son anneau étalé persistant, s'est parfaitement rendu compte que ce n'est pas sa place naturelle, puisqu'il en a écrit (*Monogr.*) « Est ab omnibus remota species ». Cependant, dans ses *Icones*, il en dit « affinitate proxime accedit ad *Ag. junonium* ». C'est également dans sa coupure *Pholiota* que FRIES avait placé *Ag. junonium* (auquel ORTON synonymise *spectabilis*). Or, dans *Monogr.*, il écrivait à propos de *junonium* « Cautè distinguatur a forma subannulata A. hybridi ». Si l'on se souvient que *Ag. hybridus* était rangé par FRIES dans la section *Sapinei* des *Flammula*, on voit que, par des détours, cet auteur nous suggérait que les affinités de *Ag. spectabilis* sont du côté des *Flammules* de la section *Sapinei*.

En 1936, ignorant le travail de ROMAGNESI paru la même année, nous écrivions que la section *Sapinei* des *Flammules* est bien distincte des autres par la couleur vive des spores verruqueuses et par l'absence de cystides faciales bien différenciées, et qu'elle mériterait d'être élevée au rang de genre, ce qu'a fait ROMAGNESI.

En 1936, ROMAGNESI pensait que devaient se ranger dans son genre *Fulvidula* toutes les espèces placées par FRIES dans sa section *Sapinei* des *Flammules*. Bien que FRIES ait écrit de sa section *Sapinei* qu'elle est très naturelle, nous pensons aujourd'hui que certaines espèces qu'il a rangées dans cette section ne sont pas des *Fulvidula*. Ainsi *Ag. limulatus*, qui en diffère par ses spores lisses, et *A. picreus* que nous croyons être un *Galerina* au moins très proche de *G. pruina-tipes* SMITH, dont il a le stipe entièrement pulvérulent de blanc dans la jeunesse, particularité étrange pour un *Fulvidula*. A noter que FRIES semblait ressentir quelque doute quant à la position systématique à attribuer à ces deux espèces puisqu'il écrivait (*Monogr.*) que par leur stipe grêle, fistuleux et leur chapeau mince, elles font penser à des *Naucoria*. Cependant, ajoutait-il, leur stipe n'est pas cartilagineux et leurs affinités naturelles sont étroites avec les autres *Sapinei*.

Concernant les affinités des *Fulvidula*, ROMAGNESI et nous-même les avons vues du côté des Cortinaires du sous-genre *Dermocybe*, rejoignant ainsi une vieille opinion que FRIES avait exprimée dans le *Systema*, alors qu'il plaçait ses futurs *Sapinei* dans une section *Lignatiles* des *Dermocybe*.

L'application stricte des règles de nomenclature, qui conduit à synonymiser *Fulvidula* à *Gymnopilus* est ici particulièrement injuste.

Si le Lecteur veut bien se reporter à ce que nous avons dit plus haut du genre *Gymnopilus*, tel que l'avait conçu KARSTEN, son auteur, il pourra constater que, non seulement KARSTEN n'avait indiqué aucun des caractères microscopiques qui ont permis à ROMAGNESI de distinguer ses *Fulvidula* du gros des *Flammula*, ce qui n'a rien d'étonnant, mais, ce qui est plus grave, qu'il n'avait distingué ses *Gymnopilus* du gros des *Flammula* que par l'absence de voile alors qu'il est hautement improbable qu'il existe des *Fulvidula* gymnocarpes ; toutes les espèces de ce genre que nous connaissons possèdent un voile distinct dans la jeunesse, certaines même un anneau membraneux. Il est d'ailleurs assez ridicule de conserver un genre *Gymnopilus* que son auteur lui-même a abandonné très rapidement.

La seule raison que l'on puisse invoquer pour synonymiser *Fulvidula* à *Gymnopilus* est le fait que la première espèce citée par KARSTEN dans son genre *Gymnopilus* est *Ag. liquoritiae*, espèce prise comme type du genre par EARLE, et que HORAK a reconnu qu'un exemplaire de l'herbier KARSTEN ainsi déterminé a bien les caractères microscopiques de *Fulvidula*.

### 3.2.3. Genres créés pour des espèces à spores lisses en photonique.

#### **Kuehneromyces** Singer et Smith, 1946.

Champignons qui présentent un pore germinatif tronquant largement le sommet de la spore, et dont les lames sont dépourvues de chrysocystides ; espèces plus ou moins lignicoles, dont le chapeau est hygrophane. Ce genre a été créé avant tout pour des *Pholiotas*, dont *P. mutabilis* est le type choisi par les auteurs, qui font remarquer que le voile sous-tendu n'est pas toujours annuliforme comme il l'est dans l'espèce type ; il est très fugace dans d'autres qui avaient été rangées dans la coupure *Naucoria*.

Sur des clichés d'électronique de coupes ultrafines, MELENDEZ-HOWELL a reconnu pour la première fois (1967) que la paroi sporique de *Pholiota mutabilis*, type du genre *Kuehneromyces*, est distinctement ornée, alors qu'elle paraît absolument lisse en photonique. CLÉMENTON a confirmé le fait en 1972 et a étendu en 1974 ses recherches d'électronique par transparence à 11 espèces de *Kuehneromyces*, dans

l'espoir que l'ornementation des spores permettrait de distinguer ce genre du côté de l'ensemble constitué par les autres *Pholiotas* et les *Flammules*. Cet espoir a été déçu puisque CLÉMENÇON n'a trouvé, outre *mutabilis*, qu'une espèce de *Kuehneromyces* dont les spores sont ornées en électronique ; elles sont lisses, même en électronique, chez la plupart des espèces de cette coupure.

Chez les deux espèces à spores ornées, les ornements se présentent sur le contour de la spore comme des verrues souvent carrées ; entre ces verrues, que nous croyons, à la suite de recherches inédites de CAPELLANO, d'origine périsporique, comme le sont en général les ornements des *Agaricales* sensu stricto, subsiste, chez *mutabilis*, une périspore résiduelle mucilagineuse bien nette, ce qui explique sans doute que les spores paraissent lisses en photonique (si l'indice de réfraction de ce mucilage est voisin de celui des verrues).

Selon CLÉMENÇON, ce qui distingue en électronique la paroi sporique des *Kuehneromyces* de celle des autres *Pholiotas* et des *Flammules*, c'est la différenciation, dans la partie moyenne de l'épaisseur de l'épispore, d'une couche plus transparente, développée en forme de calice dans la région inférieure de la spore ; selon CLÉMENÇON, qui a étudié en même temps en électronique 7 espèces de l'ensemble *Pholiota* + *Flammula* au sens de SINGER, le calice y manque ou n'est présent qu'à l'état de traces.

#### **Pachylepyrium** Singer, 1957.

Ce genre semble voisin du précédent par le chapeau hygrophane ou pâissant, à revêtement non cellulaire, la présence, sur le stipe, d'un anneau plus ou moins bien formé, l'absence de pleurocystides et la spore lisse, avec pore germinatif. Toutefois, si le pore peut tronquer largement le sommet de la spore dans certaines espèces, dans d'autres il est étroit et le sommet de la spore n'est pas tronqué. HORAK, qui a étudié le type (argentin) du genre, écrit que le pore est non ou très indistinctement visible chez cette espèce. Un caractère remarquable du genre est la grande épaisseur de la paroi sporique, dont la pigmentation est remarquablement intense ; dans la description de l'espèce type, SINGER précise que la sporée est ferrugineuse (les lames sont brun ocre puis très ferrugineuses) et que la paroi sporique est ferrugineuse intense dans l'ammoniaque et la potasse.

SINGER range dans ce genre une espèce européenne décrite par MOSER sous l'étiquette *Pholiotina funariophila*.

#### **Phaeogalera** Kühner, 1972.

Genre créé pour des espèces à revêtement piléique non cellulaire et dépourvu de dermatocystides, qui ont l'allure des *Galerina* ou des *Tubaria* de la section *Genuini* dont elles diffèrent par la couleur de la sporée, qui est brune (de type *Phaeoti*). Des *Galerina* à hyphes bouclées (*Galerina* typiques), les *Phaeogalera* diffèrent en outre par la paroi sporique lisse, sans plage, non dextrinoïde. Type *Ag. stagninus*.

### B. EXCRETIONS CELLULAIRES, FLUORESCENCE ET PIGMENTS DES STROPHARIACEAE DES SERIES DERMINI ET PRATELLI.

#### 1°. LES EXCRETIONS CELLULAIRES.

Des excréments cellulaires portant sur des substances autres que l'eau ou les substances facilement hydrosolubles ont été observées chez nombre de *Strophariaceae*, appartenant notamment aux genres *Hypholoma*, *Pholiota*, *Flammula*, *Gymnopilus*, *Phaeocollybia*.

Celles des cystides de l'arête des lames et du sommet du stipe de *P. fusca* sont bien connues, car elles se traduisent macroscopiquement par le fait que ces parties du carpophore pleurent des gouttes laiteuses blanches, qui ont valu à ce champignon son autre nom spécifique, *albocrenulata*. Nous avons observé un phénomène analogue sur les crénelures de l'arête des lames de *P. tuberculosa*, à cette différence près que les gouttes excrétées, également opaques, sont sulfurines ; la coloration jaune de ces gouttes résiste aux vapeurs d'ammoniaque, mais les gouttes perdent leur opacité et deviennent limpides, changement dû à ce que les particules en suspension dans les gouttes, qui rendaient celles-ci opaques, se sont dissoutes dans l'ammoniaque.

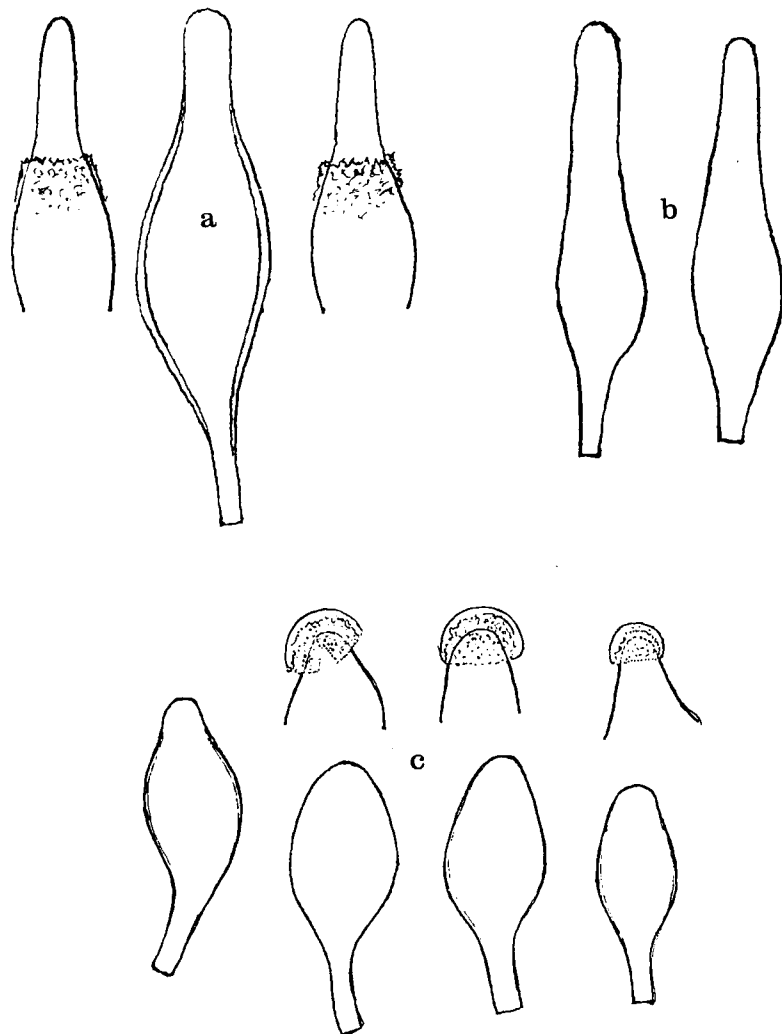


Fig. 90. — Pleurocystides de *Flammula spumosa* (a) et *lenta* (b), espèces typiques de la section *Lubricae*, et de *Flammula scamba* (c).

Remarquer, chez *F. gummosa* (a), l'excrétion (jaune) qui forme une gaine ne respectant que la région terminale de la partie saillante de la cystide, et celle qui coiffe au contraire l'extrémité libre des cystides de *F. scamba*.

Il s'agit là de cas exceptionnels, et lorsque des excréctions peuvent être observées au niveau des cystides ou des poils, elles ne sont sensibles que sous le microscope (Fig. 90) ; C'est ainsi que nous avons vu les cystides de *F. carbonaria* et *spumosa* enduites dans leur partie saillante d'une gaine n'en laissant émerger que le col, gaine incolore dans la première espèce, jaune dans la seconde. Chez *F. scamba*, c'est au contraire à l'extrémité libre de la cystide que se manifeste l'excrétion. Les longs poils du sommet du stipe de *S. squamosa* sont plus ou moins gainés, surtout en bas, d'un manchon de granules ou gouttes subincolores, facilement détersiles et d'ailleurs instantanément solubles dans l'ammoniaque.

Dans la chair et (ou) la trame des lames de nombre de *Strophariaceae*, les excréctions figurées sont souvent frappantes ; elles s'y présentent comme des masses interhyphiques, tantôt volumineuses, tantôt réduites à des grains.

Chez les *Phaeocollybia*, ces excréctions sont incolores ; elles sont assez grosses, 5-10  $\mu$ m par exemple, réfringentes, instantanément solubles dans l'ammoniaque ; nous en avons repéré dans la trame des lames de *P. festiva* et *lugubris*, ainsi qu'à la surface du stipe de *P. christinae* sensu Heim, non Fr.

Chez les Pholiotés et les Flammules, ces excréctions sont incolores ou colorées.

Elles sont incolores notamment chez des espèces qui ne présentent pas de vives couleurs jaunes, comme *P. fusca* et *P. destruens*, où ces excréctions ont été notamment observées dans la trame des lames, se présentant comme des gouttes  $\times$  1-5  $\mu$ m chez la première espèce, comme de nombreuses mais très petites granulations chez la seconde.

Les excréctions interhyphiques sont colorées chez *P. flammans*, *P. lucifera*, *P. tuberculosa*, où nous les avons observées dans la trame des lames et dans la chair piléique ; d'un jaune pâle chez *lucifera*, elles sont d'une vive couleur sulfurin verdâtre chez *tuberculosa*. Chez diverses Flammules présentant de vives colorations jaunes, nous avons également observé des excréctions interhyphiques colorées. Dans la trame des lames de *F. alnicola*, elles se présentent en petits grains ou en gouttes fines  $\times$  1,5-2  $\mu$ m, d'un jaune sulfurin, surtout dans la région hyménopode/sous-hyménium. Dans la chair piléique de *F. spumosa* et *F. astragalina*, les excréctions sont particulièrement évidentes, car à la fois volumineuses et colorées, citrin vif ou citrin verdâtre chez *spumosa*, jaune orangé dans la région orangée de la chair de *astragalina*.

Chez plusieurs *Hypholoma*, des excréctions pigmentées ont été également observées dans la chair piléique (*H. dispersum*) ou dans la chair piléique et dans la trame des lames (*H. fasciculare*) ; simplement jaunâtres chez *dispersum*, elles sont d'un jaune verdâtre chez *fasciculare*.

Dans la trame des lames et la chair piléique des *Gymnopilus*, les excréctions figurées sont extrêmement répandues ; elles se présentent sous forme de gouttes plus ou moins volumineuses, jusqu'à 5-12  $\mu$ m, d'aspect huileux, souvent incolores à jaune clair, plus rarement d'un jaune vif, doré. Nous en avons observé dans la trame des lames de *G. bellulus*, *fulgens*, *liquiritiae*, *penetrans*, *spectabilis* et *suberis*. On en retrouve parfois jusque dans le revêtement piléique (*G. bellulus*) ou entre les cystides du sommet du stipe (*G. liquiritiae*).

Lorsque l'on recherche les excréctions interhyphiques, il est bon de se souvenir que certaines fondent en quelques minutes dans l'eau (de robinet) utilisée pour le montage des coupes ; c'est du moins ce que nous avons noté pour *Gymnopilus bellulus*. Il ne faut surtout pas oublier que, dans la plupart des *Strophariaceae*, ces excréctions sont rapidement solubles dans l'ammoniaque ; celles de *F. alnicola* sont plus résistantes à ce réactif, mais l'alcool les dissout rapidement, comme il dissout les excréctions de *H. fasciculare* et sans doute d'autres espèces.

Dans de nombreuses espèces de *Strophariaceae*, nous avons vainement recherché des excréations interhyphiques dans la trame des lames ou la chair piléique, même chez des espèces affines à d'autres qui en présentent d'évidentes. Nous n'avons pu en découvrir chez *P. aurivella*, *F. decussata*, *lubrica*, *scamba*, *apicrea*, *H. capnoides*, *elongatum*, *S. squamosa*, et il est possible qu'elles soient inexistantes dans la plupart des autres *Stropharia*, où, il est vrai, nous ne les avons pas spécialement recherchées lors de l'étude anatomique. Elles semblent également absentes chez les *Psilocybe* de la section *Deconica*.

Le fait que, dans certaines *Strophariaceae*, les masses excrétées soient incolores alors qu'elles sont colorées dans d'autres, peut faire supposer que, dans ce dernier cas, les excréations ne sont pas uniquement constituées de matériel pigmenté. A l'appui de cette manière de voir, citons deux observations faites sur *H. fasciculare*. En suivant au microscope le comportement, en présence d'alcool éthylique, des masses jaune verdâtre de cette espèce, on les voit se décolorer avant de disparaître complètement, comme si elles comprenaient un support incolore sur lequel serait fixé le matériel pigmentaire. Le traitement des coupes, non plus par l'éthanol, mais par un autre alcool, la glycérine, semble bien confirmer cette hypothèse : le matériel pigmentaire se contracte d'abord en une masse jaune à l'intérieur d'une coque incolore.

Chez certaines *Strophariaceae*, des excréations figurées peuvent même se produire au niveau de l'hyménium, dans son épaisseur et même jusqu'à sa surface, chez *P. tuberculosa* ou *G. liquiritiae* par exemple. Chez *P. tuberculosa*, les granules hyméniens sont si abondants qu'ils opacifient l'hyménium et en rendraient l'étude difficile s'ils n'étaient instantanément solubles dans l'ammoniaque, qui se colore en jaune citron vif à leur contact.

D'énormes masses pigmentaires d'un jaune vert s'observent dans l'épaisseur de l'hyménium de très nombreuses espèces de *Gymnopilus* ; elles sont remarquables par le fait qu'elles sont constituées par un matériau cristallisé, fortement biréfringent. Au microscope polarisant ces masses se repèrent facilement grâce à leur forte biréfringence, sur les vues de face de l'hyménium ; on ne peut les confondre avec des amas d'oxalate de chaux, car elles résistent assez bien à l'acide chlorhydrique qui dissout instantanément l'oxalate de chaux ; elles sont par contre instantanément solubles dans l'ammoniaque.

Ces masses pigmentaires cristallisées sont peut-être caractéristiques des *Gymnopilus*, car nous n'en avons jamais observé de semblables dans d'autres genres. Nous les avons repérées chez *G. bellulus*, *dactylidicola*, *penetrans*, *spectabilis*, *suberis*. Elles manquent chez *G. subsphaerosporus*, qui n'a été classé dans les *Gymnopilus* qu'avec doute, mais aussi chez *G. fulgens* et *liquiritiae* qu'il nous paraît cependant difficile d'écarter des *Gymnopilus*.

#### 2°. FLUORESCENCE DU CARPOPHORE.

Une fluorescence marquée en U.V. est répandue dans les genres *Hypholoma*, *Pholiota* et *Flammula*. Elle constitue certainement une caractéristique notable de cet ensemble puisque, dans la conclusion d'un travail publié en 1939, ayant porté sur 175 espèces de champignons charnus, dont une douzaine appartenant aux trois genres cités, JOSSERAND et NETIEN écrivaient : « Les plus belles fluorescences sont fournies par quelques *Flammula*, *Nematoloma*, *Cortinarius*, etc... ».

D'après les indications de ces auteurs les couleurs de fluorescence sont toujours jaunes (doré ou citrin) chez les *Hypholoma*, *Flammula* et *Pholiota*, mais l'intensité de la fluorescence peut varier beaucoup d'une espèce à une autre, voire d'une partie à une autre du carpophore dans une même espèce.

Selon eux, les lames sont : extrêmement lumineuses (*H. fasciculare*), très lumineuses (*F. astragalina* et *Gymnopilus hybridus*), lumineuses (*H. dispersum*), assez lumineuses (*F. gummosa*), pâles mais assez lumineuses (*F. lenta*), peu lumineuses (*H. capnoides*) ou éteintes (*F. alnicola*, *Stropharia melasperma*). Parfois les lames sont surtout lumineuses au niveau de l'arête (*H. sublateritium*, *Stropharia aeruginosa*).

Selon les mêmes auteurs, la chair est : extrêmement lumineuse (*H. fasciculare*), très lumineuse (*F. alnicola* et *astragalina* — surtout dans le pied chez ces deux espèces —, *P. lucifera*, *Gymnopilus hybridus*), lumineuse (*P. squarrosa*), assez lumineuse (*H. capnoides*, *P. aurivella*, *F. gummosa*), peu lumineuse (*Stropharia melasperma*), sombre ou éteinte (*H. sublateritium*, *F. lenta*). Parfois la chair du chapeau n'est pas lumineuse alors que celle du stipe l'est (*Stropharia aeruginosa*).

Selon JOSSERAND et NETIEN, *Pholiota mutabilis* est terne en U.V. et *Galerina graminea* inchangé.

Ces quelques indications préliminaires laissaient supposer l'existence d'un lien entre la fluorescence et la pigmentation jaune. En fait l'expérience a montré, notamment à GLUCHOFF-FIASSON, que les pigments jaunes facilement extractibles sont fortement fluorescents sur les chromatogrammes.

Pour plusieurs pigments extraits des *Strophariaceae*, on connaît actuellement avec précision la structure chimique. Nous laissons à Madame GLUCHOFF-FIASSON, spécialiste de ces pigments et de leur répartition dans la famille *Strophariaceae*, le soin d'en préciser, dans le paragraphe qui suit, les structures et les principales caractéristiques. Nous l'en remercions vivement.

### 3°. PIGMENTS EXTRAITS DES STROPHARIACEAE : CARACTERISTIQUES : STRUCTURE CHIMIQUE.

par K. GLUCHOFF-FIASSON.

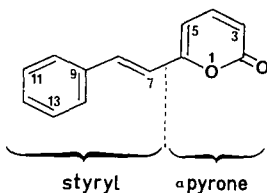
Les pigments extraits des *Strophariaceae* sont des styryl-6  $\alpha$  pyrones et des dérivés de ces substances.

#### a. DONNEES GENERALES SUR LES STYRYL-6 $\alpha$ PYRONES ET DERIVES.

= Introduction.

+ Définition.

Comme leur nom l'indique, les styryl-6  $\alpha$  pyrones sont constituées d'un noyau  $\alpha$  pyrone dont le carbone 6 est lié à un groupement styryl.



+ Biosynthèse.

Des études ont été effectuées sur cultures mycéliennes de *Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat. (HATFIELD, 1970) et d'*Inonotus hispidus* (Bull. ex Fr.) Karst. (PERRIN et TOWERS, 1973), espèces synthétisant l'hispidine [hydroxy-4 (dihydroxy-11,12 styryl)-6  $\alpha$  pyrone] comme pigment majeur. Ces recherches ont montré que l'hispidine résulte de la condensation d'un métabolite en C<sub>6</sub>-C<sub>1</sub>

ou C<sub>6</sub>-C<sub>3</sub>, dérivé de l'acide shikimique, avec respectivement trois ou deux unités acétyles CH<sub>3</sub>-CO- ; la voie C<sub>6</sub>-C<sub>3</sub> + 2 acétates s'avère prépondérante (Fig. 91).

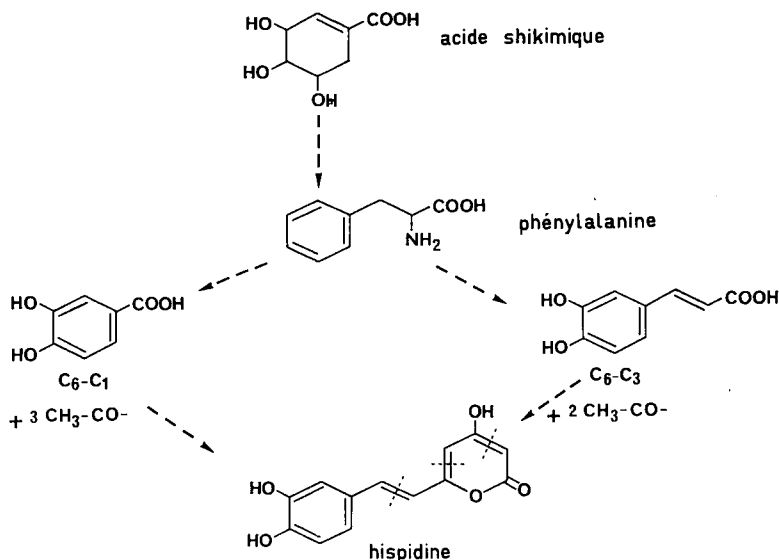


Fig. 91. — Etapes de la biosynthèse d'une styryl-pyrone, l'hispidine, à partir de l'acide shikimique.

Sur le squelette de base styryl-pyrone le niveau d'hydroxylation ou de méthyoxylation peut varier ; en outre des « dimères » peuvent être produits par addition oxydative, sur l'hispidine, de styryl- ou aryl-pyrones\* ; cette condensation peut être poussée beaucoup plus loin, conduisant à la « lignine fongique » de BU'LOCK et COLL., 1962.

#### + Distribution des styryl-pyrones dans le règne végétal.

C'est à partir de quelques plantes supérieures (*Piper...*) que furent caractérisées les premières styryl-pyrones, généralement méthyoxylées comme la yangonine [méthoxy-4 (méthoxy-12 styryl)-6 α pyrone]. La première styryl-pyrone fongique, l'hispidine, a été isolée d'*Inonotus hispidus* (EDWARDS et COLL., 1961 ; BU'LOCK et COLL., 1962). Les travaux ultérieurs ont montré que, chez les champignons, les styryl-pyrones et dérivés, présents sous forme hydroxylée (et non méthyoxylée), ne sont connus que de quelques groupes d'Hyménomycètes lignicoles : *Hymenochetaceae* Donk (UENO et COLL., 1964 ; KLAAR et STEGLICH, 1977 a, b ; FIASSON et BERNILLON, 1978) et *Strophariaceae* Sing. et Smith (HATFIELD et BRADY, a 1968, b 1969, c 1971 ; HATFIELD, 1970 ; BRADY et BENEDICT, 1972 ; DANGY-CAYE et ARPIN, 1974 ; GLUCHOFF-FIASSON et KÜHNER, 1977).

#### = Isolement des styryl-pyrones et dérivés.

#### + Extraction.

Compte tenu de leur faible polarité, les styryl-pyrones méthyoxylées s'extraient aisément par le benzène ou l'éther éthylique ; par contre les composés

\* Les aryl-pyrones sont les homologues en C<sub>11</sub> des styryl-pyrones dont elles diffèrent par l'absence du pont -CH = CH- entre les deux cycles.

hydroxylés (simples ou « dimères ») nécessitent, pour être extraits exhaustivement, des solvants plus polaires tels que l'éthanol ou le méthanol.

+ Purification et propriétés chromatographiques.

Si les styryl-pyrones méthoxylées des plantes supérieures se chromatographient bien sur gel de silice ou même sur alumine désactivée dans des solvants relativement peu polaires comme le mélange acétate d'éthyle-cyclohexane, par contre les pigments hydroxylés exigent des adsorbants beaucoup plus doux (polyamide acétylé) ou des solvants polaires (enrichis en acides acétique ou formique). Ceci est illustré par la Fig. 92, récapitulant les caractéristiques chromatographiques sur couche mince de gel de silice ( $R_f$ , couleurs en visible et sous uv) des pigments isolés de *Pholiota aurivella* (GLUCHOFF-FIASSON, 1978) et *Hypholoma fasciculare* (FIASSON et COLL., 1977). Etant donnée la difficulté d'isolement des composés hydroxylés (plus particulièrement des « dimères ») de polarités élevées, et peu différentes, leur perméthylation s'avère généralement nécessaire : c'est pourquoi nous indiquons également les caractéristiques des dérivés perméthylés.

= Caractéristiques des styryl-pyrones et dérivés.

Il s'agit de composés généralement jaunes, de fluorescence bleu-vert, jauneverd à jaune ou jaune-ocre, de stabilité limitée.

+ Solubilités et réactions colorées.

Dans l'ensemble, la solubilisation requiert des solvants organiques d'autant plus polaires que le niveau d'hydroxylation du pigment est plus élevé.

Le virage bathochrome jusqu'à l'orangé-brun en milieu alcalin correspond à la saponification de la lactone (ouverture du cycle pyrone).

Les réactions colorées des composés hydroxylés (simples ou « dimères ») ne sont pas spécifiques de la famille chimique : coloration verte par un sel de fer due à la présence d'orthodiphénol ; coloration rose après chauffage en présence de réactif d'Ehrlich (solution à 2 % de *p*-diméthylaminobenzaldéhyde dans l'éthanol acide).

+ Propriétés spectrales.

1. uv-visible.

Le spectre d'absorption uv-visible se caractérise par la présence de deux pics, l'un situé entre 250 et 280 nm, l'autre, généralement plus important, entre 350 et 395 nm.

Les variations observées dépendent du nombre, de la position et de la nature des substituants : les hydroxyles portés par le noyau phényle ont un effet bathochrome, leur esterification (mais non leur étherification) un effet hypochrome.

2. infrarouge.

Les bandes caractéristiques correspondent au carbonyle de la lactone ( $1730$  à  $1660\text{ cm}^{-1}$  selon la substitution), aux doubles liaisons énoïque ( $1635$ - $1650\text{ cm}^{-1}$ ) et éthylénique ( $1550$ - $1570\text{ cm}^{-1}$ ) du cycle pyrone et à la double liaison exocyclique ( $955$ - $965\text{ cm}^{-1}$ ).

3. masse.

Si, pour les monomères, le pic de base du spectre correspond généralement au pic moléculaire (qui est suivi de pics dus à la perte de OH, H<sub>2</sub>O, CO), dans le cas des « dimères à double attachement » type hypholomines et fasciculines le pic de base, au moins pour les dérivés méthylés ou acétylés, correspond à M-CO<sub>2</sub>.

	Composés						
	natifs				perméthylés		
	R <sub>f</sub>		couleurs		R <sub>f</sub>	couleurs	
	S <sub>1</sub>	S' <sub>1</sub>	vis.	uv	S <sub>2</sub>	vis.	uv
de <i>Pholiota aurivella</i>							
bis-noryangonine	0,31	0,68	jaune pâle	bleu-vert	0,70	jaune pâle	jaune-vert
hispidine	0,19	0,55	jaune	jaune-vert	0,66	jaune pâle	bleu-vert
de <i>Hypholoma fasciculare</i>							
hypholomine A	0,10	0,42	citron	jaune vif	0,59	jaune pâle	vert-jaune
fasciculine A	0,08	0,38	incolore	bleu	0,55	incolore	bleu
hypholomine B	0,06	0,32	jaune or	jaune-ocre	0,52	jaune	jaune-vert
fasciculine B	0,04	0,28	incolore	bleu	0,49	incolore	bleu

solvants S<sub>1</sub> : benzène/formiate d'éthyle/acide formique 13/5/2 v/v

S'<sub>1</sub> : benzène/formiate d'éthyle/acide formique 5/4/2 v/v

S<sub>2</sub> : chloroforme/acétate d'éthyle 1/1 v/v

Fig. 92. Caractéristiques chromatographiques sur couche mince de gel de silice des styryl-pyrones et dérivés isolés de *Strophariaceae* (sous formes native et perméthylée).

## 4. résonance magnétique nucléaire du proton.

La caractéristique la plus marquante est la résonance des deux protons éthyléniques exocycliques (déplacements chimiques  $\delta$  de 7,40-7,60 et 6,45-6,70 ppm, constante de couplage J de 15-16 Hz).

## b. STYRYL-PYRONES ET DERIVES ISOLEES DE DIVERSES STROPHARIACEAE : STRUCTURES ET CARACTERISTIQUES SPECTRALES.

= Structure.

La Fig. 93 rassemble les formules développées des styryl-pyrones monomères et « dimères » isolées des *Strophariaceae*.

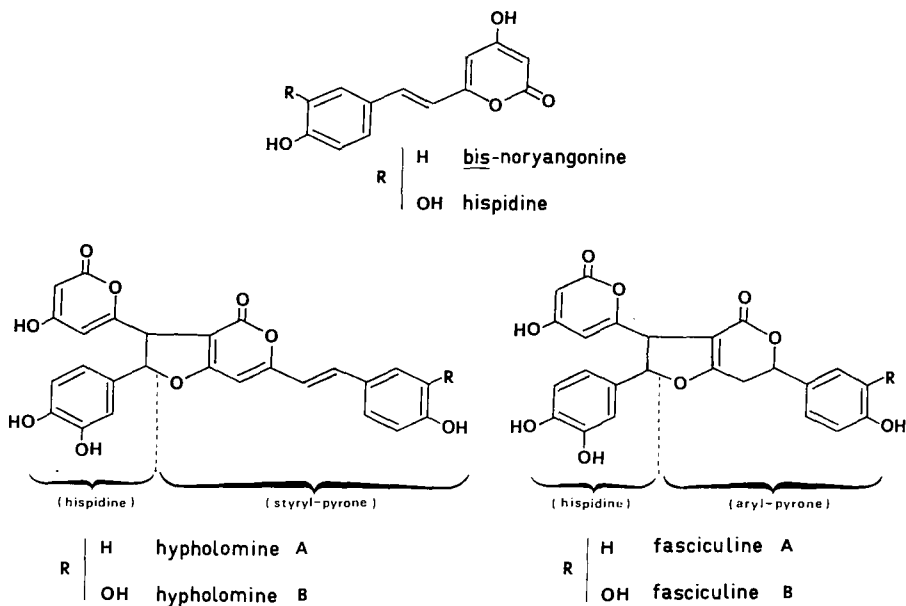


Fig. 93. — Structures de styryl-pyrones *sensu lato*, extraites de *Strophariaceae*.

En haut : styryl-pyrones *sensu stricto* (monomères).

En bas : dimères à base de styryl-pyrones.

= Caractéristiques spectrales : absorption uv-visible dans le méthanol [*nm* (*D.O. relative*)] et spectrométrie de masse [*m/e* à # (% relatif)].

+ Styryl-pyrones monomères.

bis-noryangonine :

— uv : 259 (0,39), 358 (1) ;

— sm : 230 [ $M^+$ ,  $C_{13}H_{10}O_4$  (100)] ; 213 (10) ; 212 (10) ; 202 (12) ; 189 (5) ; 188 (20) ; 187 (20) ; 174 (6) ; 171 (6) ; 161 (26) ; 160 (41) ; 147 (76) ; 132 (14) ; 131 (12) ; 119 (26).

hispidine :

— uv : 254 (0,65), 372 (1) ;

— sm : 246 [ $M^+$ ,  $C_{13}H_{10}O_5$  (100)] ; 229 (7) ; 228 (6) ; 218 (6) ; 205 (4) ; 204 (10) ; 203 (20) ; 202 (31) ; 190 (29) ; 187 (15) ; 177 (25) ; 176 (47) ; 163 (51) ; 148 (20) ; 147 (15) ; 135 (16).

## + Structures « dimères ».

## hypholomine A :

- uv : 276 (0,69), 288 (0,71), 375 (1) ;
- sm après perméthylation : 530 [M<sup>+</sup>, C<sub>30</sub>H<sub>26</sub>O<sub>9</sub> (7)] ; 486 [M-CO<sub>2</sub>, C<sub>29</sub>H<sub>26</sub>O<sub>7</sub> (100)] ; 471 (3) ; 406 (4) ; 405 (3) ; 330 (4) ; 328 (3).

## hypholomine B :

- uv : 259 (0,72), 275 (0,69), 382,5 (1) ;
- sm après perméthylation : 560 [M<sup>+</sup>, C<sub>31</sub>H<sub>28</sub>O<sub>10</sub> (9)] ; 516 [M-CO<sub>2</sub>, C<sub>30</sub>H<sub>28</sub>O<sub>8</sub> (100)] ; 501 (8) ; 436 (6) ; 435 (5) ; 379 (2) ; 378 (3) ; 368 (4) ; 360 (1) ; 328 (6).

## fasciculine A :

- uv : 285 (0,81), 349 (1) ;
- sm après perméthylation : 504 [M<sup>+</sup>, C<sub>28</sub>H<sub>24</sub>O<sub>9</sub> (61)] ; 460 [M-CO<sub>2</sub>, C<sub>27</sub>H<sub>24</sub>O<sub>7</sub> (100)] ; 445 (20) ; 430 (3) ; 429 (6) ; 417 (5) ; 406 (6) ; 405 (6) ; 399 (3) ; 389 (3) ; 380 (61) ; 379 (37) ; 351 (9) ; 335 (6) ; 328 (29) ; 323 (9) ; 322 (8) ; 300 (9) ; 295 (7) ; 279 (22).

## fasciculine B :

- uv : 286 (0,72), 357 (1) ;
- sm après perméthylation : 534 [M<sup>+</sup>, C<sub>29</sub>H<sub>26</sub>O<sub>10</sub> (75)] ; 490 [M-CO<sub>2</sub>, C<sub>28</sub>H<sub>26</sub>O<sub>8</sub> (100)] ; 475 (11) ; 460 (4) ; 459 (5) ; 447 (3) ; 436 (5) ; 435 (5) ; 429 (2) ; 419 (2) ; 410 (100) ; 409 (54) ; 381 (7) ; 365 (3) ; 353 (9) ; 352 (6) ; 330 (3) ; 328 (36) ; 325 (4) ; 309 (4).

## c. SIGNIFICATION EVOLUTIVE DES STRUCTURES MONOMERES ET DIMERES.

Les structures dimères, dérivant des monomères (et, plus précisément, de l'hispidine) apparaissent « plus évoluées » que ces dernières : il est donc tentant de considérer les espèces « à dimères » comme « plus évoluées » que celles à monomères seuls. Il faut toutefois rappeler qu'une dérivation phylétique peut s'accompagner aussi bien de la perte que du gain de capacités biogénétiques, et que, parcourant des chaînes réactionnelles, l'évolution peut ici « revenir en arrière ». Ainsi les *Strophariaceae* qui n'accumulent que des styryl-pyrones monomères peuvent aussi bien, *a priori*, avoir perdu les enzymes de dimérisation (et être surévoluées) que ne les pas avoir encore « découvertes » (et être primitives) ; l'absence totale de styryl-pyrones peut de la même façon prêter à deux interprétations opposées. L'orientation des lignes évolutives selon les séquences biogénétiques exige donc d'être corroborée par l'ensemble des autres critères disponibles ; par ailleurs, la coexistence, dans un même groupe, de sous-évolution et de surévolution (pigmentaires, ici) n'est pas à exclure.

## BIBLIOGRAPHIE

- BARTLE K. D., EDWARDS R. L., JONES D. W. et MIR I. — Constituents of the Higher Fungi. Part VII. The Photodimerisation of Hispidin Analogues ; a Proton Magnetic Resonance Study. *J. Chem. Soc., C*, 413-419, 1967.
- BRADY L. R. et BENEDICT R. G. — Occurrence of Bisnoryangonin in *Pholiota squarrosoidiposa*. *J. Pharm. Sci.*, 61, 318, 1972.
- Bu'LOCK J. D., LEEMING P. R. et SMITH H. G. — Pyrones. Part II. Hispidin, a New Pigment and Precursor of a Fungus « Lignin ». *J. Chem. Soc.*, 2085-2089, 1962.
- DANGY-CAYE M. P. et ARPIN N. — Présence de styryl-6  $\alpha$  pyrones, notamment de bis-noryangonine et d'hispidine, chez *Gymnopilus penetrans* (Fr. ex Fr.) Murr., 109-118, in Travaux mycologiques dédiés à R. KÜHNER, *Bull. Soc. Linn. Lyon*, n° spécial, 475 p., Février 1974.

- EDWARDS R. L., LEWIS D. G. et WILSON D. V. — Constituents of the Higher Fungi. Part I. Hispidin, A New 4-Hydroxy-6-styryl-2-pyrone from *Polyporus hispidus* (Bull.) Fr. *J. Chem. Soc.*, 4995-5002, 1961.
- EDWARDS R. L. et MIR I. — Constituents of the Higher Fungi. Part VI. Some Analogues of Hispidin. *J. Chem. Soc., C*, 411-413, 1967.
- FIASSON J. L. et BERNILLON J. — Identification chimique de styryl-pyrones chez quatre hyménochétacées (Champignons, Aphyllophorales). *J. Can. Bot.*, 55, 2984-2987, 1977.
- FIASSON J. L., GLUCHOFF-FIASSON K. et STEGLICH W. — Über die Farb- und Fluoreszenzstoffe des Grünblättrigen Schwefelkopfes (*Hypholoma fasciculare*, Agaricales). *Chem. Ber.*, 110, 1047-1057, 1977.
- GLUCHOFF-FIASSON K. — Contribution à la Chimiotaxonomie des Hyménomycètes : Pigments des Strophariaceae Sing. et Smith et des Tricholomataceae Roze. Thèse, Lyon, en cours de rédaction, 1978.
- GLUCHOFF-FIASSON K. et BERNILLON J. — Les pigments de *Pholiota flammans* (Fr.) Kummer (Basidiomycète, Agaricale) ; identification de quatre dérivés de l'hispidine. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 284, D, 385-388, 1977.
- GLUCHOFF-FIASSON K. et KÜHNER R. — La délimitation et la classification des Strophariaceae Sing. et Smith (Agaricales) à la lumière de nouvelles recherches sur la structure des pigments. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 284, D, 1667-1672, 1977.
- HÄNSEL R., RIMPLER H. et LANGHAMMER L. — IR-Spektren der  $\alpha$ -Pyrone vom Yangonin- und Kawain-Typ und Synthese von 4-Methoxy-5,6-dihydro-6-methyl pyron-2 als Modellsubstanz. *Z. Anal. Chem.*, 218, 346-353, 1966.
- HATFIELD G. M. — Occurrence and biosynthesis of fungal styrylpyrones. Thèse, Washington, 99 p., 1970.
- HATFIELD G. M. et BRADY L. R. — Isolation of bis-Noryangonin from *Gymnopilus decurrens*. *Lloydia*, 31, 225-228, 1968.
- HATFIELD G. M. et BRADY L. R. — Occurrence of bis-Noryangonin in *Gymnopilus spectabilis*. *J. Pharm. Sci.*, 58, 1298, 1969.
- HATFIELD G. M. et BRADY L. R. — Occurrence of bis-Noryangonin and Hispidin in *Gymnopilus* Species. *Lloydia*, 34, 260-263, 1971.
- KLAAR M. et STEGLICH W. — Pilzpigmente, XXVII. Isolierung von Hispidin und 3,14'-Bihispidinyl aus *Phellinus pomaceus* (Poriales). *Chem. Ber.*, 110, 1058-1062, 1977.
- KLAAR M. et STEGLICH W. — Pilzpigmente, XXVIII. Hymenochinon, der rote Farbstoff von *Hymenochaete mougeotii* (Poriales). *Chem. Ber.*, 110, 1063-1068, 1977.
- MORS W. B., MAGALHAES M. T. et GOTTLIEB O. R. — Naturally Occurring Aromatic Derivatives of Monocyclic  $\alpha$ -Pyrones. *Fortsch. Chem. Org. Nat.*, 29, 132-164, 1962.
- PAILER M., SCHADEN G. et HÄNSEL R. — Massenspektren von  $\alpha$ -Pyrone vom Typus der Kawalactone. *Mh. Chem.*, 96, 1842-1849, 1965.
- FERRIN P. W. et TOWERS G. H. N. — Hispidin biosynthesis in cultures of *Polyporus hispidus*. *Phytochem.*, 12, 589-592, 1973.
- SAUER H. et HÄNSEL R. — Kawalactone und Flavonoide aus einer endemischen Piper-Art Neu Guineas. *Planta med.*, 15, 443-458, 1967.
- UENO A., FUKUSHIMA S., SAIKI Y. et HARADA T. — Studies on the Components of *Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat., *Chem. Pharm. Bull.*, 12, 376-378, 1964.

C. REMARQUES ET PRECISIONS SUR QUELQUES GENRES DE STROPHARIACEAE AYANT UNE SPOREE DE TYPE PRATELLI OU DE TYPE DERMINI. LEUR REGROUPEMENT EN TRIBUS.

1° LES TRIBUS PHOLIOTEAE, BOLBITIEAE, TUBARIEAE.

a. APERÇU PRELIMINAIRE.

La tribu **Pholioteae** est la seule qui renferme à la fois des *Pratelli* à spores violetées sous le microscope et des *Dermini* typiques ; c'est aussi la seule qui comprenne à la fois des espèces pourvues de chrysocystides à côté d'autres qui en sont dépourvues. Il y a toujours, à l'origine, un voile sous-tendu, et lorsque le stipe est prumineux, il l'est seulement au-dessus de l'insertion de ce dernier ; il n'est jamais entièrement prumineux.

De nombreuses espèces montrent une fluorescence jaune plus ou moins vive

des lames et (ou) de la chair et possèdent des pigments facilement extractibles de type styryl-pyrone ou dérivés.

Dans les deux autres tribus, qui ne renferment que des *Dermini*, aucune espèce ne possède de chryscystides ; le stipe est pruineux par des cystides, soit seulement au sommet, soit sur toute sa longueur.

La tribu **Bolbitieae** se distingue des deux autres tribus de *Strophariaceae* par la différenciation d'une cuticule celluleuse à la surface du chapeau ; c'est la tribu que FAYOD, qui avait découvert cette caractéristique anatomique, appelait *Naucorieae*. On ne peut malheureusement lui conserver ce nom car la plupart des espèces que FRIES considérait comme « *Naucoriae typicae* » ou *Genuini* (ses *Lepidoti*) n'ont pas de couche celluleuse à la surface du chapeau ; d'ailleurs le *Ag.* (*Naucoria*) *cerodes*, choisi par FAYOD comme type du genre *Naucoria*, est une espèce critique, que FRIES ne plaçait pas dans ses *Lepidoti*. Pour remplacer l'étiquette *Naucorieae*, on a choisi l'étiquette *Bolbitieae* car le seul genre friesien placé par FAYOD dans sa tribu *Naucorieae* est, *Naucoria* mis à part, le genre *Bolbitius*.

Alors qu'un pore germinatif tronqué se rencontre dans nombre d'espèces de *Stropharieae* et de *Bolbitieae* (mais pas dans toutes), la spore des **Tubarieae** est généralement dépourvue de pore, tout au plus subporée.

En 1931, dans un mémoire consacré aux Ochrosporés, R. HEIM répartissait ces champignons en deux séries, *série des Cortinaires* et *série des Pholiotés*, correspondant aux deux séries de mêmes noms créées par PATOILLARD en 1900, à quelques détails près, comme par exemple l'inclusion dans la série des Pholiotés, du genre *Bolbitius*, que PATOILLARD avait placé dans une autre série, sa *série des Pratelles*, caractérisée par la présence d'un pore germinatif. HEIM répartissait les genres de la *série des Pholiotés* ainsi agrandie, en 3 groupes.

Deux de ces groupes s'opposent par la constitution du sommet de la spore ; le groupe des *Bolbitius*, rassemblant les types toujours pourvus d'un large pore germinatif, et le groupe des *Tubaria*, ne renfermant que des champignons sans pore germinatif.

Dans le groupe des *Flammula*, qui comprend aussi les Pholiotés, le sommet de la spore présente ou non un pore suivant les espèces ; ce qui distingue ce groupe, c'est le fait que le stipe est charnu et plein, alors qu'il est généralement creux et parfois cartilagineux dans les deux autres.

Le fait que, contrairement à PATOILLARD, HEIM ait accepté l'écartèlement de la coupure friesienne *Galera* en deux genres, *Conocybe* et *Galera* sensu stricto, lui permettait de souligner l'affinité d'une partie des Galères friesiennes, les *Conocybe*, avec les *Bolbitius*, en plaçant ces deux genres dans le même groupe des *Bolbitius*. HEIM plaçait également dans ce groupe les *Agrocybe*, mais apparemment en les réduisant au groupe *pediades*, c'est-à-dire aux espèces à stipe cartilagineux, creux ou à moelle séparable. Dans le groupe des *Tubaria*, HEIM rangeait ceux des *Galera* et des *Naucoria* friesiens qui n'avaient pu trouver place dans le groupe des *Bolbitius*.

Comme on peut le voir, le système proposé en 1931 par HEIM est construit sur deux bases : l'opposition soulignée par FRIES entre espèces à stipe charnu et espèces à stipe cartilagineux, et l'opposition soulignée par PATOILLARD entre espèces munies d'un pore germinatif et espèces qui en sont dépourvues. L'auteur fait totalement abstraction, dans la définition de ses groupes, de la structure du revêtement piléique, dont l'utilisation systématique avait été préconisée par FAYOD.

Le système proposé par SINGER en 1936 était visiblement inspiré de ce système

de HEIM. Dans sa famille *Cortinariaceae*, qui comprenait alors tous les Ochrosporés, SINGER distinguait 4 sous-familles : *Cortinarioideae*, *Pholiotoideae*, *Bolbitioideae*, *Galerinoideae*, qui correspondent dans leurs grandes lignes aux 4 ensembles établis par HEIM, respectivement : série des Cortinaires, groupe des *Flammula*, groupe des *Bolbitius* et groupe des *Tubaria*.

Comme HEIM, SINGER éloignait alors de ces ensembles les types à paroi sporique violacée ou pourprée. C'est seulement à partir de 1937 que ROMAGNESI a exprimé dans la terminologie systématique, l'affinité des champignons à spore violette (*Pratelli*) avec les membres typiques du groupe des *Flammula* de HEIM (*Dermini*), en réunissant ces *Pratelli* et ces *Dermini* dans un même ensemble qu'il appelait famille des *Strophariaceae*, et qui correspond à la tribu *Pholiotae* telle qu'ici conçoit.

Comme l'indique clairement le nom choisi par ROMAGNESI, les champignons pour lui typiques de cet ensemble, sont ceux dont la paroi sporique est violette. Les ochrosporés que ROMAGNESI leur adjoint sont détachés par lui de la série des *Pholiotae* de PATOILLARD, dont il fusionne ce qui reste avec la série des *Cortinaires* pour former la famille *Cortinariaceae*, prise alors dans un sens beaucoup plus large que celui qui est le nôtre dans ce travail.

Dans sa toute récente (1977) révision de la classification des champignons lamellés, ROMAGNESI s'en tient à son système de 1937, qui a d'ailleurs été adopté par SINGER à partir de 1949.

Comme le montre l'aperçu des différences entre les tribus que nous distinguons dans la famille qui nous occupe, nous avons procédé en sens inverse ; nous avons exprimé l'affinité de types à spores violetées avec des membres de la série des *Pholiotae* de PATOILLARD en versant ces types dans cette série, que nous ne démembrons pas et que nous croyons réellement distincte de la série des *Cortinaires* (notre famille *Cortinariaceae*).

Le tableau qui suit rend plus facilement sensibles les différences entre le Système de ROMAGNESI (en haut) et le nôtre (en bas) concernant la limite entre les familles *Cortinariaceae* et *Strophariaceae*. Ces différences sont exprimées par rapport au Système de PATOILLARD (au milieu), qui répartit les Ochrosporés en deux séries : série des *Cortinaires* et série des *Pholiotae*, et place dans une série des *Pratelles* nombre de genres caractérisés par la présence d'un pore germinatif, et notamment les *Pratelli* et *Coprinarii* friesiens.

Famille <i>Cortinariaceae</i> sensu Rom.		Famille <i>Strophariaceae</i> sensu Rom.		
Série des <i>Cortinaires</i> Pat.		Série des <i>Pholiotae</i> Pat.	Série des <i>Pratelles</i> Pat.	
Famille <i>Cortinariaceae</i> sensu K.		Famille <i>Strophariaceae</i> sensu K.		

b. REMARQUES SUR LES TRIBUS PHOLIOTEAE, BOLBITIEAE, TUBARIEAE ET SUR QUELQUES UNS DE LEURS GENRES.

**PHOLIOTEAE** Fayod, emend.

Comme il vient d'être dit, nous groupons dans une même tribu *Pholiotae* des espèces à paroi sporique violacée ou pourprée (*Pratelli*) et des espèces à paroi sporique brunâtre ou jaunâtre (*Dermini*).

Les *Pratelli* ayant été étudiées plus haut (A. 1°), il nous reste à traiter à cette place des *Dermini* et à les comparer aux *Pratelli*.

= Doit-on distinguer plusieurs genres dans l'ensemble des *Pholiotae* de type *Dermini* ?

Les *Pholiotae* en question sont issues des *Dermini* des coupures friésiennes *Phliota* et *Flammula* ; elles groupent ce qui reste de ces coupures après élimination de nombreuses espèces qui ont été réparties entre les genres *Phaeolepiota*, *Phliotina*, *Agrocybe*, *Myxocybe*, *Gymnopilus* (= *Fulvidula*), *Ripartites*, etc..., qui, pour nous, doivent être placés ailleurs que dans la tribu *Pholiotae*.

On se rappelle que, telles que définies dans le *Systema*, les coupures *Phliota* et *Flammula* ne diffèrent que par l'aspect du stipe et par les caractères du voile initialement sous-tendu : chez *Phliota*, le stipe, plus ou moins squameux, porte un anneau tantôt membraneux, tantôt « floccoso-radiatum » ; chez *Flammula*, le stipe est simplement fibrilleux et le voile n'est que fibrilleux, très fugace.

La création de nouveaux genres à partir des *Phliota* de FRIES ou le transfert de certaines espèces de *Phliota* dans d'autres genres a laissé subsister dans le genre *Phliota* les *Truncigeni Squamosi* des *Hym. Eur.* de FRIES, espèces lignicoles, à chapeau squameux, ce qui est en accord avec l'étymologie de *Phliota*, dont le nom vient, selon FRIES (*Systema*) d'un mot grec signifiant justement squame. On comprend donc que SINGER ait choisi *Ag. squarrosus* comme type du genre *Phliota* résiduel.

Nous avons fait remarquer en 1935 que les épurations successives de la coupure *Phliota* en ont éliminé les espèces à anneau véritable, qui sont passées dans des genres variés, n'y laissant subsister que des espèces à anneau souvent imparfait, écaillé, floconneux ou cortiniforme, c'est-à-dire des représentants qui sont le moins éloignés de la coupure *Flammula* par les caractères du voile sous-tendu, si peu éloignés qu'on comprend que FRIES ait écrit (*Hym. Eur.*) que *Phliota* passe à *Flammula* sans limites distinctes.

Les recherches modernes ont confirmé cette manière de voir en révélant l'existence de grandes ressemblances microscopiques entre certaines *Phliotes* et certaines *Flammules*, et, par exemple, la présence de chrysocystides dans plusieurs espèces de *Phliotes* de la section *Squamosi* et de *Flammules* de la section *Udi*.

En 1937, ROMAGNESI dit être persuadé que la distinction entre *Phliota* (au sens strict qu'il a défini) et *Flammula* ne pourra se maintenir longtemps. Il imagine qu'on pourrait réunir dans un même genre *Phliota*, d'une part des espèces comme *P. squarrosa*, *adiposa*, d'autre part les *Flammules* du groupe *gummosa*, ce qui, ajoute-t-il, ne saurait rencontrer d'objection sérieuse étant donnée l'affinité de toutes ces espèces, tant du point de vue microscopique que macroscopique.

SINGER explique qu'il a tenté de séparer *Phliota* et *Flammula* en insistant sur les caractères indiqués par FRIES, à savoir la présence d'écaillés sur le chapeau et le stipe des *Phliota* et leur absence chez les *Flammula*, mais il doute que cette différence puisse être utilisée avec succès au niveau générique.

Après que SMITH et lui-même aient exprimé cette opinion en 1946, SINGER a versé les *Flammula* dans le genre *Pholiota* en 1949.

C'est une position analogue qui a été adoptée dans la « Flore analytique » où nous avons préféré, pour désigner cet ensemble, l'étiquette *Dryophila* Qué!, au mépris des Règles de Nomenclature.

La principale objection que l'on puisse soulever à la fusion *Pholiota* + *Flammula* réside dans le fait que plusieurs *Flammula* possèdent des pleurocystides différant des chrysocystides des *Pholiotes* par les caractères de leur contenu et souvent par leur allure générale, étant souvent fusiformes et très saillantes ; c'est par la présence de pleurocystides différentes des chrysocystides que nous avons redéfini en 1953 la section friesienne *Lubrici* par rapport à la section *Udi*.

Il nous semble que, si l'on voulait conserver une coupure *Flammula* distincte de la coupure *Pholiota*, il faudrait prendre comme type de la coupure *Flammula*, une espèce présentant des pleurocystides différentes des chrysocystides, comme *Flammula lenta* par exemple. C'est pour de telles espèces que SMITH et HESLER ont créé, en 1968, un sous-genre *Flammuloides* de leur genre *Pholiota*. Nous ne pouvons nous résoudre à accepter comme type de *Flammula* une espèce à chrysocystides, comme l'ont fait ROMAGNESI, qui a choisi *Flammula gummosa*, et HORAK, qui a choisi *Flammula flavida*. Nous ne pouvons non plus accepter de prendre comme type de *Flammula* une espèce sans pleurocystides, comme l'a fait SINGER qui propose *Flammula alnicola*. Il paraît d'ailleurs difficile de prendre comme type de *Flammula* une espèce de la section *Udi* (*alnicola* et *flavida* appartiennent à cette section), section dont FRIES a écrit (*Epicr.*) qu'elle est affine aux *Pholiotes*.

Nous ne saurions être choqué par le fait que l'ensemble résultant de la fusion *Pholiota* + *Flammula* renferme, non seulement des espèces qui possèdent des pleurocystides du type chrysocystide, mais également des espèces dépourvues de tout type de pleurocystide ; en effet, l'étude d'autres ensembles de *Strophariaceae* apprend que des espèces indiscutablement très affines peuvent différer les unes des autres par ce type de caractère. Des exemples sont fournis par les *Strophariaceae* à spores violacées (voir plus haut) et par les *Strophariaceae* à spores noires (voir plus loin).

A l'image de ce que nous avons fait dans la « Flore analytique », nous laissons ici dans le genre *Pholiota* l'ensemble d'espèces ayant *Pholiota mutabilis* comme type, ensemble pour lequel SMITH et SINGER ont créé leur coupure *Kuehneromyces* ; nous l'y laissons malgré l'absence de chrysocystides dans toutes les espèces et le caractère franchement hygrophane du chapeau. Nous l'y laissons surtout parce qu'il ne nous paraît pas souhaitable, étant donnée l'étroite affinité des *Pholiotaeae* à spores ferrugineuses (*Dermini*) avec les *Pholiotaeae* à spores violacées (*Pratelli*), de traiter de façon trop disparate la systématique de ces deux ensembles. De même que nous avons versé les *Psilocybe* au sens étroit de SINGER (1936-1975) dans un ensemble *Psilocybe* plus large, comprenant aussi les *Stropharia* et les *Nematoloma*, de même nous versons dans l'ensemble *Pholiota* le genre *Kuehneromyces* qui, selon SINGER (1975), est proche, à la couleur des spores près, du genre *Psilocybe* tel qu'il le conçoit, c'est-à-dire constitué d'espèces dépourvues de chrysocystides, et dont beaucoup sont hygrophanes.

Ce parallélisme entre *Psilocybe* et *Kuehneromyces* est, avec la constance du pore germinatif, l'une des raisons qui nous ont fait ranger les *Kuehneromyces* dans les *Pholiotaeae* plutôt que dans les *Tubarieae*, ceci malgré d'indiscutables ressemblances extérieures que présente *Pholiota mutabilis* avec la *Tubarieae* *Galerina marginata* ; nous reviendrons sur ce point en étudiant plus loin le genre *Galerina*.

= Affinités entre les Pholioteeae de type *Dermini* et les Pholioteeae de type *Pratelli*.

L'affinité de certains types ochrosporés rangés par FRIES dans ses coupures *Pholiota* et *Flammula* avec des types à spores violetées ou brun-pourpre a été admise dès 1886 par QUÉLET qui plaçait, comme il a été rappelé plus haut, les *Hypholoma* de la section *Fasciculares* dans son genre *Dryophila*, ayant pour ossature les Pholiotés et les Flammules ; l'étiquette *Flammuloides* qu'il a substituée à *Fasciculares*, évoque la ressemblance que présentent certaines Flammules avec les *Fasciculares* ; cette ressemblance n'avait pas échappé à FRIES, qui a insisté sur l'importance de la couleur des spores pour distinguer de façon sûre certaines Flammules (*conissans* et *flavidus*) des *Hypholomes* du groupe *Fasciculares*.

A la suite de ses recherches anatomiques, FAYOD soulignait à son tour (1889) cette affinité puisqu'il écrivait à propos de ses *Nematolomeae* : « Cette tribu, composée des genres *Nematoloma* Karst., *Stropharia* et *Deconica*, a des affinités très marquées avec les *Pholiota* et les *Flammula* dont elle paraît dériver ».

Pourtant, en 1936, SINGER, qui plaçait alors sa subfam. *Pholiotioideae* dans la famille *Cortinariaceae*, rangeait encore les types à spores violetées de sa subfam. *Stropharioideae* dans une autre famille, celle des *Coprinaceae*.

L'année suivante (1937), ROMAGNESI propose de réunir dans une famille *Strophariaceae*, les *Pholioteeae* (avec *Pholiota* et *Flammula*) et les *Nematolomeae* (avec les *Nematoloma*, *Stropharia* et *Deconica*). Il a été suivi en 1949 par SINGER, qui a simplement remplacé les étiquettes *Pholioteeae* et *Nematolomeae* respectivement par *Pholiotioideae* et *Stropharioideae*.

Telle que nous la concevons ici, la tribu *Pholioteeae* correspond à la famille *Strophariaceae* au sens de ROMAGNESI, 1937. La présence de cystides faciales d'un type particulier en constitue l'une de ses meilleures caractéristiques microscopiques ; certes toutes les espèces de cette tribu n'en possèdent pas, mais on en rencontre aussi bien chez des espèces dont la paroi sporique est violacée (*Pratelli*) que chez des espèces dont la paroi sporique est brunâtre ou jaunâtre (*Dermini*). Dans la famille *Strophariaceae* au sens où nous la prenons ici, de telles cystides ne se retrouvent que dans la tribu *Panaeoleae*, aux spores noirâtres (*Coprinarii*) ; elles sont (pratiquement) inconnues en dehors de cette famille.

Dès 1889, FAYOD les donne comme caractéristiques de ses *Nematolomeae* ; il ne les définit que par leur forme ; il s'agit, suivant son expression, de « cystides claviformes mucronés ». En 1902, R. MAIRE a repéré chez *Stropharia semiglobata* des « cystides en forme de poire allongée et surmontée d'un bec » et, chez *Hypholoma fasciculare*, des cystides « de forme assez particulière, présentant à leur sommet un appendice ».

Selon FAYOD ces cystides sont incolores chez les *Stropharia*, alors qu'elles sont fréquemment colorées chez les *Nematoloma*. RICKEN, qui a bien repéré de telles cystides dans des espèces de ces deux coupures, a vu leur contenu jaune, non seulement chez divers *Nematoloma*, mais encore chez *Stropharia aeruginosa*.

FAYOD n'a pas signalé de telles cystides chez les Pholiotés et les Flammules, où, comme l'a montré RICKEN, elles sont cependant répandues et à contenu fréquemment coloré. A propos de *Flammula fusa* cet auteur a noté que ses cystides sont « semblables à celles d'*Hypholoma*, lagéniformes ou claviformes, avec petite pointe... pleines d'un suc jaune olive ».

ROMAGNESI a proposé d'appeler « chrysocystides » les cystides caractéristiques des *Strophariaceae*, précisément à cause de la coloration jaune que présente leur contenu dans nombre d'espèces. Il est vraisemblable que cette coloration ne

se manifeste qu'à la mort des chrysocystides ; de toute façon, chez plusieurs espèces qui présentent des chrysocystides jaunes, comme *Flammula astragalina* ou *Hypholoma fasciculare*, nous avons également observé des cystides incolores, éventuellement sur la même lame.

Ce qui caractérise la chrysocystide, ce n'est pas l'accumulation de substances colorées puisque, dans plusieurs espèces, leur contenu reste incolore. Nous avons montré (1936) que, sur matériel sec regonflé par l'ammoniaque, les chrysocystides se reconnaissent facilement à la présence d'une volumineuse inclusion de réfringence particulièrement élevée (Fig. 94 et 95) ; il est possible que cette inclusion

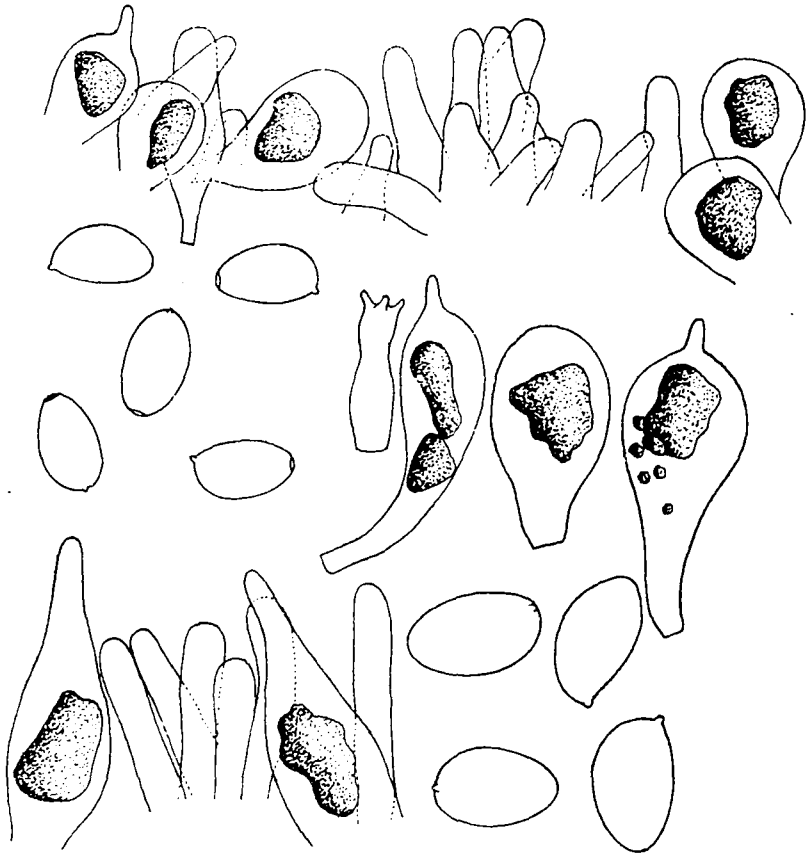
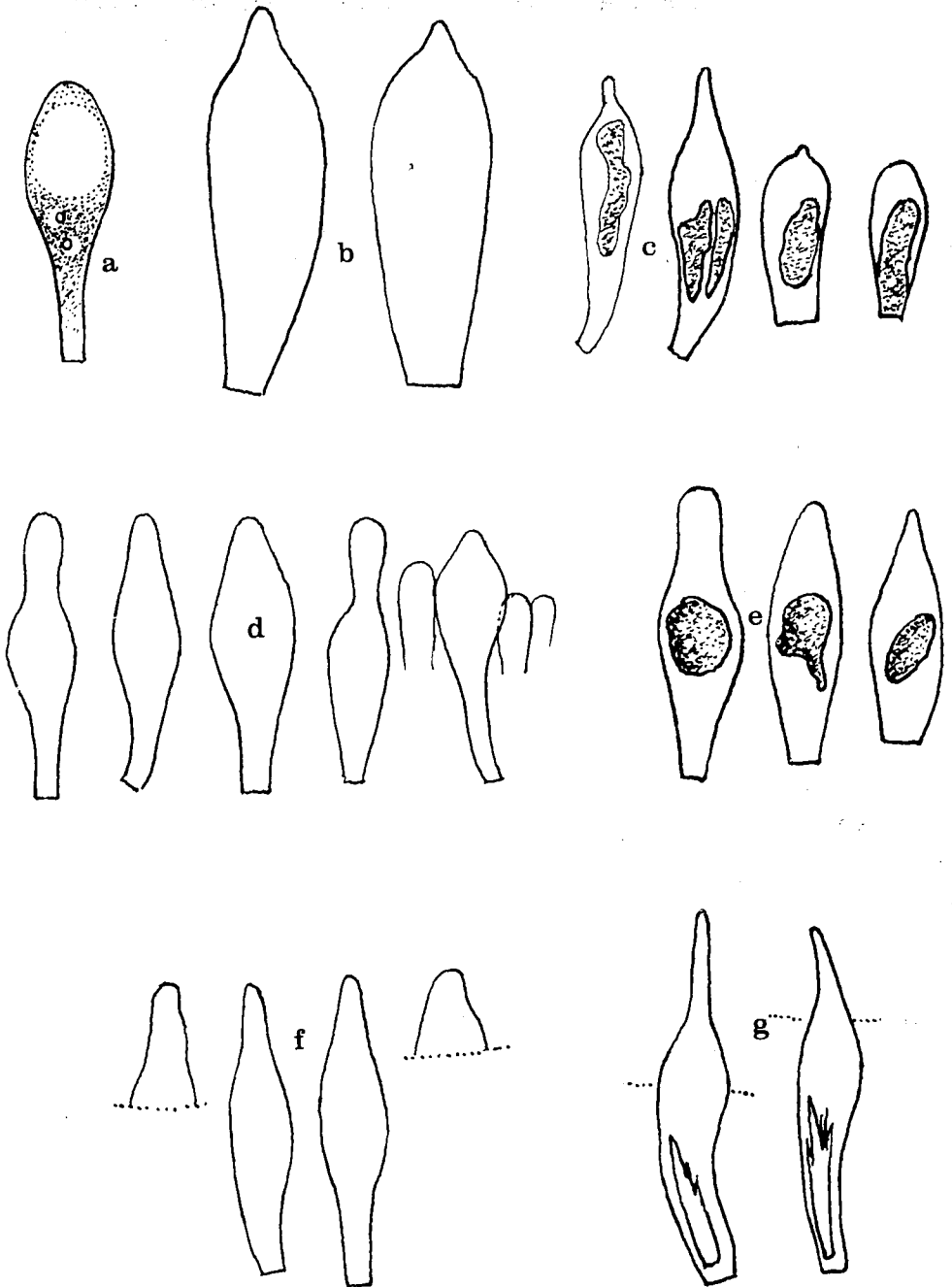


Fig. 94. — Quelques détails relatifs à des espèces du genre *Hypholoma* (= *Nematoloma*). Les caractères microscopiques ont été figurés d'après du matériel sec regonflé par l'ammoniaque.

On reconnaît les *chrysocystides* à leur grosse inclusion réfringente (ici figurée en pointillé). Bien que de telles cystides se trouvent sur les faces des lames on peut aussi en rencontrer sur leur arête, mêlées aux poils marginaux banaux comme on peut le voir sur la ligne supérieure et sur la ligne inférieure de cette figure.

Fig. 95. — Pleurocystides de diverses *Pholiotaceae*.

*Stropharia semiglobata* (a), *Hypholoma fasciculare* (b), *Hypholoma dispersum* (c), *Psilocybe coprophila* (d), *Flammula conissans* (e), *Flammula astragalina* (f), *Flammula inopus* (g).



Remarquer en (a) les deux noyaux vus sur le vivant sous la grosse vacuole, en (c) et (e) l'inclusion réfringente (ici en pointillé) visible sur exsiccata regonflés par l'ammoniaque, et qui est caractéristique des *chrysocystides*. En (g) l'inclusion réfringente, d'allure cristalline, a été vue sur coupes de matériel frais examinées dans l'eau.

ait été remarquée dès 1886 par ERRERA, puisque FAYOD écrit que cet auteur a signalé un corps singulier dans les cystides de *Stropharia aeruginosa* et de *Hypholoma fasciculare*. Quoiqu'il en soit, du vivant de la chrysocystide, il n'y a pas de grosse inclusion réfringente, mais, comme nous l'avons noté chez *H. fasciculare* et *S. semiglobata*, on trouve, à sa place, une énorme vacuole ; c'est probablement le contenu de cette vacuole qui se montre réfringent sur matériel regonflé par l'ammoniaque, bien que, sur le vivant, il ne montre pas de réfringence remarquable. La volumineuse vacuole qui occupe la partie renflée de la cystide peut être facilement colorée vitalement par le rouge neutre, qui colore également des vacuoles plus petites, comme nous l'avons vu chez *H. fasciculare*.

ROMAGNESI a montré (1944) que le contenu des chrysocystides présente une affinité remarquable pour le Bleu Coton C 4 B lactique, ce qui facilite beaucoup leur repérage sur exsiccata.

Sur des coupes au microtome de matériel inclus dans la paraffine après fixation, la chrysocystide montre toujours une ou plusieurs inclusions basophiles. Dès 1902, utilisant la double coloration safranine-vert lumière, R. MAIRE avait noté l'existence, dans les cystides de *Hypholoma fasciculare*, de nombreuses gouttelettes basophiles dans une grande vacuole. Nous avons reconnu depuis que l'inclusion des chrysocystides fixe également l'hématoxyline ferrique.

Comme la plupart des cystides, les chrysocystides ne renferment que 2 noyaux, comme l'a remarqué R. MAIRE, dès 1902, chez *Stropharia semiglobata* et chez *Hypholoma fasciculare*.

Les chrysocystides sont des pleurocystides ; on peut cependant en rencontrer sur l'arête des lames, où elles se trouvent alors disséminées parmi les poils marginaux (Fig. 96), dont la présence est constante chez les *Strophariaceae*.

Les articles hyméniens autres que les cystides rapprochent également les *Pholioteae* de type *Pratelli* des *Pholioteae* de type *Dermini*. Dans les deux ensembles les basides ayant poussé leurs stérigmates sont toujours saillantes, voire très saillantes, au-dessus du niveau supérieur des basidioles et des pseudo-paraphyses ; souvent peu atténuées en bas, si ce n'est à l'extrême base, qui peut être obconique, elles sont de forme générale plus ou moins cylindracée, au moins dans leur partie émergente ; il est fréquent qu'elles soient un peu étranglées ou subétranglées vers le milieu de leur longueur, par exemple vers la base de leur partie saillante, ou parfois sous le sommet, de sorte que leur partie inférieure, cachée dans l'épaisseur de l'hyménium, peut être légèrement ventrue. Sur la baside déjà émergente, mais n'ayant pas encore poussé ses stérigmates, cet étranglement peut déjà être sensible, parfois au point que le corps de la jeune baside puisse être qualifié de « ventru-subcapité » (Fig. 97).

Bien des caractères autres que ceux de l'hyménium se rencontrent, à la fois dans certaines *Pholioteae Pratelli* et dans certaines *Pholioteae Dermini*.

Des espèces à saveur amère se rencontrent aussi bien chez les *Pratelli*, comme *Hypholoma fasciculare*, que chez des *Dermini* comme *Pholiota destruens*, *fusca*, *lucifera*, *tuberculosa* ou *Flammula astragalina* ; dans chacun de ces deux ensembles elles sont accompagnées d'espèces à saveur douce.

Pour nous, l'odeur des *Hypholoma* est une odeur bien particulière, que l'on retrouve, non seulement chez d'autres *Pratelli*, comme les *Stropharia* du groupe *aeruginosa*, mais aussi chez diverses *Dermini* à chrysocystides, telles que *Pholiota flammans*, *Flammula astragalina*, *conissans* sensu Lange, *inopus*, etc... Cette odeur est perceptible, non seulement sur les carpophores, mais également sur les mycéliums en culture sur milieux gélosés ; elle est souvent assez pénétrante pour être perçue au travers du coton obturant les tubes de culture.

Certaines *Pholiotae* ont cependant une odeur différente. L'odeur est fruitée ou bolétoïde chez les *Pratelli* que sont *Psilocybe coprophila* et *semilanceata*, ainsi que chez les *Dermini* que sont *Pholiota aurivella*, *lucifera*, ou *Flammula apicrea*. *Flammula alnicola* a un parfum agréable, qui lui est propre.

Parmi les réactions colorées signalées par BATAILLE (1948), sont intéressantes au point de vue qui nous occupe, les réactions aux lessives de bases fortes (KOH ou NaOH) et aux sels de fer (sulfate de fer ou alun de fer ammoniacal).

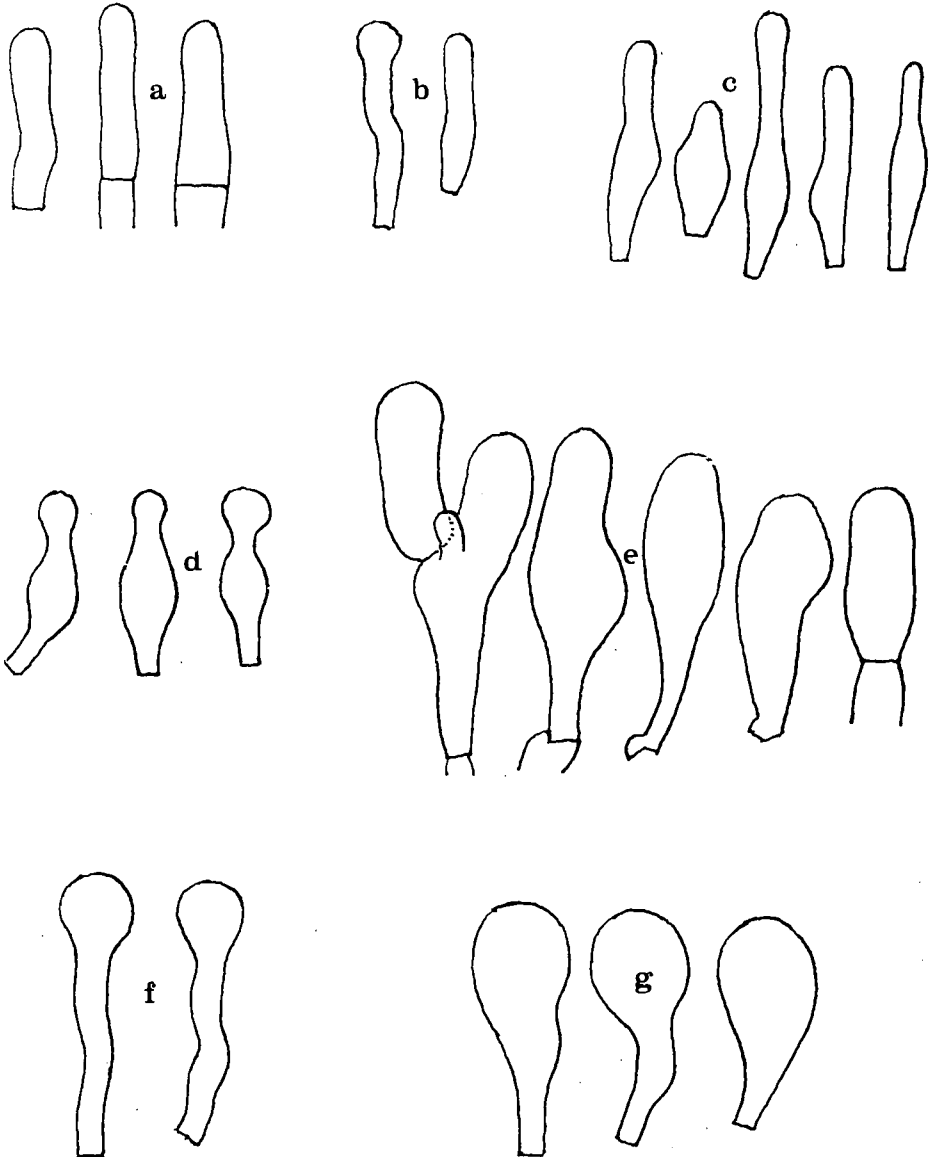


Fig. 96. — Poils marginaux des lames de diverses *Strophariaceae*. *Flammula alnicola* (a), *F. gummosa* (b), *Hypholoma dispersum* (c), *Gymnopilus spectabilis* (d), *Hypholoma elongatum* (e), *Pholiota tuberculosa* (f), *Stropharia coronilla* (g).

Aussi bien chez les *Pratelli* que sont les *Hypholoma*, que chez des *Dermini* des coupures *Pholiota* et *Flammula*, il est fréquent de rencontrer des espèces dont la chair ou (et) le pied prend, en présence de KOH, une coloration rouge ou orangée, passant souvent au brun, ou d'emblée une coloration brune.

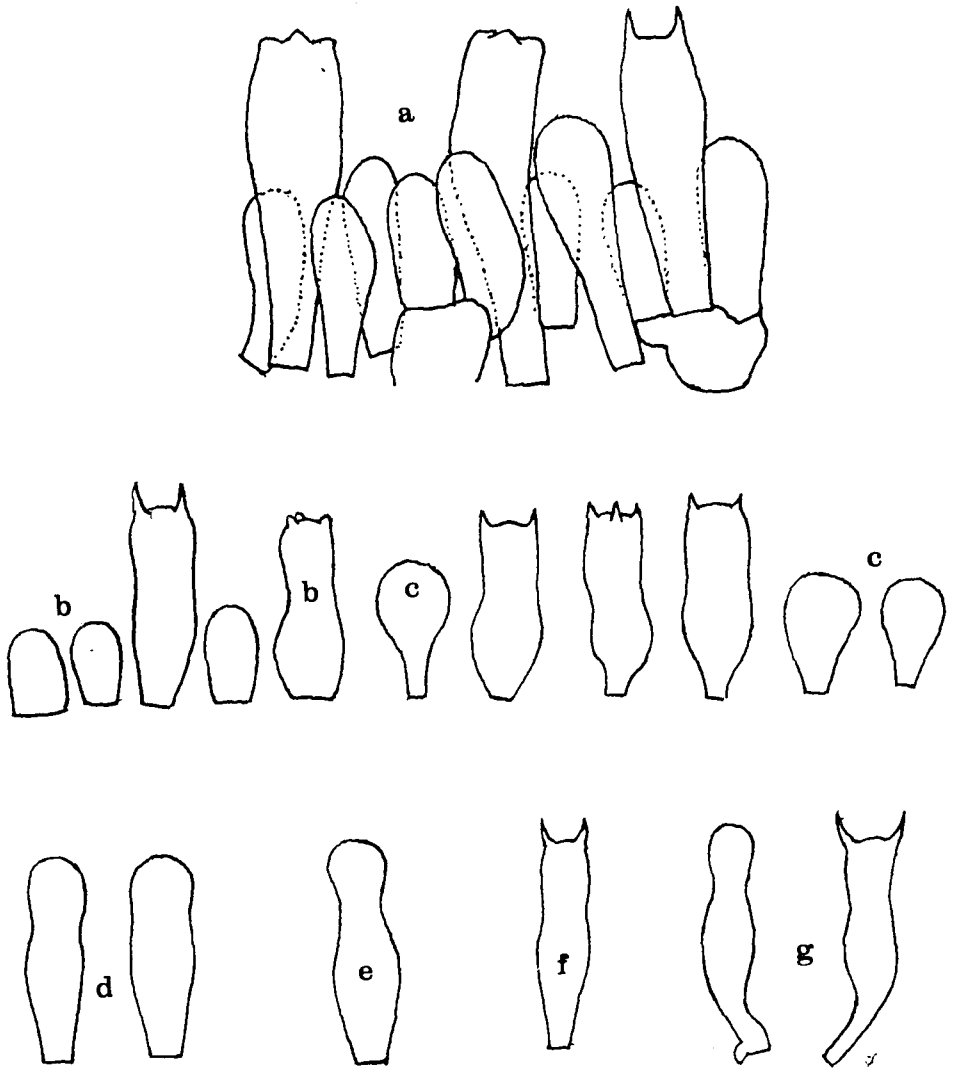


Fig. 97. — Basides et basidioles ou pseudoparaphyses de diverses *Strophariaceae*. *Psilocybe inquilina* (a), *Hypholoma polytrichi* (b), *Agrocybe pediades* (c), *Stropharia cornilla* (d), *Pholiota tuberculosa* (e), *Hypholoma ericaeum* (f), *Gymnopilus fulgens* (g).

Sur la portion de coupe transversale de lames figurées en (a), on remarque la saillie prononcée des basides ayant poussé leurs stérigmates ou commençant à les pousser ; celles-ci sont en effet très notablement plus longues que les plus jeunes basidioles ou les pseudoparaphyses. En (b) et (c) on a également figuré, mais en les séparant, les deux sortes d'articles hyméniens différant franchement par leur longueur.

Remarquer la forme plus ou moins cylindracée ou subétranglée de la partie saillante des basides ayant poussé leurs stérigmates ou qui sont sur le point de les pousser (d), (e), (g).

Les espèces qui prennent, en présence de sels de fer, une coloration verte plus ou moins accentuée, au niveau de la chair et (ou) des surfaces, sont nombreuses, tant chez les *Pratelli* (*Hypholoma fasciculare*, *sublateritium*) que chez les *Dermini*, comme par exemple *Pholiota aurivella*, *flammans*, *lucifera*, *squarrosa* ou *Flammula alnicola*, *astragalina*, *conissans* sensu Lange, *lenta*, *lubrica*. Il n'est pas rare que si des carpophores de *Pholiotaceae* ont séjourné quelque temps dans une boîte de fer, leurs surfaces se soient colorées en vert là où elles étaient en contact avec le métal.

Toutes les *Pholiotaceae* ne se comportent pas comme il vient d'être indiqué en présence de bases fortes et (ou) de sels de fer. Par exemple, en présence de KOH, la chair des *Flammula lenta* et *lubrica* jaunit seulement. Au contact des sels de fer, la chair de *Pholiota mutabilis* reste immuable, alors qu'elle passe instantanément au noir-brun en présence de KOH. Il y a enfin des espèces dont la chair ne verdit pas en présence de sels de fer et ne brunit pas au contact d'une lessive de bases fortes ; sont dans ce cas : *Pholiota destruens*, dont la chair jaunit seulement en présence de KOH, et *Pholiota fusca*, dont la chair est insensible à KOH.

On trouvera, dans une note récente (1977) de GLUCHOFF-FIASSON et KÜHNER, les résultats des analyses pigmentaires effectuées par le premier de ces auteurs. Ces résultats parlent nettement en faveur du rapprochement, dans un même ensemble, des types à spores violetées que sont les *Hypholoma*, et de types à spores brun rouillé des coupures *Flammula* et *Pholiota*, rapprochement effectué pour la première fois par QUÉLET comme il a été rappelé plus haut.

Les hypholomines A et B et les fasciculines A et B qui, comme le rappelle leur nom, ont été initialement découvertes chez *Hypholoma fasciculare*, et qui sont présentes chez nombre d'autres *Hypholoma*, ont été retrouvées dans nombre de *Flammules* ainsi que chez les *Pholiota squarrosa* et *flammans* ; chez cette dernière espèce, leur teneur est même considérablement plus élevée que chez les *Hypholoma*.

D'autre part la bis-noryangonine et l'hispidine, mises en évidence chez plusieurs *Flammules* et *Pholiotés*, ont été retrouvées chez certains *Hypholoma*.

Parmi les Ochrosporés, le groupe de *Flammula alnicola-apicrea* (sous-genre *Flammula* SMITH et HESLER du genre *Pholiota* au sens large de ces auteurs) semble occuper une position intermédiaire par rapport aux autres *Pholiotaceae ochrosporées* et aux *Hypholoma*, par la présence simultanée des 6 pigments qui viennent d'être évoqués.

S'il convient d'accorder une importance systématique à la présence des mêmes pigments dans plusieurs espèces, il est certain que l'on ne saurait en dire autant de leur absence. L'absence de toute styryl-pyrone ou dérivé chez les *Stropharia aeruginosa*, *coronilla* et *semiglobata*, absence qui se traduit par celle de toute coloration jaune ou olive des lames et de la chair de ces espèces, ne saurait être invoquée pour éloigner systématiquement les *Stropharia* des *Hypholoma* car, dans le genre *Hypholoma*, *H. capnoides* est pratiquement dans le même cas. Il est possible qu'il ne faille pas accorder davantage d'importance systématique à l'absence de styryl-pyrones et dérivés chez les *Pholiota destruens* et *mutabilis*.

On peut se demander si la paroi sporique des *Pholiotaceae Pratelli* diffère de celle de *Pholiotaceae Dermini* par des caractères autres que sa couleur. La paroi sporique est lisse dans l'immense majorité des espèces de ces deux ensembles. La microscopie électronique de coupes ultrafines a permis de mettre en évidence une leptotunica opaque, aussi bien chez le *Pratelli* qu'est *Hypholoma udum*

(BESSON-ANTOINE et KÜHNER, 1972 a) que chez le *Dermini* qu'est *Flammula carbonaria* (CLÉMENÇON, 1970), mais le nombre de clichés d'électronique dont nous disposons actuellement sur les *Strophariaceae* est beaucoup trop faible pour permettre la moindre tentative de généralisation à cet égard. Dans chacun des ensembles *Pratelli* et *Dermini*, on rencontre des espèces où la paroi sporique présente une différenciation apicale ; cependant les types subporés et surtout porés semblent plus fréquents chez les *Pratelli* ; dans chacun des deux ensembles on trouve des espèces chez lesquelles une endospore peut être mise en évidence en photonique, grâce au traitement potassique ; cependant, alors que nous avons reconnu sans difficulté la présence d'une endospore chez tous les *Pratelli* examinés, nous n'avons pu en mettre en évidence chez nombre de *Dermini*. Nous devons cependant reconnaître qu'au vu des clichés de CLÉMENÇON, qui, en 1974, a étudié, en électronique sur coupes ultrafines, les spores de 18 espèces de l'ensemble *Pholiota* + *Flammula* pris au sens large (*Kuehneromyces* compris), nous estimons qu'une endospore y est généralement différenciée. Si la spore est dextrinoïde chez pas mal de *Pratelli*, elle ne l'est pas dans l'ensemble des *Pholiotae* et dans la plupart des *Flammules* examinées par nous à ce point de vue ; cependant, comme l'ont fait remarquer SMITH et HESLER (1968), quelques *Flammules* ont les spores dextrinoïdes, celles pour lesquelles ils ont créé un sous-genre *Flammula* à l'intérieur de leur genre *Pholiota*, par exemple *F. alnicola* et *flavida* ; nous-même avons reconnu la dextrinoïdie de la paroi sporique de *Flammula alnicola* et *apicrea* sensu Lange, après traitement potassique.

Si, au niveau de la paroi sporique, certaines tendances semblent plus fréquemment réalisées chez les *Pratelli* que chez les *Dermini*, elles ne peuvent permettre de séparer nettement ces deux ensembles de *Pholiotae*.

Même en ce qui concerne la couleur de la paroi sporique, que celle-ci soit appréciée par transparence, sous le microscope, à la lumière du jour, ce que nous recommandons vivement, ou par réflexion, sur une sporée, il n'y a pas de limite tranchée entre *Pholiotae Pratelli* et *Pholiotae Dermini*. Comme l'a très justement fait remarquer SINGER, lorsqu'on a en mains une espèce dont la teinte de la spore laisse perplexe, seule la recherche de ses affinités, basée sur d'autres caractères, peut permettre de décider si elle doit être classée dans l'un plutôt que dans l'autre de ces deux ensembles.

Dans ces conditions, on comprendra qu'il nous soit impossible de suivre SINGER lorsqu'il élève au rang de sous-familles nos *Pholiotae Pratelli* et nos *Pholiotae Dermini*, respectivement sous les étiquettes *Stropharioideae* et *Pholiotioideae*. Tenant compte du fait qu'il ne faut peut être reconnaître qu'un seul genre dans chacun de ces deux ensembles, nous pensons aujourd'hui qu'il est plus raisonnable de les réunir dans une même tribu *Pholiotae*.

#### **BOLBITIEAE** Kühner et Romagnesi, 1953, emend.

Telle qu'ici admise, la tribu *Bolbitiae* correspond à la tribu *Bolbitiées* de la « Flore analytique », amputée des types à spores noires que sont les *Panaeolus*. Elle correspond, dans ses grandes lignes, à la sous-famille *Bolbitioideae*, créée par SINGER en 1936, et élevée par lui au rang de famille *Bolbitiaceae* en 1946 (1948), famille caractérisée par les spores ocracées, pourvues d'un pore germinatif, et par le revêtement piléique en général hyméniforme ou celluleux (Fig. 98).

Si la présence d'un pore germinatif est fréquente dans la tribu *Bolbitiae*, la différenciation d'une endospore l'est sans doute encore plus ; après traitement potassique et coloration par le Rouge Congo ammoniacal, nous l'avons facilement reconnue chez presque toutes les espèces où nous l'avons recherchée, soit 2 *Bolbi-*

*tius* (*Pluteolus* compris), 8 *Conocybe* et 6 *Agrocybe*. A noter cependant que, chez *Agrocybe aegerita*, elle ne nous a semblé assez distincte que dans la partie supérieure de la spore et que, chez l'espèce sans pore qu'est *Agrocybe erebia*, elle nous a paru absente, ou très fine et différenciée seulement dans la partie supérieure de la spore.

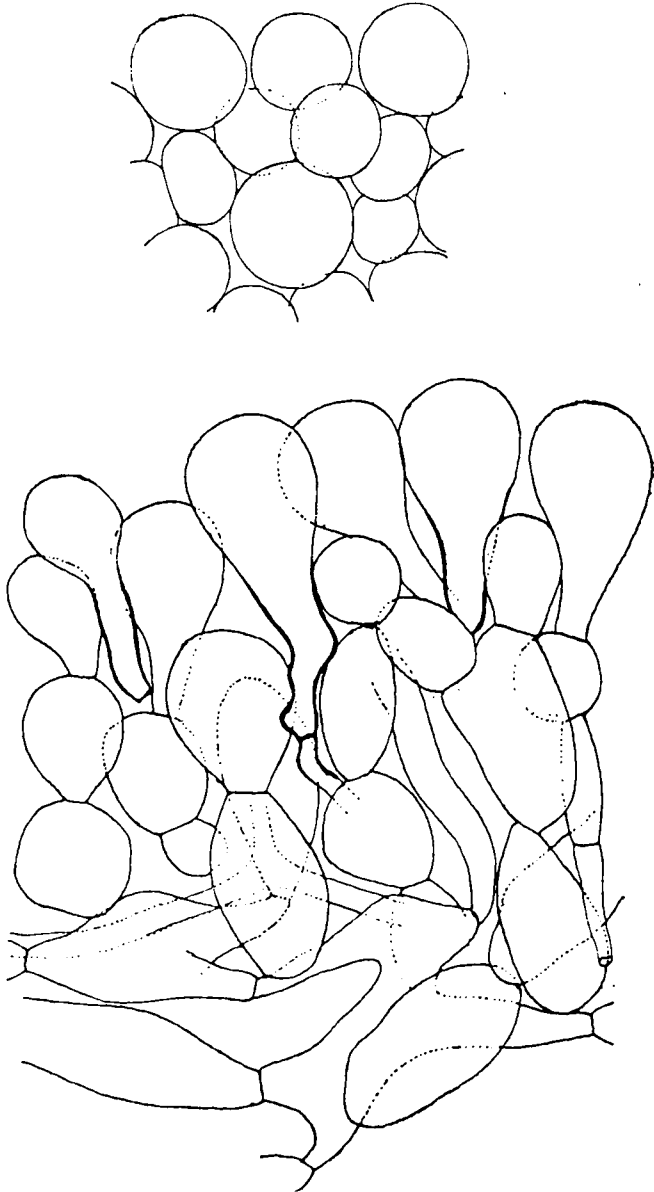


Fig. 98. — Revêtement pileïque de deux espèces de *Conocybe*. En haut, vu par dessus, en scalp, montrant le caractère *celluleux*; en bas, vu en coupe radiale, montrant le caractère *hyméniforme*.

Il nous paraît excessif de considérer comme famille un ensemble caractérisé par la structure du revêtement piléique, d'autant qu'il n'est pas prouvé qu'il soit naturel. En 1937 ROMAGNESI ne plaçait que des *Eudermini* (*Bolbitius* et *Conocybe*) dans sa tribu *Bolbitieae* qu'il a récemment (1977) proposé d'appeler *Conocybeae*<sup>1</sup>. En 1937, il plaçait les *Phaeoti* que sont les *Agrocybe*, dans une tribu spéciale *Agrocybeae*. Il est bien possible que nos *Bolbitieae Eudermini* soient sans affinité avec les *Phaeoti* que sont les *Agrocybe*, car leurs basides sont d'un type différent. Les basides des *Bolbitieae Eudermini* sont du même type que celles des *Psathyrella* ; elles sont claviformes ou piriformes, comme nous l'avons fait remarquer en 1935 (Fig. 99). Celles des *Agrocybe* sont bien plus proches, par

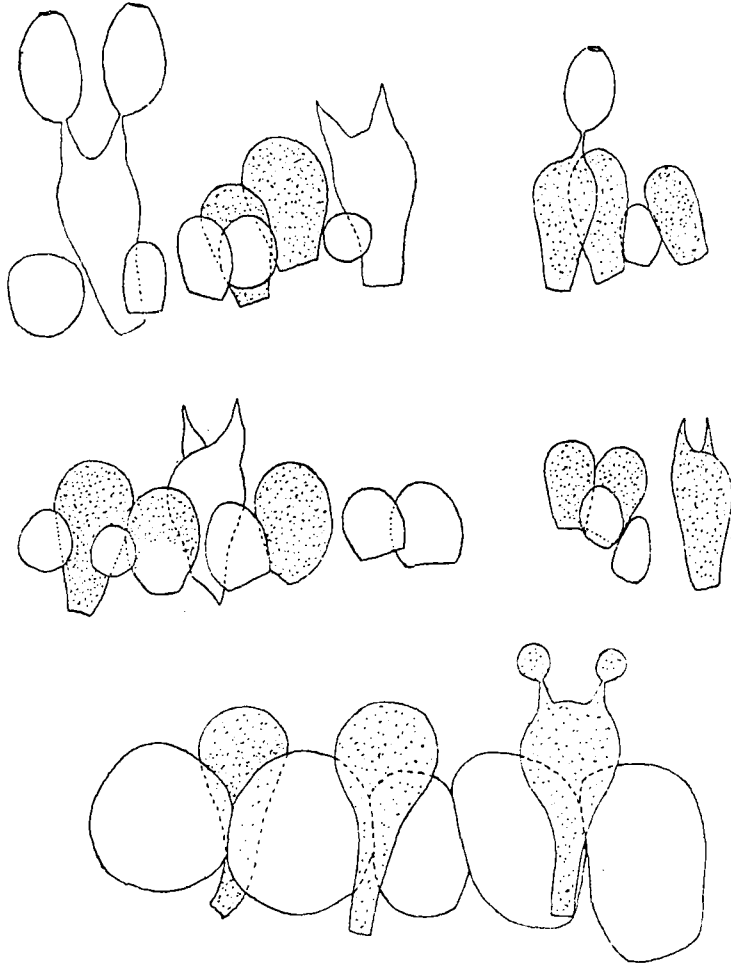


Fig. 99. — Hyménium de 3 espèces de *Conocybe*.

On voit que si la forme des basides mûres est toujours la même (en poire), le développement relatif des basidioles (à contenu pointillé) et des pseudoparaphyses (vides) varie beaucoup d'une espèce à une autre. Remarquer le grand développement des pseudoparaphyses chez *C. pseudolactea* (en bas).

1. Sans doute parce que, si la tribu *Bolbitiées* a été définie dans la « Flore analytique », elle ne l'a été qu'en français et non en latin.

leur forme, de celles des *Pholioteteae* ; elles présentent un col plus ou moins cylindracé, fortement saillant ; il arrive qu'elles soient subétranglées au milieu de leur longueur, leur partie inférieure semblant alors légèrement ventrue (Fig. 97 c).

Les deux ensembles, celui des *Conocybe* et celui des *Agrocybe*, que distingue la couleur de la sporée (de type *Eudermiini* chez les *Conocybe*, de type *Phaeoti* chez les *Agrocybe*) diffèrent plus ou moins nettement par un autre caractère de la paroi sporique, son comportement vis-à-vis des réactifs iodés. Après traitement potassique, la spore des *Conocybe* se montre plus ou moins fortement dextrinoïde (faiblement chez les *Bolbitius*) alors que celle des *Agrocybe* ne l'est souvent pas, du moins à maturité, car les spores immatures, celles dont la paroi est encore mince, facilement froissable, le sont en général très distinctement. Par ce caractère les *Agrocybe* se rapprochent encore des *Pholioteteae* ochrospores.

En 1977, accordant de moins en moins d'importance pour la définition de taxons d'ordre supérieur, au caractère cellulaire ou non de la surface du chapeau, ROMAGNESI place les *Agrocybe* à côté d'autres ochrosporés (*Phaeoti* ou *Eudermiini*), dont les uns ont le revêtement cellulaire, les autres le revêtement filamenteux, dans une tribu *Naucorieae*, bien difficile à définir comme le montre la diagnose latine qu'il en donne.

= Remarques sur quelques genres de Bolbitieae.

**Conocybe** Fayod,  
emend. Kühner, 1935.

Tel que nous l'avons conçu à partir de 1935, ce genre comprend, non seulement les *Conocybe* de FAYOD, mais aussi les espèces pour lesquelles cet auteur avait créé son genre *Pholiotina*. Il comprend également les espèces pour lesquelles EARLE a proposé un genre *Galerella*.

EARLE a créé le genre **Galerella** pour les *Galera* qui présentent un chapeau « plissé-sillonné, se fendant au dos des lames comme chez les *Coprinopsis* ». Si nous en jugeons par la seule espèce de *Galerella* récoltée par nous en France, *G. plicatella*, les *Galerella* sont de véritables *Conocybe* par l'ensemble de leurs autres caractères.

FAYOD a créé son genre **Pholiotina** pour des espèces différant macroscopiquement des *Conocybe* par la présence d'un anneau sur le stipe, qui les avait fait ranger par FRIES dans sa coupure artificielle *Pholiota*.

Nous avons montré qu'en ce qui concerne l'absence ou la présence de voile sous-tendu et son importance, il y a toutes sortes d'intermédiaires entre les *Pholiotina* les plus typiques, où ce voile laisse un anneau sur le stipe, et les *Conocybe*, les espèces typiques de ce genre ne montrant à aucun stade de voile sous-tendu ; ces intermédiaires sont constitués par des *Pholiotina* où un tel voile existe, mais ne produit jamais d'anneau, ses restes s'observant uniquement à la marge du chapeau ; très développés chez certaines espèces, ils échappent facilement chez d'autres, tant leurs dimensions sont réduites.

La structure du revêtement piléique est la même chez les *Pholiotina* et chez les *Conocybe* ; comme l'a fait remarquer ATKINSON (1918) le revêtement piléique est hyméniforme typique chez les *Conocybe*, alors que FAYOD n'avait qualifié d'*hyméniforme* que celui des *Pholiotina*.

FAYOD, qui indique que les *Pholiotina* présentent des cystides allongées, cylindracées, a négligé d'indiquer que, chez les *Conocybe*, les cystides ont

souvent une forme très caractéristique, dite en bouchon de carafe, ce que RICKEN n'a pas manqué de signaler pour les *Conocephalae* ; c'est d'autant plus étonnant que FAYOD connaissait bien ce type de cystide qu'il appelait « en quille » (Fig. 100).

A dire vrai, les cystides en bouchon de carafe ne sont pas aussi caractéristiques des *Conocephalae* que le croyait RICKEN ; dès 1918, ATKINSON, étudiant les *Galera* d'Amérique du nord, a trouvé, parmi une trentaine d'espèces à revêtement piléique hyméniforme, 9 espèces ayant des cystides différentes. Les deux grandes divisions que nous avons établies en 1935 parmi les *Conocybe* à chapeau non fendu au dos des lames sont basées sur la forme des cheilocystides : en bouchon de carafe chez les *Capitatae*, de forme différente chez les *Piliferae*.

FAYOD a bien remarqué la structure très particulière de la trame des lames de ses *Conocybe* ; il écrivait à leur sujet : « Subhyménium très développé, trame presque bilatérale », alors que, selon lui, les *Pholiotina* auraient « subhyménium et hyménopodium denses et à éléments fins, peu distincts ».

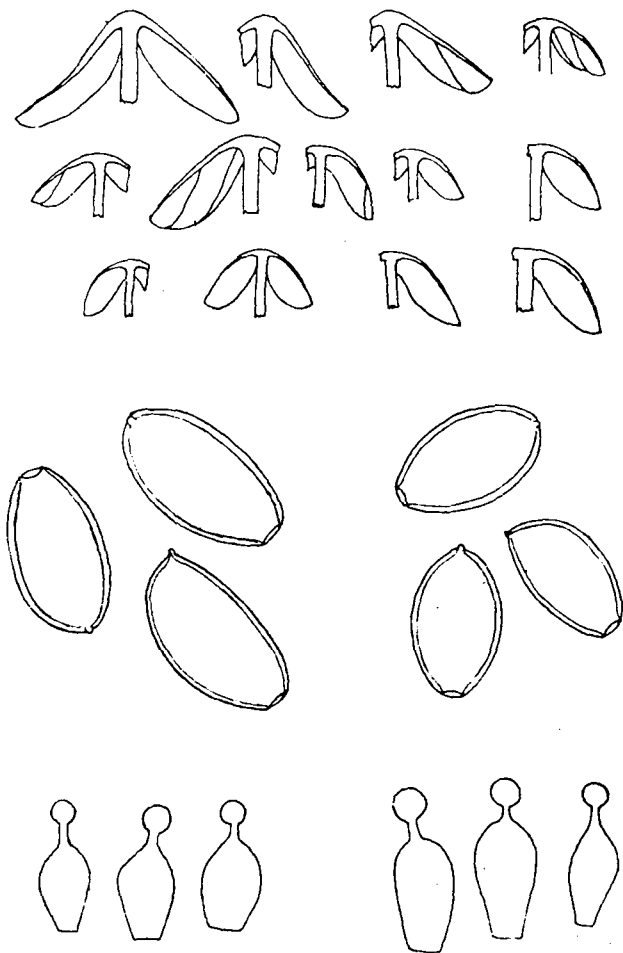


Fig. 100. — *Conocybe* de la section *Capitatae*.

Remarquer le pore germinatif tronqué et (en bas) les poils marginaux des lames « en bouchon de carafe », dits aussi « lécythiformes ».

En 1935, nous avons précisé et rectifié ces indications. Chez les *Pholiotina*, la trame des lames a une structure assez banale, avec de part et d'autre d'un médiostrate assez large, comprenant des articles renflés, un hyménopode plus ou moins net, formé d'hyphes filiformes-grêles, limitant un sous-hyménium assez mince (Fig. 101 et 103 en haut). Chez les *Conocybe* les plus typiques, ceux dont les poils marginaux sont en bouchon de carafe, le sous-hyménium vésiculeux est si développé que les deux hyménopodes confluent plus ou moins l'un dans l'autre, le médiostrate se trouvant de ce fait oblitéré (Fig. 102 et 103 en bas). Nous avons fait remarquer que cette dernière structure n'est souvent tout à fait typique que dans les lamellules ou vers l'arête des grandes lames ; chez divers *Conocybe*, nous avons noté, à la base des grandes lames, une médiostrate plus ou moins analogue, à l'épaisseur réduite près, à celui des *Pholiotina*, encadré par les deux hyménopodes qui ne confluent l'un dans l'autre, en oblitérant le médiostrate, que plus près de l'arête des feuilletts.

La différence de structure tramaire entre *Pholiotina* et *Conocybe* n'est donc qu'une différence de degré ; nous ajoutons que si la structure typique des *Conocybe* est frappante chez les *Conocybe* dont les poils marginaux sont en bouchon

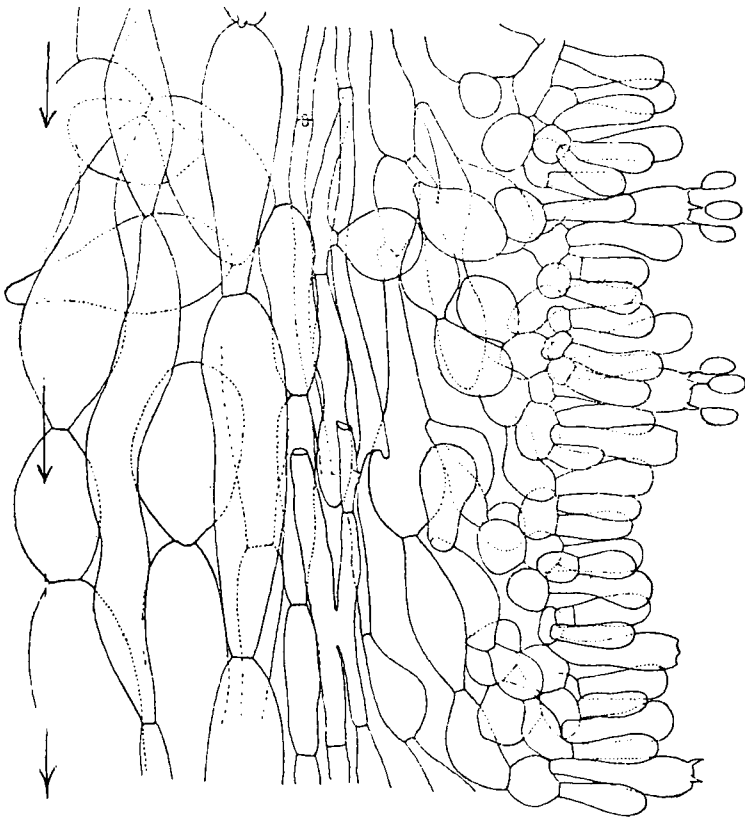


Fig. 101. — Partie de coupe transversale de lame d'un *Conocybe* du sous-genre *Pholiotina*. La flèche indique la trace du plan de symétrie du feuillet coupé et donne, en même temps, la direction de son arête. De droite à gauche : l'hyménium, le sous-hyménium celluleux, l'hyménopode d'hyphes grêles, et le médiostrate aux articles enflés, oblongs.

de carafe, on ne la retrouve pas chez ceux dont les cystides ont une forme différente, dont la trame des lames a même structure que celle des *Pholiotina* ; nous faisons remarquer que ces *Conocybe* dont les cystides ne sont pas en bouchon

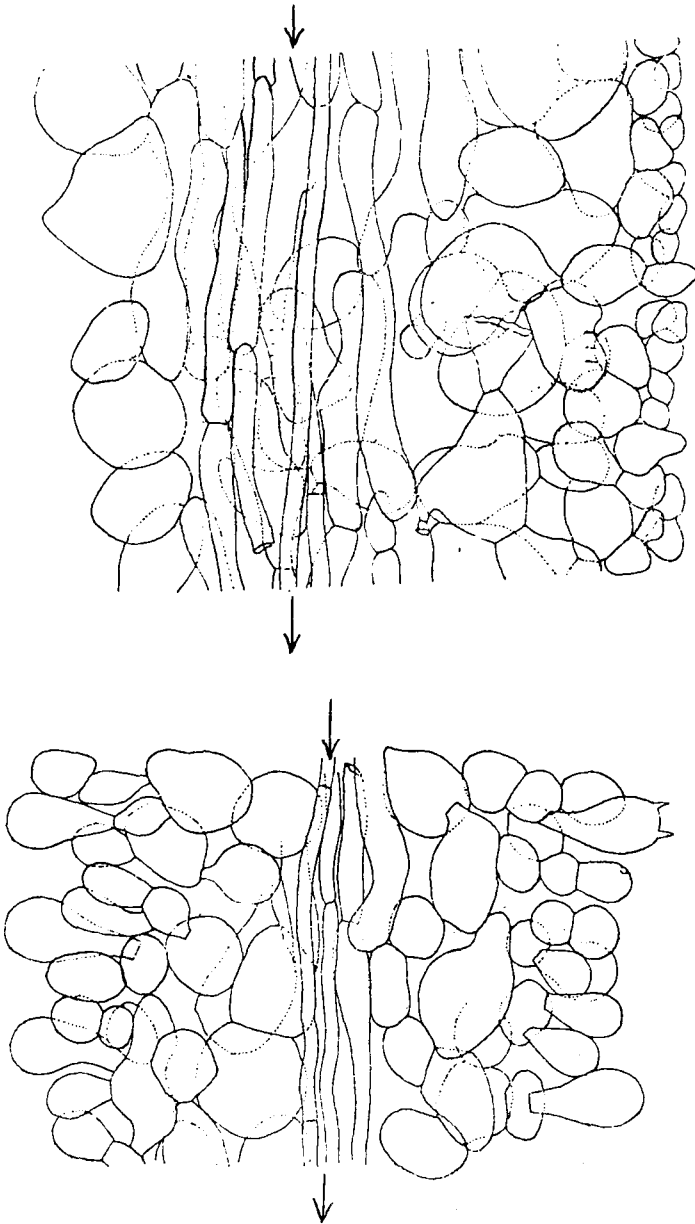


Fig. 102. — Parties de coupes transversales de lames de deux espèces de *Conocybe* à cystides marginales « en bouchon de carafe ». Remarquer le grand développement du sous-hyménium cellulaire, et la régression du médiostrate, surtout dans la figure supérieure, où le plan de symétrie de la lame n'est plus occupé que par des hyphes grêles comparables aux hyphes de l'hyménopode de la fig. 101.

de carafe passent aux *Conocybe* plus typiques par *Conocybe plicatella*, qui possède, comme nous l'avons indiqué dès 1926, des poils marginaux sans bouton et une trame à médiostrate réduit.

Telles sont les multiples raisons qui nous ont fait considérer *Pholiotina* comme simple sous-genre de *Conocybe*, dès 1935.

Nous avons montré que le stipe n'est pruneux qu'au sommet chez les *Pholiotina*, que leur voile soit annuliforme ou qu'il ne laisse que des restes plus ou moins réduits à la marge du chapeau, alors qu'il est entièrement pruneux-poudré ou velouté chez les *Conocybe* proprement dits.

La pruine du stipe est souvent formée de poils du même type que les poils

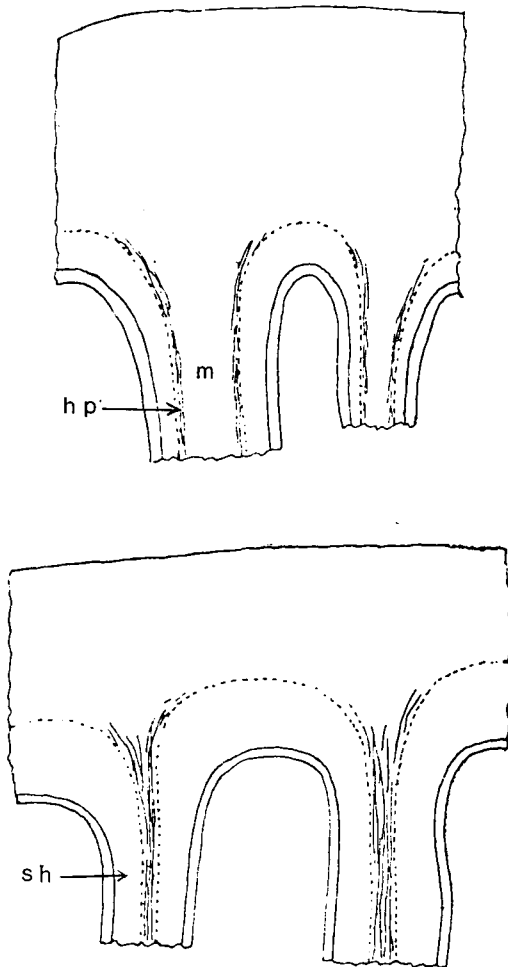


Fig. 103. — Schémas de coupes transversales dans le chapeau et les lames de deux espèces de *Conocybe*. En haut, dans une espèce du sous-genre *Pholiotina*. En bas, dans une espèce du sous-genre *Conocybe*. Remarquer que les deux hyménopodes (hp) qui flanquent le médiostate (m) du *Pholiotina*, confluent l'un dans l'autre en oblitérant le médiostate chez le *Conocybe* typique.

marginiaux des lames ou cheilocystides ; c'est ainsi que, dans nombre de *Conocybe* dont les poils marginaux sont en bouchon de carafe, on trouve de nombreux poils de même forme tout le long du stipe, soit seuls, soit accompagnés de poils terminés par un filament ténu, plus ou moins long ; cependant, chez plusieurs *Conocybe* dont les poils marginaux sont en bouchon de carafe, on ne trouve guère de poils de ce type sur le pied, mais seulement des poils terminés par un filament grêle.

Chez les *Conocybe* du sous-genre *Conocybe*, des cystides semblables à celles de l'arête des lames peuvent se trouver dans le revêtement piléique, que ces cystides soient en bouchon de carafe (*C. laricina*, *spicula*, par ex.) ou de forme différente (*C. aberrans*, *coprophila*, *cyanopoda*, *mairei*, *pygmaeoaffinis*).

Si nous avons trouvé des piléocystides chez toutes les espèces de notre section *Piliferae*, caractérisée par l'absence de cheilocystides en bouchon de carafe, nous n'en avons noté aucune chez les *Pholiotina* étudiés, du moins aucune se glissant entre les cellules banales du revêtement hyméniforme, car nous ne pouvons oublier que, chez *Conocybe brunnea*, nous avons rencontré quelques cystides nées des rares hyphes grêles éparses au-dessus du revêtement hyméniforme. Nous n'avons pas vu de piléocystides chez *C. plicatella* que, dans la « Flore analytique » nous avons versé, sans doute à tort, dans les *Piliferae*, à cause de la forme de ses poils marginaux.

Le genre *Conocybe*, tel que nous l'avons étendu en 1935 et dans la « Flore analytique », a été écartelé par SINGER en 3 genres distincts ; *Conocybe*, *Pholiotina* et *Galerella*.

Le tableau ci-dessous visualise la correspondance entre les sous-genres et sections distingués par nous dans le genre *Conocybe* au sens élargi dans lequel nous l'avons conçu en 1935 (κ.) et les trois genres reconnus par SINGER (s.).

κ.	<i>Eu Conocybe</i>			<i>Pholiotina</i>
	<i>Plicatellae</i>	<i>Capitatae</i>	<i>Piliferae</i>	
s.	<i>Galerella</i>	<i>Conocybe</i>	<i>Pholiotina</i>	

Comme l'on voit, la démarcation entre *Conocybe* et *Pholiotina* n'est pas placée par SINGER à l'endroit où nous l'avons établie en 1935. Comme nous l'avons fait remarquer à cette époque, le médiostate des *Conocybe* proprement dits n'est réduit que dans la section *Capitatae* ; il est plus ou moins large dans la section *Piliferae*, comme dans les *Pholiotina*, ce qui nous avait fait écrire qu'il n'est pas facile de limiter la section *Piliferae* du côté des *Pholiotina*, dont elle ne se distingue (pensions-nous alors) que par l'absence de voile marginal. Exploitant cette remarque, SINGER a versé dès 1949 nos *Piliferae* dans le genre *Pholiotina*, qu'il distingue de *Conocybe* par la largeur plus grande du médiostate. Un tel regroupement nous paraît hautement artificiel, d'abord parce que, sur le terrain, les *Piliferae* peuvent être pris pour des *Capitatae*, non pour des *Pholiotina*, non seulement à cause de l'absence de toute trace de voile, mais encore à cause de la présence de cystides sur toute la longueur du stipe, ensuite parce que les *Piliferae* présentent de nombreuses et évidentes piléocystides.

**Bolbitius** Fries,

emend. Ricken, 1915.

RICKEN a inclu dans le genre *Bolbitius* les espèces pour lesquelles FRIES avait créé une coupure *Pluteolus*. Si FRIES ne s'est pas aperçu que ses *Pluteolus* ne sont que des *Bolbitius*, c'est certainement parce que les *Pluteolus* rappellent les *Pluteus* par leur habitat (ils poussent sur le bois mort) et que l'un d'entre eux a le chapeau veiné-réticulé comme celui de certains *Pluteus*, d'où son nom spécifique *reticulatus*.

On sait que, comme nombre de Coprins, les *Bolbitius* sont des champignons éphémères, à chapeau plissé-véliciforme, qui présentent, comme les Coprins, des pseudoparaphyses très différenciées, subisodiamétriques, ce qu'avait déjà remarqué FAYOD. Cependant BULLER a montré que, contrairement à celles des Coprins, les basides des *Bolbitius* sont du même type sur un hyménium donné : ce sont toutes des basides claviformes comme celles des *Conocybe* ; il n'y a pas, chez les *Bolbitius*, de basides terminées par un col cylindracé, plus ou moins long, telles qu'on en rencontre couramment chez les Coprins.

La diagnose donnée par EARLE de son genre *Galerella*, dans laquelle ne figure aucun caractère microscopique, s'appliquerait aussi bien au genre *Bolbitius*. Cet auteur, qui semblait ignorer que les *Bolbitius* ont un chapeau plissé-sillonné, se fendant au dos des lames comme celui de ses *Galerella*, ne distinguait les *Bolbitius* des *Galerella* et des *Conocybe* que par la déliquescence des lames. Il faisait d'ailleurs remarquer que cette distinction n'est pas très marquée, la déliquescence dépendant, selon lui, dans une certaine mesure, des conditions atmosphériques.

En fait, les lames des *Bolbitius* ne sont pas déliquescentes au sens où l'on prend ce terme chez les Coprins. c'est-à-dire correspondant à un phénomène d'autodigestion. FRIES s'en était parfaitement rendu compte car s'il qualifiait les lames des *Coprinus* de « diffluentes », il qualifiait celles des *Bolbitius* de « liquescentes (non diffluentes) ».

Dans le genre *Conocybe*, nous connaissons une espèce à chapeau non plissé-véliciforme qui pourrait être qualifiée de « liquescente » comme les *Bolbitius* ; il s'agit de *C. lactea*, que nous appelions initialement *C. lateritia* ; en 1935, nous avons écrit « que cette espèce se rapproche des *Bolbitius* par la faible durée de ses carpophores ; le lendemain du jour où l'on a placé des exemplaires en vase clos (cristallisoir ou tube), il n'en reste plus guère que le stipe, le chapeau étant réduit à une masse molle, informe ». Lorsque l'on cherche à obtenir une sporée de cette espèce en plaçant son chapeau directement sur le papier, ce dernier se trouve rapidement taché par liquescence du chapeau et des lames. *C. lactea* se rapproche encore des *Bolbitius* par les grandes dimensions de ses pseudoparaphyses (Fig. 99, en bas).

Contrairement aux *Conocybe*, les *Bolbitius* (et les *Pluteolus*) que nous connaissons, ont le chapeau visqueux et, comme nous l'avons fait remarquer en 1935, ils diffèrent des *Conocybe* par le type de pigmentation : les *Bolbitius* ont une pigmentation intracellulaire et semblent dépourvus du pigment brun-ocre de membrane que possèdent, notamment dans les régions inférieures du stipe, presque tous les *Conocybe*.

On peut se demander si de telles différences sont suffisantes pour maintenir un genre *Conocybe* distinct du genre *Bolbitius* ; nous ne le croyons pas.

### Agrocybe Fayod.

Comme le genre *Conocybe*, pris au sens large, c'est-à-dire comprenant les *Pholiotina*, le genre *Agrocybe* renferme, selon les indications de FAYOD, à la fois des espèces possédant un anneau, comme *A. praecox*, espèce type selon FAYOD, et d'autres qui en sont dépourvues, *A. pediades* par exemple.

On remarquera que, dans les *Agrocybe* comme dans les *Conocybe* au sens large, on trouve des espèces dont le stipe n'est prumineux qu'en haut (notamment toutes les espèces à anneau) et des espèces (sans anneau) dont le stipe est prumineux-poudré sur toute sa longueur, comme les espèces hygrophanes que sont *A. arvalis* et *A. firma*.

Comme chez les *Conocybe*, la pruine pédiculaire est due à des cystides plus ou moins comparables à celles qui tapissent l'arête des lames ; comme chez les *Conocybe*, il arrive que, chez les *Agrocybe*, on rencontre des cystides analogues jusque dans le revêtement piléique ; c'est notamment le cas pour les espèces dont le stipe est poudré de cystides sur toute sa longueur, comme les *A. arvalis* et *firma* (Fig. 104, en haut).

Chez l'*Agrocybe* annelé qu'est *A. erebia*, nous avons noté d'innombrables piléocystides disposées entre les autres cellules du revêtement hyméniforme, mais s'en distinguant relativement peu (Fig. 104, au milieu). Sur des coupes de ces autres *Agrocybe* annelés que sont les *A. praecox* et *aegerita* nous n'avions pas repéré de piléocystides, mais un scalp du chapeau de *A. aegerita* nous a montré de très nombreuses cystides d'origine superficielle, peut-être nées d'un voile universel rudimentaire, comme celles de *Conocybe brunnea*.

Nous avons montré que certains *Agrocybe* présentent des pleurocystides remarquables par le grand nombre de noyaux qu'elles renferment (Fig. 104, en bas) ; dès 1935 nous signalions de telles cystides chez *A. praecox*, dans lesquelles nous avons compté depuis 10-16 noyaux ; nous avons retrouvé des pleurocystides multinucléées chez cette autre espèce annelée qu'est *A. paludosa* et chez deux espèces sans anneau dont le stipe est entièrement prumineux, les *A. arvalis* et *firma* ; les noyaux sont particulièrement nombreux (25-35) chez *A. firma* ; chez *A. arvalis*, ils sont plus nombreux dans les cystides qui présentent les digitations apicales caractéristiques de l'espèce (18-30) que dans les cystides simplement fusiformes (9-18).

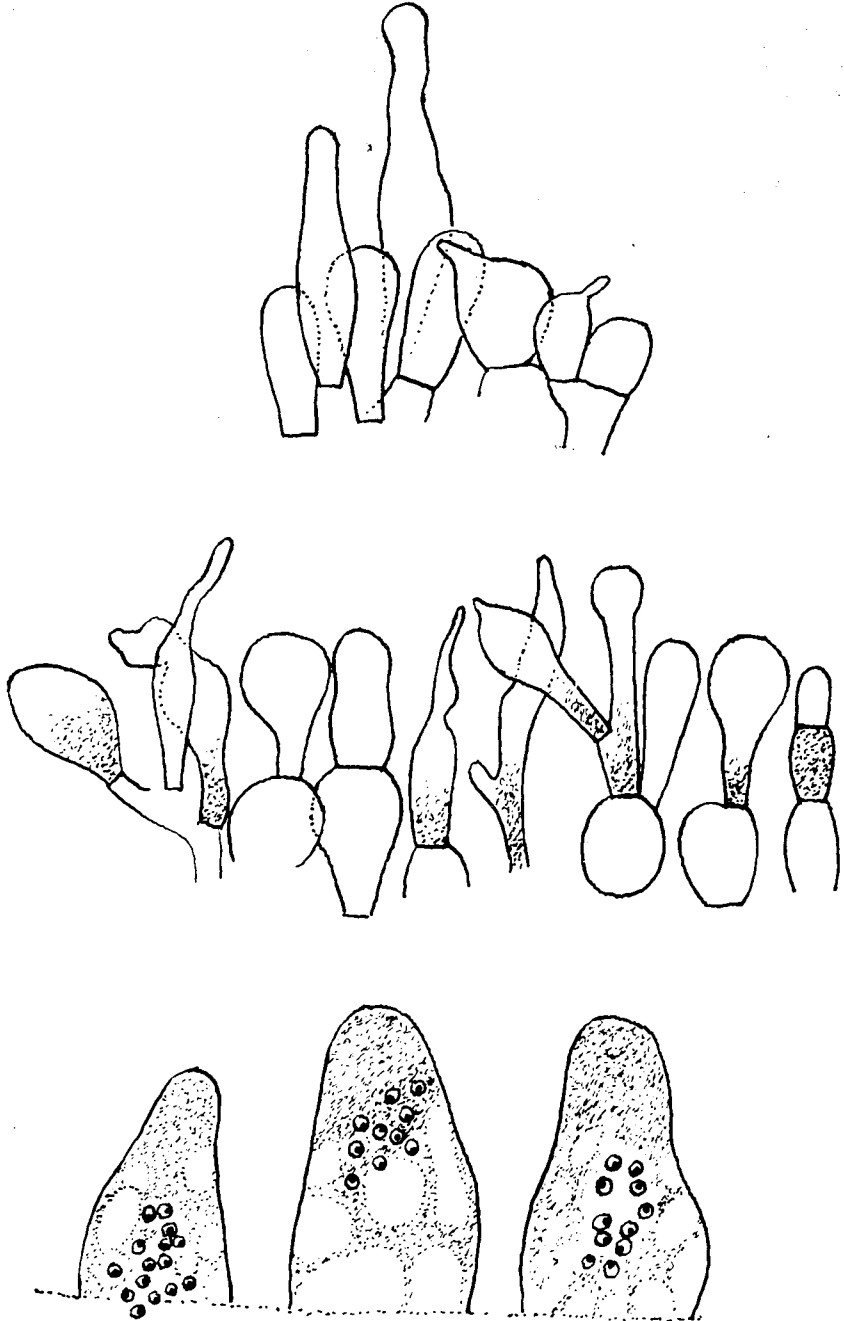
La présence de nombreux noyaux dans les cystides de plusieurs espèces d'*Agrocybe* confirme que ce genre est l'un des plus évolués de la famille *Strophariaceae*.

Il est probable que le caractère multinucléé des pleurocystides se retrouvera dans d'autres espèces d'*Agrocybe* où ces articles sont remarquablement enflés, comme c'est le cas pour les espèces qui viennent d'être citées, mais il est d'ores et déjà certain que les cystides des lames ne sont pas multinucléées dans toutes les espèces du genre. Les cystides de *A. erebia* sont binucléées.

FAYOD a divisé son genre *Agrocybe* en deux sections différant l'une de l'autre, notamment par la présence ou l'absence de pore germinatif ; selon lui, il y a un pore chez les *Pholiotidei* que sont *A. praecox* et *A. pediades*, alors qu'il n'y en aurait pas chez les *Naucoridei*, par exemple chez *A. aegerita*. D'après les observations d'auteurs modernes il est exact que si nombre d'*Agrocybe* ont un pore

Fig. 104. — Détails microscopiques de quelques *Agrocybe*.

Revêtements piléiques de *A. firma* (en haut), montrant les piléocystides, et de *A. erebia* (au milieu) ; pour ce dernier les parties des cellules piléiques dont la paroi est rembrunie sont figurées en pointillé.



En bas : partie saillante des cystides faciales des lames de *A. praecox*, montrant les nombreux noyaux qu'elles renferment (coloration à l'hématoxyline ferrugine de coupes de matériel fixé).

tronqué évident, comme *A. praecox*, *paludosa*, *dura*, *pediades*, *arvalis*, etc..., d'autres, comme *A. erebia*, n'en ont certainement pas, mais il est probable que l'on trouve toutes sortes d'intermédiaires entre ces deux types extrêmes.

Quoiqu'il en soit, il est difficile de classer nos *Agrocybe* d'une façon qui soit naturelle et aussi simple que celle imaginée par FAYOD, tant les particularités que nous venons d'évoquer peuvent être groupées de façons variées suivant les espèces.

En culture pure sur milieu gélosé, le mycélium secondaire de plusieurs *Agrocybe* a montré des articles terminaux différenciés en « fibres ». Il s'agit d'articles fort longs, grêles, très progressivement atténués vers leur extrémité ténue, et dont la paroi est un peu épaissie, ou au moins ferme et congophile. Nous en avons repéré chez *A. praecox*, *paludosa*, *pediades* et *firma*. Il est probable que les espèces qui possèdent des fibres sur leur mycélium secondaire en présentent aussi sur le mycélium primaire, comme nous l'avons noté chez *A. paludosa*.

Nous n'avons pas trouvé de fibres chez *A. aegerita*, dont le mycélium primaire se distingue de celui des autres *Agrocybe* étudiés à ce point de vue par le fait que les articles terminaux sont uninucléés.

### Ramicola Vel.

Chez nous, cette coupure comprend quelques espèces à stipe central bien développé, dont la plus connue est *Ag. centunculus*, que FRIES rangeait dans ses *Naucoria*, en écrivant d'elle (*Hym. Eur.*) « Species admodum singularis alii vix affinis » et une espèce pleuropode, *Ag. haustellaris*, classée dans les *Crepidotus* par FRIES, qui disait d'elle qu'elle est « distinctissime ». Le *Naucoria effugiens* de QUÉLET, que son auteur plaçait à côté de *centunculus*, a été considéré comme simple synonyme de *haustellaris* par plusieurs auteurs, dont ROMAGNESI, qui a fait remarquer en 1962 qu'il lui semble difficile de séparer spécifiquement les récoltes à stipe assez allongé, simplement excentrique (son *effugiens*) de celles dont le stipe est sublatéral et très court (son *haustellaris*).

QUÉLET, qui décrit comme « pruneux villeux » le chapeau de *centunculus*, dit celui de *effugiens* « sablé de grains cristallins brillants ». FRIES (*Monogr.*), dit que le chapeau de son *haustellaris* est « subtiliter villosus ». En 1935, nous avons expliqué l'aspect du revêtement piléique des *N. centunculus* et *effugiens* par la présence de nombreux poils plus ou moins dressés, souvent cystidiformes.

En 1948, FAVRE a précisé que le revêtement piléique de *centunculus* est formé d'hyphe plus ou moins dressées (ce que l'on appelle aujourd'hui un trichoderme), dont l'article terminal, ordinairement plus étroit que les autres, ressemble aux cystides des lames, et il a décrit comme variété de *centunculus*, un champignon qu'il a appelé var. *laevigata*, parce qu'il est glabre, notamment à la surface du chapeau, dont le revêtement est formé de chaînes dressées de deux ou rarement trois articles enflés-vésiculeux, dont le terminal est clavi-forme et ne ressemble donc plus aux poils de la marge des lames de *centunculus* type (Fig. 105).

FAVRE pensait que les *Naucoria* de l'ensemble *centunculus-laevigata* pourraient rentrer dans le genre *Ramicola*, proposé par VELENOVSKY en 1929, et qu'à la suite des divers démembrements dont il avait été l'objet, l'ancien genre *Naucoria* se trouve presque complètement éliminé et qu'il n'y resterait plus guère que les espèces du groupe *carpophila*, espèces qui, selon lui, devraient seules porter encore le nom de *Naucoria*.

En 1949, contrairement à cette manière de voir, SINGER prend *centunculus* comme type du genre *Naucoria* réduit et il a été suivi par HORAK (1968). En 1953, nous avons pourtant fait remarquer dans la « Flore analytique » que ce choix nous semblait illégitime, *centunculus* ayant toujours été placé par FRIES en dehors des *Naucoria* qu'il considérait comme typiques, les *Genuini* du *Systema*, les *Lepidoti* de l'*Epicrasis*. En 1962, SINGER renonce à sa manière de voir de 1949 et prend *centunculus* comme type du genre *Simocybe*, créé par KARSTEN pour les *Naucoria* autres que les *Naucoriae typicae* de FRIES. Le fait, qu'en 1968, HORAK ait pu prendre *N. lugubris* comme type du genre *Simocybe* montre bien tout ce qu'il y a d'arbitraire dans de tels choix.

Quoi qu'il en soit, l'un des caractères utilisés par SINGER en 1949 pour définir le genre ayant *centunculus* comme type est la structure du revêtement piléique « consistant en hyphes dressées avec de nombreuses dermatocystides formant les articles terminaux d'une palissade trichodermique ou d'un trichoderme ». En 1962, ROMAGNESI a montré que, si *effugiens* ne présente, à la surface du chapeau, que des poils cystidiformes, des formes oscillant autour de *centunculus* présentent en plus, dans ce revêtement, de nombreux articles terminaux plus courts, plus ou moins arrondis, ébauchant une cuticule celluleuse (Fig. 106). En 1975, SINGER qualifiait de « subhyméniforme » le revêtement piléique caractéristique du genre ayant *centunculus* comme type.

Concernant la coloration des spores, VELENOVSKY écrit en 1929 que chez son

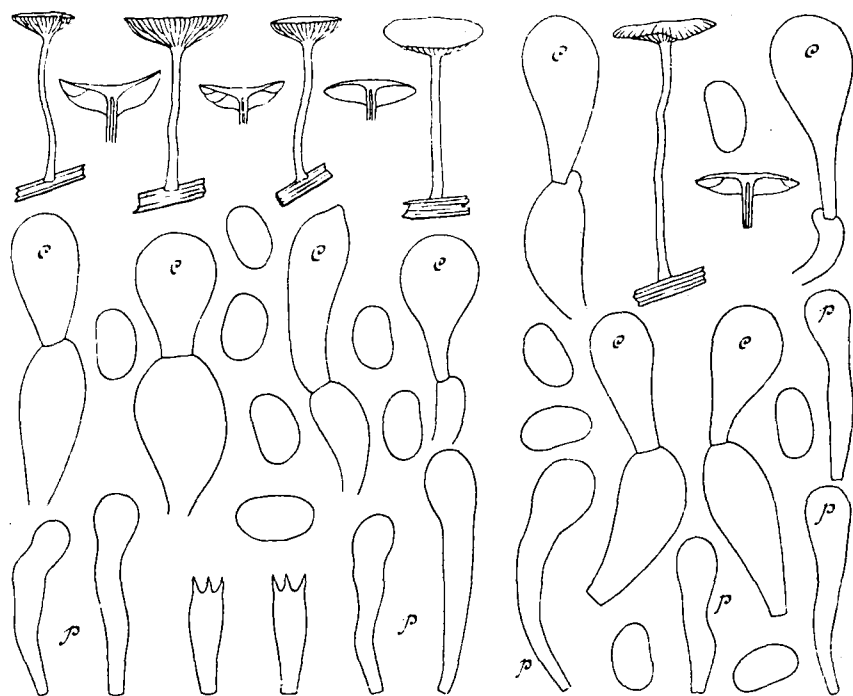


Fig. 105. — *Naucoria* (*Ramicola*) *laevigata* (d'après J. FAVRE).

En (p) : poils de l'arête des lames.

En (c) : extrémité des séries d'articles qui forment le revêtement du chapeau.

Remarquer la ressemblance de forme entre les poils marginaux des lames et les articles terminaux du revêtement piléique.

*Ramicola olivacea*, elles sont « sordide fuscis » et nous faisons remarquer en 1935 que les spores et les lames de *centunculus* et *effugiens* sont de coloration sale.

On comprend qu'en raison de la couleur sale des spores et du caractère subhyméniforme du revêtement piléique, ROMAGNESI ait proposé en 1962 de verser les *Ramicola* dans le genre *Agrocybe* ; il trouve même qu'il est difficile de délimiter *Ramicola* du côté de ceux des *Agrocybe* qui, comme eux, sont dépourvus d'anneau sur le stipe. En 1975, SINGER critique cette manière de voir à l'aide de deux sortes d'arguments. Il prétend par exemple que le revêtement piléique de ses *Simocybe* (nos *Ramicola*) est différent de celui des *Agrocybe*, sans d'ailleurs préciser en quoi ; il est vrai que, dans ce qu'il a écrit des *Agrocybe*, rien n'évoque la présence, pourtant fréquente dans ce genre, de piléocystides. SINGER prétend aussi que la limite entre ses *Simocybe* et les *Agrocybe* est facile à tracer contrairement à l'opinion émise par ROMAGNESI : les *Agrocybe* ont un pore germinatif tronqué ou des pleurocystides (ou ces deux caractères à la fois) alors que chez ses *Simocybe* la spore ne montre jamais de pore évident, qu'elle présente tout au plus une légère discontinuité apicale, et qu'il n'y a jamais de pleurocystides. SINGER fait encore remarquer que si l'on considère, non plus seulement l'Europe, mais le monde entier, *Simocybe* (c'est-à-dire pour nous *Ramicola*) apparaît comme un genre numériquement important puisqu'on en connaît plus de 30 espèces.

Concernant la limite entre *Ramicola* et *Agrocybe*, nous sommes d'accord avec SINGER, et nous ne pouvons placer dans les *Ramicola*, comme le fait ROMAGNESI, *Agrocybe firma* qui, d'après nos observations, présente des pleurocystides renfermant de très nombreux noyaux, comme celles que nous avons mises en évidence dès 1935 chez *Agrocybe praecox* et que nous avons retrouvées chez *A. paludosa* et chez *Agrocybe arvalis*, cette dernière espèce ne pouvant, selon nous, être éloignée de *Agrocybe firma*.

Mais, contrairement à l'opinion de SINGER, nous pensons que *Agrocybe* et *Ramicola* sont deux ensembles proches parents, le second étant seulement moins

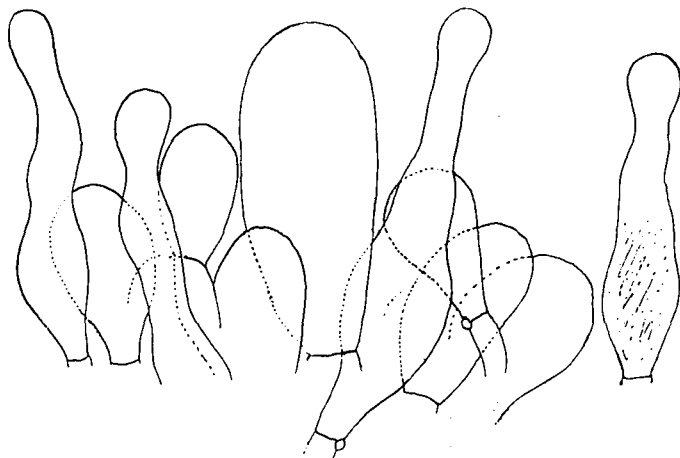


Fig. 106. — *Naucoria* (*Ramicola*) *sumptuosa* Orton (d'après ROMAGNESI).

Revêtement piléique d'un jeune exemplaire montrant les cellules claviformes, qui se disperseront par la suite du fait de la croissance intercalaire qui contribue à l'augmentation de largeur du chapeau.

évolué que le premier, notamment à cause de l'absence de pore et de pleurocystides, comme de la structure du revêtement piléique qui, dans nombre d'espèces, tend seulement vers la structure hyméniforme (Fig. 106), ce qui place *Ramicola* à la limite inférieure de la tribu *Bolbitieae*.

Pour les Mycologues ayant une conception large de la notion de genre, il ne serait sans doute pas déraisonnable de considérer *Ramicola* comme simple sous-genre de *Agrocybe*.

#### TUBARIEAE, Fayod, pro parte.

Dans sa tribu *Tubarieae*, FAYOD ne rangeait que des ochrosporés à « cuticule piléique nulle », qu'ils soient à « surface piléique sèche ou gélifiée », soit les *Tubaria*, les *Galera* et (presque) toutes les *Flammula* de FRIES. En ce qui concerne les caractères généraux de la tribu, ceux des spores sont indiqués de façon particulièrement malheureuse : « Spores à membrane simple... de couleur ocre (par leur contenu) ». En indiquant ces caractères des spores dans la définition de sa tribu *Tubarieae*, FAYOD pensait sans doute au genre type *Tubaria*, qu'il définissait en partie par « Spore ocre, à membrane simple incolore » ; en effet, dans la définition du genre *Flammula*, également placé dans ses *Tubarieae*, on lit « spores à endospore (?) brun-rouille ».

Selon FAYOD, les spores de certaines *Flammules* (ses *Flammopsis*) sont « dépourvues de pore apical », alors que celles d'autres *Flammules* (ses *Flammula*) sont « souvent munies d'un pore apical ». Il est donc évident que cet auteur ne tenait aucun compte de ce type de caractère pour délimiter sa tribu *Tubarieae*.

Le groupe des *Tubaria* de R. HEIM correspond bien mieux à la tribu *Tubarieae* telle qu'ici conçoit car si cet auteur y place, comme FAYOD, les *Galera*, il en expulse les *Flammules*, restreignant son groupe des *Tubaria* à des genres issus des coupures friésiennes *Galera* et *Naucoria*. HEIM caractérisait microscopiquement ce groupe par l'absence de pore ou de cal au sommet de la spore. Comme l'ont montré des travaux plus récents, ceci ne signifie pas que la paroi sporique soit dépourvue de différenciation apicale dans toutes les espèces du groupe ; on a montré depuis que, si les types porés y sont fort rares, les types subporés sont fréquents dans le genre *Galerina*, comme nous le verrons à propos de l'étude de cette coupure.

#### *Galerina* Earle.

##### I. CARACTERES DES HYPHES DES GALERINA.

En 1935, nous avons montré que si les hyphes sont abondamment bouclées dans la majorité des *Galerina*, quelques espèces sont dépourvues de boucles aux cloisons transversales des hyphes des revêtements ; nous avons alors créé, pour ces dernières, une section *Tubariopsis*, que nous avons, par la suite, considérée comme sous-genre. En 1972, nous précisons que, chez ces *Tubariopsis*, les boucles sont absentes, non seulement aux hyphes des revêtements, mais encore aux cloisons de la plupart des hyphes du stipe, du chapeau et du médiostate des lames, l'absence de boucles étant plus facile à reconnaître aux hyphes grêles. Nous avons alors vérifié, grâce à des contrôles cytologiques, que l'absence de boucles ne résulte pas ici de comportements parthénogénétiques.

Dans le même travail, nous avons reconnu que la limite entre les *Tubariopsis* et les autres *Galerina* n'est pas tranchée ; nous avons en effet étudié une espèce, *G. dimorphocystis*, qui rappelle les *Tubariopsis* typiques par l'absence de boucles

aux hyphes allongées de son carpophore, mais qui présente des boucles nombreuses dans la région sous-hyméniale et au pied des basides ; dans le sous-genre *Tubariopsis*, nous avons créé une section *Hemitubariopsis*, ayant cette espèce pour type. Nous indiquions que, même *Hemitubariopsis* compris, le sous-genre *Tubariopsis* nous semblait naturel ; toutes les espèces présentent en effet des cystides du même type, plus ou moins distinctement capitées qui, en règle générale, ne se trouvent que sur l'arête des lames. Si l'ensemble des *Galerina* à boucles abondantes dans toutes les parties du carpophore renferme des espèces ayant des cystides du même type, on y rencontre également des espèces dont les cystides sont sensiblement différentes, par exemple lancéolées-fusifformes et présentes également sur les faces des lames.

## II. CARACTERES DES SPORES DES GALERINA BOUCLES.

### A. CARACTERES DES COUCHES PROFONDES DE LA PAROI SPORIQUE (Fig. 107).

R. MAIRE avait indiqué que, chez certains *Galerina*, la paroi sporique se colore en brun-rouge par les réactifs iodés. Nous avons reconnu, en 1935, que cette propriété se manifeste essentiellement dans la partie interne de la paroi. En 1972, nous avons remarqué, en utilisant une solution iodoiodurée additionnée d'acide acétique, que la paroi sporique se colore fortement en brun-rouge dans de nombreuses espèces, même lorsqu'elle a été décolorée au préalable par une lessive de KOH à chaud ; examinant au microscope polarisant des spores ainsi traitées, nous avons noté l'existence, entre la couche dextrinoïde, rendue fortement biréfringente par fixation d'iode, et le myxosporium plus ou moins brillant, d'une couche qui, dans toutes ses positions, reste obscure entre nicols croisés.

Travaillant toujours sur spores décolorées par KOH, nous avons montré que les parois sporiques fortement dextrinoïdes présentent une très grande affinité pour le Bleu Coton en solution dans de l'eau additionnée d'acide acétique ; elles fixent le bleu avec une telle intensité que les spores finissent par devenir bleu outremer opaque ; nous les disons ultracyanophiles.

Nous avons en outre noté que, chez les espèces qui se montrent fortement dextrinoïdes et ultracyanophiles au niveau de leur paroi sporique décolorée par KOH, celle-ci gonfle fortement, voire de façon spectaculaire, lorsque après avoir subi le traitement alcalin, elle est mise en présence d'une solution aqueuse d'acide acétique, mais que ce gonflement peut être réduit dans des proportions considérables si cette solution est additionnée d'iode ou de Bleu Coton.

A titre d'exemple, nous avons étudié avec une attention particulière la paroi sporique de *G. vittaeformis*, espèce où elle présente ces trois propriétés remarquables que sont : gonflement ammoniacocétique, dextrinoïdie et ultracyanophilie.

Lorsque l'on examine dans l'ammoniaque des spores ayant subi l'action d'une lessive de KOH à 3 % dans l'eau, à la température de 60° C, pendant 3 heures, on constate que leur paroi est presque décolorée ; elle est à peine jaunâtre, ce qui permet d'y reconnaître facilement les 3 enveloppes fondamentales qui sont d'une existence générale chez les *Galerina* où elle est épaisse. A l'extérieur d'une endospore remarquablement réfringente, se trouve une mince épispore et, à la surface externe, un mince myxosporium jaunâtre, souvent encore rugueux, ce que l'on remarque particulièrement à la suite d'un transfert dans de l'eau acéti-fiée, qui augmente sa réfringence.

Après un traitement potassique de 15 heures, les spores sont parfaitement

décolorées et, pour la plupart d'entre elles, tout se passe comme si la paroi se trouvait réduite à l'endospore réfringente, souvent plus ou moins étirée au sommet en une papille creuse.

Observées dans l'ammoniaque, des spores ainsi traitées montrent encore, à leur intérieur, des gouttelettes généralement animées d'un mouvement brownien ; si l'on dépose une goutte d'une solution d'acide acétique à 10 % dans l'eau, sur le bord de la lamelle couvre-objet de la préparation ammoniacale, on peut voir la paroi gonfler ; ce gonflement est accompagné d'un changement d'aspect du contenu qui se présente finalement, à l'intérieur de l'épaisse couche gonflée et peu réfringente de la paroi, comme un fuseau réfringent dont les deux pointes atteignent presque, respectivement, le sommet de la spore et la face interne du bouchon apiculaire.

On peut suivre les différentes étapes de la transformation du contenu de la spore. Le premier signe de l'arrivée d'acide acétique est l'immobilisation du contenu, dont l'aspect n'est pourtant pas sensiblement modifié ; c'est seulement quand survient le gonflement de la paroi que ce contenu se rassemble en fuseau réfringent ; la modification du contenu est donc passive et due à sa compression par la paroi qui gonfle. Le changement d'aspect du contenu est d'ailleurs réversible ; si le matériel ayant subi le traitement acétique est remonté dans l'ammoniaque, le contenu s'étend à nouveau et reprend son aspect guttulé ; la seule différence est que ses gouttelettes ne sont plus animées de la trépidation brownienne, sans doute parce que l'acide acétique a coagulé les protéines plasmiques de façon irréversible. En même temps que le contenu reprend son aspect initial, la paroi se dégonfle, mais sa réfringence n'est plus aussi forte qu'avant action de l'acide acétique.

Considérons maintenant le processus de gonflement de la paroi. On peut suivre le gonflement de la paroi dans les parties d'une préparation ammoniacale où la diffusion de l'acide acétique est suffisamment lente, mais c'est en général difficile car ce gonflement est toujours assez rapide.

Il n'est pas tellement commode d'interpréter les images observées sur du matériel n'ayant subi que 3 heures de traitement potassique parce qu'avant de gonfler la paroi, l'acide acétique contracte l'épispore à un point tel que la paroi sporique peut sembler simple. Quand commence le gonflement de la paroi, celle-ci, qui semblait simple, se montre nettement triple, présentant une couche non réfringente coincée entre deux feuillets plus réfringents qu'elle ; la couche non réfringente gonfle de plus en plus, en même temps que le feuillet réfringent interne, celui qui est au contact du protoplasme, s'amincit et s'estompe, comme s'il contribuait matériellement à l'épaississement de la couche non réfringente. On se persuade plus aisément de l'évanescence plus ou moins parfaite du feuillet interne en suivant le gonflement sur des spores accidentellement vides de tout contenu figuré.

Le détriplement de la paroi sous l'action de l'acide acétique ne se produit pas forcément en même temps tout autour de la spore ; lorsque la diffusion de l'acide acétique est suffisamment lente, on peut le voir commencer par un côté seulement ou par une partie d'un côté ; c'est à l'extrême sommet de la spore que le détriplement est le plus tardif et le moins net.

L'acide lactique à 20 % dans l'eau provoque le même gonflement de la paroi que l'acide acétique, et nous l'avons suivi dans l'acide lactique additionné de « Wasserblau ». Sur du matériel ayant subi un traitement potassique de 3 heures, puis observé dans l'ammoniaque et remonté dans l'eau acétifiée, on peut constater, dans les premiers stades de la coloration par le bleu lactique, une coloration

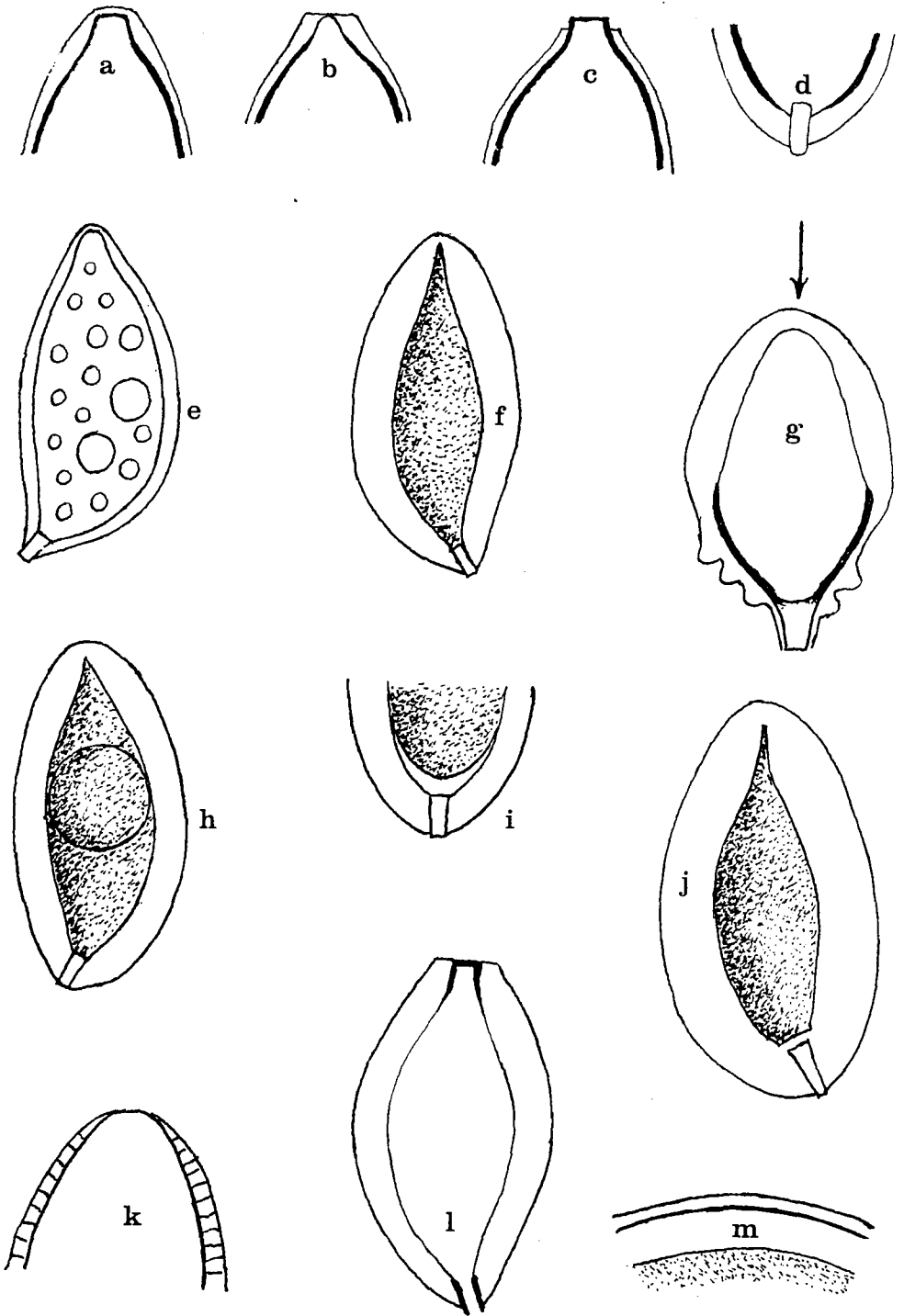


Fig. 107. — Quelques caractères de la paroi sporique de *Galerina* et de *Gymnopilus* visibles en photonique après des traitements convenables (Croquis fortement schématisés).

pourpre, donc fortement métachromatique, de la couche gonflée dont les feuillet limitants se colorent souvent plus fortement que la couche moyenne très gonflée ; sur certaines spores on voit alors distinctement, autour du feuillet métachromatique externe, la mince épispore recouverte par le mince myxosporium très réfringent, qui constitue l'enveloppe superficielle de la spore. Si l'approvisionnement en colorant est assuré, cet aspect est fugace ; la paroi devient bleu outremer foncé, opaque, et il est alors impossible d'y distinguer une stratification. L'aspect noté au début de la fixation du colorant est important à noter car c'est le seul qui démontre que l'unique partie de la paroi qui gonfle par l'acide acétique ou par l'acide lactique est l'endospore.

(a), (b), (c) : partie supérieure de la spore de trois *Galerina* après traitement potassique à 120° C et coloration par le Rouge Congo ammoniacal ; l'endospore réfringente et congophile est figurée par un trait épais ; l'épispore, encore visible au-dessus du sommet de l'enveloppe endosporique en (a), a été érodée en (b), où l'endospore affleure à la surface, et encore plus en (c), où son sommet est dégagé.

(d) : partie inférieure de la spore de *Galerina mniophila* traitée par l'ammoniaque à 120° C, puis par le MELZER, et observée dans l'acide acétique dilué ; l'épais trait noir interne représente la seule partie dextrinoïde de la paroi.

(e) et (f) : spores de *Galerina vittaeformis* ayant subi un traitement potassique à 60° C (15 h.) et observées dans l'ammoniaque (e), puis dans l'acide acétique dilué (f) ; remarquer comme le passage de l'ammoniaque (e) à l'acide acétique (f) a fait gonfler la paroi et comme ce gonflement a comprimé le contenu qui, de guttulé, devient uniformément réfringent.

(g) et (j) : spores de *Galerina sahleri* ayant subi un traitement potassique à 60° C (2 h.), puis, après observation dans l'ammoniaque, un traitement acide ; en (j) la paroi a été entièrement gonflée par un traitement acétique ; en (g) le gonflement ne s'est encore produit que dans la moitié supérieure de la spore parce que le milieu ammoniacal dans lequel était montée la spore vient tout juste d'être modifié à son niveau par l'arrivée d'acide lactique dilué ; une goutte d'acide avait été déposée sur un bord de la préparation et la flèche indique le sens de la diffusion de l'acide ; très peu de temps après, la diffusion se poursuivant, la spore est passée de l'état (g) à l'état (j) ; le croquis (g) montre que le gonflement de la paroi dans la moitié supérieure de la spore est accompagné de l'effacement de l'épaisse endospore réfringente encore visible dans sa moitié inférieure.

(h) et (i) : spores de *Gymnopilus suberis*. Après un traitement potassique à 60° C (5 h.) et une observation dans l'ammoniaque, elles ont été traitées par l'acide acétique dilué ; remarquer que, comme chez les *Galerina* (f) et (j), la paroi s'est gonflée et a comprimé le contenu devenu réfringent ; dans l'ammoniaque la paroi était submince et semblait simple ; au moment de l'arrivée de l'acide on a l'impression que s'en détache, du côté interne, une fine pellicule repoussée contre le protoplasme par le gonflement de ce qui l'entoure ; en (i), grâce à une contraction du contenu de la spore, cette fine pellicule est encore visible à la base de la spore, en rapport avec la face interne du bouchon apiculaire.

(l) : spore de *Galerina nana* ayant subi un traitement potassique à 120° C, puis traitée par une solution acétique faiblement colorée par le Bleu Coton : la paroi gonflée est limitée intérieurement par une fine enveloppe bleue, qui se poursuit à la base de la spore par un tube plus épais et plus fortement cyanophile autour du bouchon apiculaire (non figuré) et, en haut,, par un tube analogue au tube apiculaire.

(m) : partie de la paroi sporique de *Galerina vittaeformis*. Après traitement potassique à 60° C, la spore est montée dans l'ammoniaque ; on dépose ensuite, sur un côté de la préparation, une goutte de solution de « Wasserblau » dans de l'acide lactique dilué. Le croquis représente ce que l'on voit dans les premiers stades de la coloration qui survient dans ces conditions : contre le cytoplasme coloré en bleu (ici en pointillé) se voit une épaisse couche pourpre clair, limitée extérieurement par un feuillet également pourpre, mais de coloration plus intense ; à l'extérieur de ce feuillet, deux minces couches non colorées, sans doute respectivement l'épispore et le myxosporium. Par la suite, la spore se révèle ultracyanophile et aucun détail de stratification de la paroi n'y est plus alors discernable.

(k) : Partie supérieure de la spore de *Gymnopilus liquiritiae* après traitement potassique à 60° C (2 h.) ; remarquer comme la périspore, dont on a figuré les piliers ornementaux, s'amincit à l'extrême sommet, au point de ne plus être discernable en photonique.

Si des spores dont la paroi est gonflée par l'acide acétique sont soumises à l'action d'une solution acétique iodoiodurée, on constate facilement que, dans les premiers stades de la fixation de l'iode, seule l'endospore gonflée est distinctement dextrinoïde ; la fixation d'iode continuant, la spore devient d'un brun-roux intense et il est impossible de distinguer une stratification dans la paroi sporique dégonflée.

### B. LES PARTIES SUPERFICIELLES DE LA PAROI SPORIQUE.

Ce sont les parties situées à l'extérieur de l'épispore et en particulier les ornements.

Si la spore présente des ornements dans nombre d'espèces de *Galerina*, plusieurs espèces de ce genre ont une spore absolument lisse, du moins en photomicroscopie.

Il est bien évident qu'une espèce à spores lisses comme *G. mycenopsis* ne saurait être séparée génériquement des espèces à spores ornées, sous ce seul prétexte ; les parties profondes de la paroi sporique de cette espèce présentent en effet les mêmes caractères remarquables (gonflement ammoniacacétique comprimant le contenu, forte iodophilie et ultracyanophilie) que celles d'espèces à spores ornées.

En 1926, nous avons fait remarquer que, chez nombre d'espèces à spore ornée, celle-ci présente, dans la région dorsale, au-dessus de l'appendice apiculaire, une plage lisse, à contour plus ou moins franchement marqué (Fig. 21). Souvent le contour de cette plage n'est marqué que par une rangée d'ornements qui forment une ligne fréquemment discontinue ; en 1935, nous avons reconnu que, chez plusieurs de ces espèces, la plage dite lisse ne l'est pas toujours absolument ; tout en étant nettement limitée, elle peut éventuellement présenter, sur certaines spores, des ornements indiscutables, bien qu'en général moins évidents que les ornements des autres parties de la spore. Le contour de la plage peut se présenter comme une découpure ou une déchirure continue, notamment chez les espèces où les ornements de la paroi sont très bas, mais larges ; à la limite, on trouve des espèces dont l'ornementation et le contour de la plage, difficilement visibles sur certaines spores, sont indiscernables sur d'autres spores du même carpophore. On passe ainsi, comme nous l'avons signalé en 1926, à des espèces dont les spores paraissent rigoureusement lisses en photomicroscopie, même avec les meilleurs objectifs.

En 1935, nous avons indiqué que, chez quelques espèces présentant une plage, l'enveloppe superficielle de la spore forme une mince couche membraneuse qui se décolle de l'épispore en certains endroits, formant des ampoules saillantes sur la coupe optique, particulièrement vers la base de la spore et parfois aussi sous son sommet ; il arrive que cette enveloppe se plisse au niveau de certaines ampoules (Fig. 107 g).

En l'absence de cliché d'électronique de spores de ce type, il est impossible de dire si cette interprétation est exacte ; ce que nous savons d'autres ochrospores ne parle guère en sa faveur ; il est bien plus probable que l'enveloppe qui se décolle pour former les ampoules ne constitue qu'un plafond ectopérisporique issu d'un clivage de la périspore ; s'il en est ainsi, c'est du plancher périsporique et non de l'épispore que se décolle l'enveloppe en question.

### C. DIFFERENCIATIONS APICALES.

Dans plusieurs *Galerina* dont la paroi sporique est sensiblement épaissie, la spore est de type « subporé », c'est-à-dire qu'à son sommet l'épispore est brusque-

ment et fortement amincie par sa face interne, comme l'ont noté SMITH et SINGER (1964). Cet amincissement peut s'observer, même chez des espèces dont la spore présente une papille apicale déliée. Jamais nous n'avons rencontré, dans ce genre, de papilles apicales correspondant au contraire à un épaississement de la paroi comme c'est le cas chez divers Cortinaires et Hebelomes. R. MAIRE avait remarqué l'existence d'une différenciation apicale de la spore de son *G. cedretorum*, mais il l'avait prise à tort pour un pore véritable.

Lorsque la spore est de type subporé, la modification apicale de la paroi ne se réduit pas forcément à un amincissement ; souvent, dans sa partie amincie, l'épispore est plus sensible qu'ailleurs aux lessives de bases fortes, ce qui peut se traduire par le fait qu'après une action suffisante de celles-ci, le sommet du sac endosporique affleure à la surface. En raison de l'affaiblissement ou de l'élimination de l'épispore au sommet de la spore à la suite d'un traitement potassique suffisamment intense, il arrive, si l'on soumet ensuite la spore à l'action successive de l'ammoniaque et de l'acide acétique, que certaines parties de la paroi sporique dont le traitement ammoniacocétique provoque le gonflement, fassent saillie hors du reste de la spore, sous forme d'une hernie apicale ; nous avons observé (1972) ce phénomène, notamment avec des espèces du groupe *G. rubiginosa-vittaeformis*.

### III. CARACTERES DES SPORES DES TUBARIOPSIS.

En 1935, nous faisons remarquer qu'il n'y a pas, chez les *Tubariopsis*, de plage supraapiculaire à contour distinct ; l'ornementation, souvent très nette, faiblit simplement de façon progressive dans la région dorsale, à l'approche de l'apicule. Nous notions en outre que la paroi de leurs spores est relativement mince. Récemment (1972), nous avons montré que cette paroi, qui ne subit pas le brusque amincissement apical si fréquent chez les *Galerina* bouclés, ne gonfle pas par le procédé ammoniacocétique et ne présente qu'une cyanophilie très faible, comparable à celle de la paroi des basides. Mais nous avons aussi reconnu que chez l'*Hemitubariopsis* qu'est *G. dimorphocystis*, la paroi sporique, décolorée par KOH, gonfle très franchement par le procédé ammoniacocétique, se colore en bleu-violet assez intense par le Bleu Coton acétique et se révèle évidemment dextrinoïde ; en outre les spores de cette espèce offrent une brutale différenciation apicale, qui se présente comme un petit pore sur matériel traité par l'iode. *G. dimorphocystis* montre en somme clairement que les *Tubariopsis* typiques ne sauraient être séparés génériquement des autres *Galerina*.

### IV. INCORPORATION AU GENRE GALERINA D'ESPECES QUE FRIES RANGEAIT HORS DE SA COUPURE GALERA.

Le transfert dans les *Galera* de l'espèce muscicole *Ag. (Pholiota) mycenoides* a été effectué dès 1887 par QUÉLET, évidemment inspiré par le fait que FRIES classait cette espèce dans une section *Muscigenei* qu'il qualifiait de « *Galerae annulatae* ». *Ag. pumilus*, rangé par FRIES dans la même section, ne devait subir le même sort que beaucoup plus tard, car cette espèce est restée longtemps ignorée de nombre d'auteurs.

Le transfert dans le genre *Galera* de plusieurs espèces lignicoles, *Ag. triscopus*, *camerinus*, *badipes* et *marginatus* ne s'est fait que progressivement. En 1887, QUÉLET ne transférait dans les *Galera* que *Ag. triscopus* ; en 1915, RICKEN y transférait en outre les *Ag. camerinus* et *badipes*, sans doute impressionné par

quelques annotations de FRIES qui a écrit (*Hym. Eur.*) de *triscopus* qu'il est affine à *camerinus*, et de *badipes* « pileus... margine fere recto et potius *Galera* ».

Il a fallu attendre 1935 pour que nous transférions cette autre espèce lignicole qu'est *Ag. (Pholiota) marginatus* dans le genre *Galerina*; FRIES ayant écrit (*Epicr.*) qu'il ne faut pas confondre *Ag. camerinus* avec les petites formes cortinées de *Ag. marginatus*, ce transfert n'était cependant pas imprévisible (Fig. 108).

En 1935, nous avons créé une section *Naucoriopsis* des *Galerina* pour accueillir diverses espèces issues des *Naucoria*, dont *Ag. badipes* et *Ag. camerinus*, ainsi que *Ag. marginatus*, issu des *Pholiota*. Le fait que *Ag. triscopus* ait été

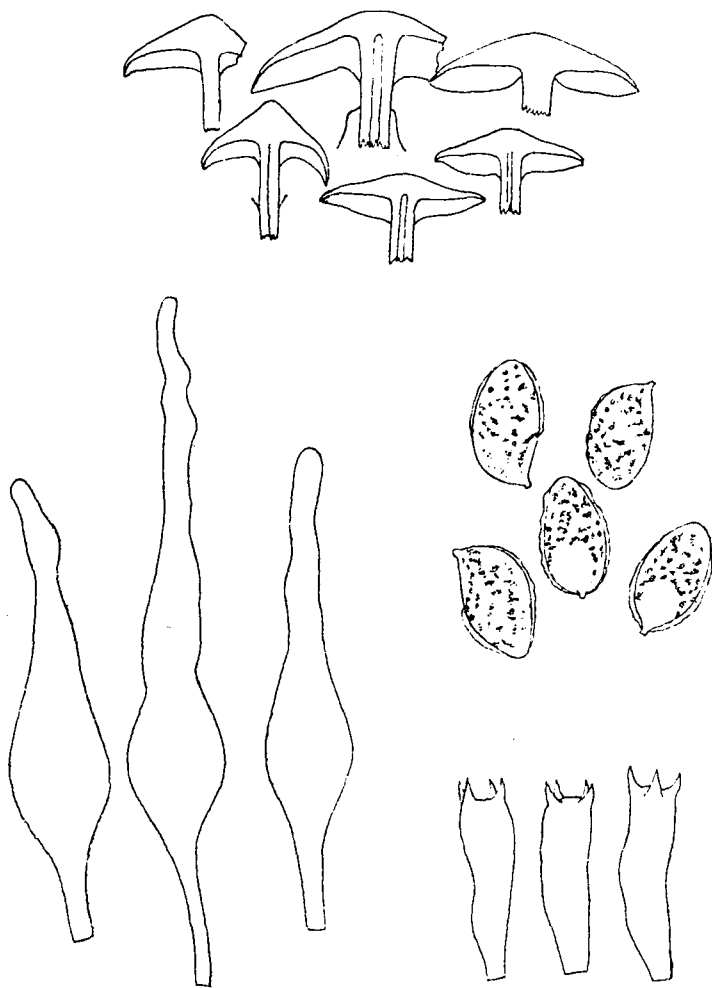


Fig. 108. — Un *Galerina* de la section *Naucoriopsis*: *G. (Pholiota) marginata*.

On remarquera les particularités microscopiques qui rapprochent des *Galerina* typiques du groupe *rubiginosa-vittaeformis*, ce champignon autrefois classé dans le genre *Pholiota* à cause de la présence d'un anneau sur le stipe, à savoir :

l'ornementation des spores, qui ménage une plage supraapiculaire lisse (comparer avec la Fig. 21),

la forme en fuseau et les grandes dimensions des cystides (faciales et marginales), enfin la forme des basides, qui tend vers celle de diverses *Pholiotaceae*.

placé par nous dans la section *Eugalerina* en 1935, puis transféré par nous en 1953 dans les *Naucoriopsis*, souligne l'étroite affinité entre les sections *Naucoriopsis* et *Eugalerina*.

Les *Naucoriopsis* ne peuvent être éloignés des *Galerina* typiques ; on retrouve en effet, chez les *Naucoriopsis*, des espèces dont les spores et (ou) les cystides sont faites sur le même modèle que celles des *Galerina* typiques. Par exemple les *Naucoriopsis* (ex. *Pholiota*) que sont les *G. marginata* et *unicolor*, ressemblent aux *Galerina* typiques que sont *G. rubiginosa* et *vittaeformis*, non seulement par leurs grandes pleurocystides fusiformes, mais, comme nous l'avons indiqué en 1935, par leurs spores ornées, avec plage supraapiculaire lisse, bien délimitée et, comme nous l'avons vérifié depuis (1972) par ces propriétés remarquables de la paroi sporique que sont le gonflement ammoniacocétique, une puissante dextrinoïdie et l'ultracyanophilie.

En 1972, nous avons montré que le comportement de la paroi sporique est difficilement compatible avec le transfert, proposé par ORTON, de *Pholiota mutabilis* dans le genre *Galerina*, transfert tentant en raison de ses ressemblances avec *Pholiota marginata*, considéré par nous comme étant un *Galerina* ; en effet, chez *P. mutabilis* la paroi sporique décapée par la potasse à l'autoclave ne gonfle pas par le procédé ammoniacocétique, n'est pas dextrinoïde et ne se colore qu'en violacé pâle (comme la paroi des hyphes et des basides) par le bleu coton acétique. On sait qu'en 1946 SINGER et SMITH ont pris *mutabilis* comme type d'un genre *Kuehneromyces*, que nous n'admettons pas ici.

#### V. LES BASIDES DES GALERINA.

Les deux genres *Conocybe* et *Galerina*, issus du démembrement des *Galera* de FRIES, se ressemblent par la fréquence des formes bisporiques non parthéno-génétiques.

Mais ils sont par ailleurs passablement éloignés l'un de l'autre, non seulement par la structure du revêtement piléique, et souvent par les spores, mais encore, comme nous l'avons montré en 1935, par la forme des basides : « la différence est surtout sensible pour les formes macrospores qui, chez les *Conocybe*, possèdent des basides piriformes, très renflées dans leur partie supérieure..., alors qu'elles possèdent chez les *Galera* vrais (c. a. d. les *Galerina*) des basides souvent cylindrées dans leur partie supérieure, parfois subétranglées au-dessous du sommet, quelquefois un peu fusiformes », c'est-à-dire des basides du même type que celles des *Pholiotaeae*.

En colorant au GIEMSA des lames de *G. marginata*, nous avons remarqué que la paroi des basides, qui était plus ou moins pâle au niveau du col saillant, avait pris une coloration rouge vif au niveau du ventre, comme si ce dernier correspondait à une sorte de probaside d'où serait issue la baside proprement dite.

#### VI. LE GENRE GALERINA DU POINT DE VUE PHYLOGENETIQUE.

Les *Galerina* à hyphes bouclées sont vraisemblablement les plus primitifs du genre, non seulement à cause de ce caractère, mais aussi parce que c'est dans ce groupe que nous avons rencontré des espèces qui n'ont que 2 à 4 noyaux dans les articles fondamentaux du stipe ; il s'agit particulièrement des espèces qui ne sont pas franchement inféodées aux mousses, comme *G. badipes*, *marginata*, *sideroides*, *triscopa*. Dans le seul *Galerina* totalement dépourvu de boucles que nous ayons étudié ce point de vue, *G. clavata*, nous avons dénombré 8-13 à plus de 16 noyaux par article. (KÜHNER, 1958).

**Phaeogalera Kühner.**

*Ag. (Galera) stagninus* Fr., que nous avons choisi comme type de ce genre, a été rangé par SMITH et SINGER (1964) dans leur section *Porospora* du genre *Galerina*. Le nom choisi pour cette section évoque un caractère essentiel de la spore de ses espèces, à savoir la présence d'un pore apical distinct, que nous avons signalé dès 1935 chez *Ag. stagninus*. En fait SMITH et SINGER disent de leur section *Porospora* qu'elle est intéressante parce qu'on peut y noter des transitions insensibles entre espèces dont la spore est pratiquement tronquée au sommet et espèces dont la spore ne présente qu'une très faible différenciation apicale, qui, selon eux, établissent le passage aux *Galerina* plus typiques.

Nous avons repris l'étude de la spore de l'espèce type *P. stagnina* à l'aide du traitement potassique. Le pore est particulièrement évident chez les spores observées dans l'ammoniaque après un traitement potassique de 2 heures. Après 5 heures du même traitement, on distingue 3 enveloppes dans la paroi, l'interne étant une très fine endospore réfringente. Si l'on substitue une solution d'acide acétique à l'ammoniaque comme milieu de montage, la paroi ne gonfle pas ; elle devient entièrement très réfringente et sa stratification indiscernable. Après 5 heures de traitement potassique, la paroi de la spore ne montre aucune trace de dextrinoïdie.

Ce n'est donc pas seulement par sa couleur de type *Phaeoti* que la paroi sporique des *Phaeogalera* diffère de celle des *Galerina* dont les hyphes sont bouclées comme les leurs.

Par son allure générale, *P. stagnina* nous a d'ailleurs paru ressembler davantage à un *Naucoria* (*Tubaria*) du groupe de *N. furfuracea* qu'à un *Galerina*, ce qui explique qu'après avoir placé son *Ag. stagninus* dans les *Galera*, FRIES l'ait finalement (*Hym. Eur.*) transféré dans le même groupe de ses *Tubaria* que *Ag. furfuraceus*.

**Naucoria** (Fries) Kummer, pro parte.

Nous avons étudié, à l'aide du traitement potassique, la paroi sporique des espèces suivantes : *N. autochtona*, *carphophila*, *clavus*, *confragosa*, *conspersa*, *erinacea*, *ferruginea*, *granulosa*, *hololeuca*, *horizontalis*, *limulata*, *minutalis*, *muricata*, *praestans*.

Après décoloration par KOH, la paroi ne gonfle pas par le procédé ammoniacocétique ; le passage dans l'acide acétique en diminue plutôt l'épaisseur en rétablissant une relative réfringence ; elle n'est pas dextrinoïde à maturité ; seule *N. granulosa* a montré une dextrinoïdie notable des spores immatures ; décolorée par KOH, la paroi est toujours plus ou moins cyanophile ; chez les espèces dont les spores sont pâles sur le vivant (*N. carphophila* ou *conspersa* par exemple), la cyanophilie est faible, voire guère sensible ; chez les espèces à spores plus fortement colorées naturellement, la cyanophilie est bien plus franche, voire très forte, notamment chez *N. clavus*, *horizontalis*, *muricata* ; les spores de *N. clavus* sont presque ultracyanophiles.

Une endospore n'a pu être reconnue que chez quelques espèces à spores naturellement assez colorées ; parfois bien nette chez *N. horizontalis*, elle est rudimentaire, très fine à subtile chez *N. clavus*, *confragosa*, *ferruginea*, et n'a pu être mise en évidence chez les autres espèces étudiées.

Souvent, aucune différenciation apicale n'est discernable ; cependant, chez *N. confragosa* et *ferruginea*, il y a un amincissement progressif de l'épispore au dôme apical, qui fait qu'au sommet l'endospore semble se confondre avec le

reste de la paroi ; dans de rares espèces, le sommet est de type subporé (*N. horizontalis*, *limulata*) ou tend vers ce type (*N. clavus*).

Le genre *Naucoria*, qui, de tous les genres de *Tubarieae*, semble le plus primitif par les caractères des spores, le paraît aussi en ce qui concerne le nombre de noyaux par article fondamental du stipe ; nous n'avons en effet dénombré que 2 noyaux dans ces articles chez *N. erinacea*, *furfuracea*, *autochtona*. (KÜHNER, 1958).

### **Phaeocollybia** Heim.

En 1935, nous avons indiqué que les spores de *P. christinae* rappellent beaucoup celles des *Galerina* par leur couleur rousse dans l'ammoniaque, leur ornementation et aussi la présence d'une plage lisse au-dessus de l'apicule. SINGER décrit les spores des *Phaeocollybia* comme dépourvues de plage, certainement par erreur puisque HORAK figure bien cette plage chez *P. lugubris* en 1968.

Après un traitement potassique de 2 ou 3 heures, l'épispore se montre un peu gonflée, de sorte que l'on distingue l'endospore, qui est toujours fine ; un traitement ultérieur par l'acide acétique n'apporte pas de modifications bien sensibles de la paroi ; le contenu guttulé ne se comprime pas en un amas réfringent et la mince endospore reste visible.

La paroi sporique ne montre pas de différenciation apicale ; notamment l'épispore n'est pas épaissie au sommet en une papille pleine, de sorte que l'enveloppe endosporique n'est pas tronquée au sommet.

Décolorée par KOH, la paroi sporique est toujours très cyanophile, pratiquement ultracyanophile ; elle se montre toujours distinctement dextrinoïde, mais souvent peu fortement à faiblement.

Le genre *Phaeocollybia*, qui apparaît remarquablement évolué par les caractères généraux du carpophore, comme par l'absence totale de boucles dans toutes les espèces françaises, à l'exception d'une seule, l'est aussi par le fait que chaque article fondamental du stipe renferme des noyaux particulièrement nombreux ; dans les 3 espèces étudiées à ce point de vue, il y a au moins 10 à 20 noyaux par article, et souvent bien davantage, jusqu'à 30 ou 40 par exemple (KÜHNER, 1958).

### **GYMNOPILEAE** trib. nov.

*Velum annulatum vel saepe fibrillosum obsoletumve. Stipes centralis, carnosus fibrosus. Pileus carnosus vel carnosulus, plerumque convexo expansus, vix pelliculosus, haud viscosus. Lamellae adnatae, e flavido l. luteo fulventibus. Sporae in cumulo subochraceae vel ferrugineae, ope NH 4 OH rubiginosae, verrucosae, nunquam poro germinativo praeditae. Cheilocystidiae numerosissimae. Chrysocystidiae nunquam praesentibus. Plurimi caespitosi, lignatiles, pauci inter ramea passim terrestres vel muscigenae.*

Typus : *Gymnopilus* Karst. (*G. liquoritiae*).

Champignons faisant penser d'une part aux Cortinaires à cause de leurs spores ferrugineuses et verruqueuses, d'autre part aux Pholiotés et aux Hypholomes par leur richesse en pigments jaunes du groupe des styrylpyrones et par le fait qu'ils ne forment pas d'ectomycorhizes avec les Phanérogames ligneuses.

### **Gymnopilus** Karst. sensu Singer, 1949, non Karst.

Ce genre, qui est actuellement le seul de la tribu *Gymnopileae*, est de position systématique discutée.

## I. RAPPORTS TAXINOMIQUES ENTRE LES GYMNOPIILUS, LES AUTRES FLAMMULES, LES PHOLIOTES ET LES CORTINAIRES.

Avant de placer dans la section *Sapinei* de sa coupure *Flammula* les espèces sans anneau que nous rangeons aujourd'hui dans le genre *Gymnopilus*, FRIES les avait rattachées (*Systema*) aux *Dermocybe*, en les plaçant toutefois dans une section spéciale « *Lignatiles* ».

Plusieurs auteurs modernes, dont ROMAGNESI, SINGER et nous-même, ont insisté sur les ressemblances entre les *Gymnopilus* et les Cortinaires du sous-genre *Dermocybe*, ressemblances qui se poursuivent à l'échelle microscopique. Il est par exemple évident que, par la verrucosité des spores et par l'absence de chrysocystides, les *Gymnopilus* ressemblent bien plus à des Cortinaires qu'à des Flammules de sections autres que les *Sapinei*.

Dès 1949, ces constatations ont conduit SINGER à placer les *Gymnopilus* et les autres Flammules dans des familles distinctes : les *Gymnopilus* dans les *Cortinariaceae*, les autres Flammules dans les *Strophariaceae*.

L'affinité des *Gymnopilus* avec les *Cortinaires* a paru si peu discutable à SINGER qu'il a placé ces deux genres, non seulement dans la même famille, mais encore dans la même tribu. Cependant SINGER faisait remarquer que la reconnaissance de la limite entre *Gymnopilus* et *Cortinarius* ne pose aucun problème ; un simple examen macroscopique suffit toujours pour décider si une espèce doit être placée dans l'un ou l'autre de ces genres.

Dans sa clé des genres de *Cortinarieae*, il oppose les *Cortinarius*, champignons avec ou sans cheilocystides (souvent sans), poussant sur le sol des forêts et formant habituellement des mycorhizes avec les arbres forestiers, aux *Gymnopilus*, champignons possédant tous des cheilocystides, qui poussent habituellement sur le bois et qui ne forment pas de mycorhizes avec les arbres forestiers.

Les clichés de coupes ultrafines de spores obtenus en microscopie électronique ne fournissent aucun argument permettant de décider si les *Gymnopilus* doivent être rapprochés des Cortinaires plutôt que des Pholiotes.

Du cliché d'électronique par transmission donné par CLÉMENÇON (1974) de *Gymnopilus penetrans*, on peut certes conclure que l'infrastructure des couches externes de la paroi sporique de cette espèce est étroitement comparable à celle des Cortinaires ; on distingue nettement, au pied des ornements, une couche claire continue qui, selon nous, ne peut que correspondre à la couche que CLÉMENÇON appelle podostratum chez les Cortinaires ; un sporothecium est visible, mais il s'est rompu comme l'épitunica, de sorte qu'il ne subsiste qu'au-dessus des ornements. CLÉMENÇON a également reconnu, chez divers Cortinaires, un sporothecium plus ou moins rompu.

Mais si, par l'infrastructure de la paroi sporique, *Gymnopilus penetrans* ressemble étroitement aux Cortinaires, on peut en dire autant de *Pholiota mutabilis*. Si les spores de cette espèce semblent absolument lisses en photonique, les clichés d'électronique de coupes ultrafines ont montré que leur paroi est franchement verruqueuse (MELENDEZ HOWELL, 1967 ; CLÉMENÇON, 1972) ; le cliché de CLÉMENÇON montre même, au niveau des verrues de cette Pholiote, la différenciation en mucostratum et cerostratum que cet auteur a mise en évidence chez les Cortinaires, et nous estimons que le mince feuillet transparent qui se trouve un peu au-dessous des ornements, ne peut être qu'un podostratum comparable à celui des Cortinaires.

Par contre, comme on l'a vu plus haut, la connaissance de la structure des

pigments extractibles conduit à éloigner les *Gymnopilus* des *Dermocybe* et autres *Cortinaires*, et à les rapprocher au contraire de *Pholiotés* et de *Flammules* qui ont même mode de vie que les *Gymnopilus*.

Dans les 11 espèces de *Gymnopilus* dont l'analyse pigmentaire a été réalisée (HATFIELD et BRADY, 1968, 1969, 1971 ; DANGY-CAYE et ARPIN, 1974 ; GLUCHOFF-FIASSON et KÜHNER, 1977) ont été identifiées bis-noryangonine et hispidine ; l'analyse de 4 d'entre elles, dont *G. spectabilis*, *penetrans* et *bellulus*, a révélé à GLUCHOFF-FIASSON l'absence de dimères du type hypholomines-fasciculines.

Par la présence de bis-noryangonine et d'hispidine, les *Gymnopilus* se rapprochent d'autres *Flammules*, comme les espèces du groupe *alnicola-apicrea*, et de certaines *Pholiotés*, comme *P. aurivella*, *lucifera* et *tuberculosa*.

Par l'absence d'hypholomines et de fasciculines, les *Gymnopilus spectabilis*, *penetrans* et *bellulus* se rapprochent plus particulièrement de ces trois dernières *Pholiotés*. Dans cet ordre d'idées il est intéressant de rappeler que les *Pholiota lucifera* et *tuberculosa* se rapprochent des *Gymnopilus* par l'absence de chryso-cystides et par la couleur de leur sporée, qui peut être suffisamment vive pour rappeler celle de divers *Gymnopilus*. A l'ensemble de ces deux *Pholiotés* s'applique bien l'étiquette générique **Flavidula** proposée par ROMAGNESI en 1942 pour grouper des champignons différant des *Gymnopilus* (ses *Fulvidula*) par leurs spores lisses.

Remarquons toutefois que, si les *Pholiota lucifera* et *tuberculosa* s'éloignent d'autres *Pholiotés* par la couleur vive de leur sporée, ils s'en rapprochent par le fait que, décolorée par traitement potassique, leur paroi sporique, qui n'est que modérément cyanophile, si elle peut être dextrinoïde sur les spores immatures, dont la paroi est encore mince et froissable, ne l'est rigoureusement pas à maturité, ce qui les éloigne des *Gymnopilus* (voir plus loin, II A). Nous n'avons pu déceler d'endospore en photonique chez ces deux *Flavidula*.

Des caractères moins précis que la structure des pigments extractibles, mais également d'ordre chimique, viennent confirmer que les *Gymnopilus* sont proches des *Pholiotées*.

La saveur est amère chez de nombreux *Gymnopilus* (*bellulus*, *liquiritiae*, *penetrans*, *spectabilis*), comme elle l'est chez plusieurs *Pholiotées*.

Le comportement des *Gymnopilus* vis-à-vis d'une lessive de KOH n'est pas différent de celui de nombre de *Pholiotées* ; selon BATAILLE (1948), en présence de ce réactif, la chair rougit puis brunit (*spectabilis*) ou devient de suite brun marron (*sapineus*).

Un léger verdissement en présence de sels de fer a été signalé chez ces deux espèces, comme chez nombre de *Pholiotées*.

Au total, des considérations d'ordres divers, au premier rang desquelles nous plaçons, à cause de leur précision, la connaissance de la structure des pigments extractibles, plaident fortement en faveur de la vieille manière de voir de FRIES, selon laquelle les *Gymnopilus* (ses *Sapinei* typiques) doivent être rapprochés des autres *Flammules*, ce qui signifierait, dans le système de classement que nous adoptons ici, qu'il faudrait placer les *Gymnopilus* dans notre tribu *Pholiotées*, solution que nous hésitons à adopter car elle romprait l'indiscutable homogénéité de cette tribu.

La création d'une tribu indépendante *Gymnopileae*, intermédiaire entre *Pholiotées* et *Tubarieae*, est sans doute la meilleure solution, car elle a en outre l'avantage de séparer quelque peu des autres *Strophariaceae*, le genre *Gymnopilus*, dont les affinités sont plutôt, pour plusieurs auteurs, du côté des *Cortinariaceae*.

## II. RAPPORTS TAXINOMIQUES ENTRE LES GYMNOPILUS ET LES TUBARIEAE.

### A. CARACTERES DE LA PAROI SPORIQUE.

Abondamment bouclés dans toutes les parties de leur carpophore, comme l'a remarqué SINGER dès 1949, les *Gymnopilus* se rapprochent de ceux des *Galerina* qui sont dans le même cas, par de nombreux caractères de leur paroi sporique décolorée par KOH (3 %, à 60° C pendant 3 à 5 heures). Tout d'abord, à maturité, elle est toujours très franchement dextrinoïde, le plus souvent même fortement, et très fortement cyanophile, le plus souvent ultracyanophile.

L'absence de plage lisse aux spores, que SINGER considérait en 1949, dans sa clé des genres de *Cortinariaceae*, comme distinguant les spores des *Gymnopilus* de celles des *Galerina*, n'est certainement pas un caractère différentiel constant entre ces deux genres ; si, chez plusieurs espèces de *Gymnopilus*, nous n'avons pas noté de plage, dans d'autres celle-ci est évidente ; c'est le cas pour *G. liquiritiae*, où la plage, bien que petite, est indiscutable (elle a même été figurée par HORAK, 1968) et pour *G. spectabilis*.

Selon CLÉMENÇON, à qui nous devons un cliché d'électronique par transmission de *G. penetrans*, l'ornementation de la spore des *Gymnopilus* a même origine que celle de la spore des *Galerina* : elle résulte de l'érosion ou de la rupture en mottes d'une épitunica.

Après le traitement potassique indiqué ci-dessus, nous avons noté, en photonique, l'existence d'une ectospore (ou ectopérispore), formant plafond au-dessus des piliers ornementaux chez *G. spectabilis* et *liquiritiae*, ectospore continue ou rompue en lambeaux.

Chez *G. liquiritiae*, la couche aux ornements diminue rapidement d'épaisseur à l'approche du sommet de la spore, et de façon si importante que la microscopie photonique est impuissante à reconnaître son existence à l'extrême sommet (Fig. 107, h). Chez *G. spectabilis*, l'épisporie aussi, est considérablement amincie à l'extrême sommet de la spore.

Nous n'avons pu reconnaître d'endospore chez les espèces microspores que sont *G. bellulus* et *flavus*. Chez *G. penetrans*, le cliché d'électronique de CLÉMENÇON ne montre aucune trace d'endospore ; d'après nos observations en photonique après traitement potassique, il semble effectivement en être ainsi pour nombre de spores de cette espèce ; cependant, sur des spores vides de la même préparation, nous avons noté l'existence d'une endospore. Chez *G. fulgens* et *spectabilis*, l'endospore réfringente est indiscutable, bien que parfois très mince.

Les spores des *G. fulgens*, *penetrans* et *spectabilis* ressemblent à celles de nombre de *Galerina* à hyphes bouclées par le comportement de leur paroi vis-à-vis des bases et des acides ; lorsque, après traitement potassique et observation dans l'ammoniaque, les spores sont transportées dans une solution diluée d'acide acétique, cette paroi gonfle, comprimant alors le contenu de la spore en un fuseau réfringent, d'allure souvent plus ou moins homogène (Fig. 107 h et i). Le gonflement de la paroi à la suite de traitements successifs par l'ammoniaque puis par l'acide acétique peut se produire, même sans traitement potassique préalable ; du moins avons nous vérifié le fait chez *G. spectabilis*.

L'utilisation d'iode (en solution dans l'acide acétique dilué) ou de bleu d'aniline à l'eau, Bleu Coton ou Wasserblau (en solution dans l'acide lactique dilué) permet de constater que, dans les trois espèces citées, sous la couche superficielle aux ornements, la paroi sporique, gonflée par le procédé ammoniac-acétique après traitement potassique, est formée de deux enveloppes :

immédiatement sous la couche aux ornements une mince enveloppe qui, par sa situation, est forcément de nature épisporique, enveloppe qui reste longtemps non colorée, alors que celle qu'elle recouvre devient rapidement brun-rouge par l'iode ou pourpre (métachromatique) par les Bleus.

Chez *G. spectabilis*, nous avons vérifié que la dextrinoïdie de la paroi est très forte, même sur des spores n'ayant pas subi de traitement potassique ; on peut le constater, soit avec l'acide acétique iodé, soit avec le Melzer ; en observant dans le Melzer des spores traitées par l'acide acétique iodé, il est facile de se convaincre que la dextrinoïdie est surtout frappante au niveau de l'enveloppe interne de la paroi, exactement comme chez les *Galerina* ; sur de telles préparations de *G. spectabilis*, on constate de façon particulièrement nette que l'épispore est considérablement amincie à l'extrême sommet de la spore qu'atteint pratiquement le sommet du sac endosporique iodophile.

Si la spore ayant subi le traitement potassique, puis l'observation dans l'ammoniaque, est traitée, non plus par l'acétique iodé, mais par un bleu lactique, on constate parfois que l'enveloppe métachromatique pourpre intense, est séparée du cytoplasme contracté et coloré en bleu, par un espace qui, d'après des observations sur *G. penetrans*, ne paraît pas correspondre à un vide, car il nous a semblé également coloré en pourpre, mais bien plus pâle que le feuillet métachromatique externe ; celui-ci se poursuit clairement dans la paroi du tube apiculaire, où sa coloration est particulièrement intense, certainement parce que le hile est une voie préférentielle de pénétration du colorant.

La fixation du colorant continuant, la spore devient entièrement outremer opaque ; les détails de stratification de la paroi auxquels nous venons de faire allusion ne sont donc sensibles que dans les premiers stades de sa pénétration.

Lorsqu'une spore ayant subi le traitement potassique montre, dans l'ammoniaque, une endospore facilement reconnaissable à sa forte réfringence, il suffit de faire agir sur elle de l'acide acétique pour que l'aspect change. Chez celles des spores de *G. penetrans* qui paraissent vides, l'endospore perd seulement de sa réfringence, mais chez *G. fulgens* et *spectabilis*, elle semble disparaître complètement ; dans la première espèce nous l'avons vue devenir de plus en plus fine avant d'être indiscernable. Un retour au milieu ammoniacal nous a semblé provoquer sa réapparition chez *G. spectabilis* ; du moins avons-nous vu alors une couche rappelant l'endospore par sa situation, mais moins réfringente qu'avant le traitement acétique. Chez *G. fulgens*, le retour au milieu ammoniacal n'a rien fait apparaître qui ressemble à l'endospore vue avant l'action de l'acide acétique ; ce dernier peut donc avoir sur l'endospore une action irréversible.

Chez *G. liquiritiae* et *suberis*, si le contenu de la spore traitée par les bases se contracte encore en présence d'acide acétique, sa contraction est plus faible que chez *G. fulgens*, *penetrans* et *spectabilis* ; le fait que le contenu contracté reste en contact avec la face interne du bouchon apiculaire semble indiquer que l'espace qui paraît vide autour de ce contenu est en fait occupé par une partie de la paroi ayant perdu sa réfringence à la suite du traitement ammoniacocacétique ; en effet nous avons retrouvé ce même contact entre bouchon apiculaire et contenu cytoplasmique contracté à la suite du traitement ammoniacocacétique chez *G. penetrans*, espèce où la contraction cytoplasmique était encore plus forte à cause du gonflement de la paroi (voir plus haut) ; notons qu'à la suite d'un tel traitement nous avons vu, sur quelques spores de *G. liquiritiae* et *suberis*, à la limite du cytoplasme contracté, une pellicule très fine à subtile, en continuité avec le bord de la face interne du bouchon apiculaire ; il

est difficile de dire s'il s'agit d'une endospore rudimentaire ou d'une enveloppe de nature plasmique.

Chez *G. bellulus* et *G. flavus*, les faibles dimensions des spores ne permettent guère d'être affirmatif en ce qui concerne l'architecture de la paroi en microscopie photonique et son comportement lors du traitement ammoniac-acétique; chez *G. flavus*, en passant du milieu ammoniacal au milieu acétique, le contenu de la spore se contracte en une masse elliptique, qui semble distante de la paroi de 0.5  $\mu$ m environ, mais il est difficile de dire si l'espace entre cette masse et la partie réfringente de la paroi est réellement vide ou s'il correspond à une partie interne de celle-ci, dont le gonflement aurait considérablement abaissé l'indice de réfraction; la première hypothèse nous paraît la plus vraisemblable car le bouchon obturant l'appendice apiculaire ne se poursuit pas dans l'espace en question, et ne touche donc pas le contenu plasmique de la spore. Chez *G. bellulus*, le contenu de la spore traitée par les bases ne se contracte que de façon faible, voire douteuse, sous l'action de l'acide acétique, et cette faible contraction ne modifie en rien l'aspect finement granuleux du contenu.

## B. MODE DE VIE.

Pas plus que les *Gymnopilus*, les *Galerina* et les *Naucoria* ne semblent contracter de symbioses ectomycorhiziques avec les racines des plantes ligneuses, et il ne faut pas oublier que si de nombreuses espèces de *Galerina* poussent sur les mousses, certaines, comme *G. marginata*, *camerina* et *triscopa*, peuvent être aussi distinctement lignicoles que maints *Gymnopilus*.

## C. PIGMENTATION.

Alors que les *Gymnopilus* sont particulièrement riches en styrylpyrones et dérivés, aucun pigment de ce type n'a pu être reconnu par GLUCHOFF-FIASSON dans les extraits des 4 espèces de *Tubariaeae* qui ont été analysées à ce point de vue, soit *Galerina camerina*, *graminea*, *sphagnorum* et *Naucoria* (*Tubaria*) *furfuracea*.

Il serait évidemment fort imprudent de tirer de ces trop rares analyses la conclusion que l'absence de tels pigments est une caractéristique générale des *Tubariaeae*. Des coupes de matériel frais de *Naucoria* (*Tubaria*) *autochtona* nous ont d'ailleurs révélé l'existence, dans la chair et dans la trame des lames, de nombreux corps extracellulaires réfringents, jaunes à subincolores et, en outre, dans toute la trame, mais surtout à l'hyménopode, d'une substance jaune déposée sur la paroi des hyphes, substance soluble dans l'ammoniaque avec apparition d'une vague coloration rouge brunâtre très pâle dans l'ensemble de la coupe.

Il ne s'agit sans doute là que d'un cas exceptionnel parmi les *Tubariaeae* car, au cours de l'examen d'innombrables coupes de *Galerina* et *Naucoria* pratiquées sur matériel frais en vue d'investigations d'ordre anatomique, nous n'avons pas noté d'autres cas d'excrétions intercellulaires figurées dans la chair et dans la trame des lames, alors que, comme nous l'avons vu plus haut, de telles excré-tions sont de règle chez les *Gymnopilus*.

Dans cet ordre d'idées, rappelons cependant que chez le champignon que nous avons rapporté à *Galerina pruinatipes* SMITH en 1966, les cystides (dermatocystides comme cystides des lames) excrètent en abondance une substance d'aspect huileux. Ce champignon qui a l'allure d'un *Galerina*, avec son stipe

grêle et son chapeau conique ou campanulé, plus ou moins longuement strié par transparence, et dont les basides sont bisporiques comme celles de nombreuses formes de ce genre, nous paraît être l'espèce que FAVRE a présentée comme nouvelle sous l'étiquette *Gymnopilus laricicola*, et aussi le *Ag. picreus* de FRIES, que son auteur a rangé dans sa section *Sapinei* des *Flammula*; il diffère de la plupart des espèces de cette section par la gracilité de son stipe et le fait que celui-ci est entièrement poudré de blanc (par les cystides).

Dans le but de fixer la position systématique de *Ag. picreus* dans le genre *Galerina* ou dans le genre *Gymnopilus*, une analyse pigmentaire serait la bienvenue. Pour l'instant, nous pouvons seulement dire que, pas plus chez cette espèce que chez les *Tubarieae* authentiques, nous n'avons pu repérer dans l'hyménium de masses pigmentaires cristallisées comparables à celles que présentent nombre de *Gymnopilus* typiques, et sur lesquelles nous avons attiré l'attention.

### III. CONCLUSION.

Par la structure de leurs pigments extractibles, les *Gymnopilus* ne peuvent être distingués d'autres *Flammules* ou de *Pholiotés* de la tribu *Pholioteeae*, alors qu'ils sont fort éloignés des *Dermocybe*.

Si l'absence de chrysocystides et les caractères des spores éloignent les *Gymnopilus* des autres *Flammules* et de *Pholiotés* de la tribu *Pholioteeae*, ils les rapprochent beaucoup des *Tubarieae* du genre *Galerina*. Nous ne possédons à l'heure actuelle aucun caractère permettant de distinguer la paroi sporique de nombre de *Galerina* de celle de plusieurs *Gymnopilus*. Parmi les Ochrosporés le gonflement ammoniacocétique de cette paroi accompagné d'un effacement de l'endospore réfringente et de la compression du protoplasme en un étroit fuseau réfringent sont des caractères que nous n'avons rencontrés que chez des *Galerina* et des *Gymnopilus*; en outre, dans ces deux genres on trouve des espèces dont la paroi sporique est fortement dextrinoïde jusqu'à maturité inclusivement.

Le genre *Gymnopilus* constitue donc un trait d'union entre les *Pholioteeae* et les *Tubarieae*, qui justifie le regroupement de ces deux tribus dans une même famille *Strophariaceae*.

## CREPIDOTEAE Fayod.

### *Crepidotus* (Fries) Staude.

#### I. GENERALITES.

Ce genre d'ochrosporés comprend pour nous toutes les *Crepidoteae* que nous avons récoltées en France. Sa position systématique est discutée.

Par le fait qu'aucun de ses représentants ne présente, chez l'adulte, de stipe central bien développé, le genre *Crepidotus* se distingue de tous les autres genres de *Strophariaceae* de la série *Dermini*.

Personnellement, nous n'avons récolté aucun *Crepidotus* dont le chapeau soit initialement résupiné, c'est-à-dire fixé au support par sa face supérieure dès son origine. Les jeunes primordiums de *C. mollis*, *calolepis*, *applanatus*, *variabilis* et de diverses espèces qui gravitent autour de cette dernière, présentent toujours à l'origine un stipe central, occupant par rapport au chapeau la même situation que celui des *Agaricales* mésopodes. Mais ce stipe cesse bientôt de s'accroître, de sorte qu'il est souvent indistinct chez l'adulte. La résupination secondaire de

plusieurs espèces oblige le stipe à se courber ; ce faisant, le stipe gêne la croissance du chapeau sur un côté de celui-ci, d'où l'aspect échancré-réniforme que présente à sa maturité, le chapeau de *C. variabilis* et espèces voisines.

FRIES a bien noté que *variabilis* présente un stipe court, incurvé, s'oblitérant quand le chapeau se réfléchit, mais il a décrit un *Ag. (Crepidotus) epibryus*, dont il a dit qu'il a tout à fait la structure et le faciès de *variabilis*, et qui, selon lui, en diffère nettement par l'absence de tout rudiment de stipe et par la forme régulièrement cupulaire de son chapeau toujours entier et fixé au support par son sommet, les lamelles convergeant en son centre. Par ces caractères, cet *epibryus* de FRIES est évidemment bien différent de l'*epibryus* au sens de ROMAGNESI et de PILAT. Au *C. epibryus* de FRIES, correspond vraisemblablement le *C. subepibryus* Pilat, que son auteur dit « sessile par un point central ou excentrique et ainsi cupuliforme à scutelliforme » et dont il donne un croquis montrant le caractère entier du chapeau et les lames convergeant vers un point central.

Il semble donc certain qu'à côté de nombreuses espèces qui, à l'état primordial, présentent un stipe inséré sous le chapeau, le genre *Crepidotus* renferme aussi quelques espèces qui ne présentent pas de tel stipe, espèces d'emblée fixées au support par le dessus du chapeau qui, suivant les cas, est (*C. proboscideus*) ou non (*C. epibryus*) étiré en pédoncule.

Il n'en est pas moins vrai que, chez les *Crepidotus* le plus couramment rencontrés en Europe, le primordium présente un stipe disposé par rapport au chapeau comme celui des autres *Strophariaceae*, et que l'allure si particulière de leur carpophore adulte n'est liée qu'au fait que ce stipe cesse très tôt de se développer. L'expérience apprend que cette atrophie du stipe s'est produite dans des ensembles variés. Comme nous l'avons vu, ces champignons originellement classés dans le genre *Crepidotus* à cause de leur stipe atrophié, que sont *byssisedus*, *haustellaris* et *phillipsii* se rattachent respectivement, de façon indiscutable, aux genres *Entoloma*, *Ramicola* et *Psilocybe*, genres dont les représentants typiques ont, chez l'adulte, un stipe central bien développé.

Le genre *Crepidotus* comprend cependant bon nombre d'espèces qui ne se rattachent franchement à aucun genre ayant le stipe central bien développé chez l'adulte. Ces *Crepidotus* proprement dits constituent un ensemble encore assez diversifié.

Les grandes lignes de la classification des *Crepidotus* proposée par SINGER à partir de 1947-1949 et conservée par lui en 1975 peuvent être schématisées dans un tableau à double entrée, comme suit :

	Spores lisses sect. <i>Crepidotus</i>	Spores ornées sect. <i>Echinospori</i>
Hyphes bouclées	subsect. <i>Fidulatinii</i> <i>C. fragilis</i> , etc...	subsect. <i>Porpophorini</i> <i>C. applanatus</i> , <i>variabilis</i> et espèces voisines, etc...
Hyphes non bouclées	subsect. <i>Defibulatinii</i> <i>C. mollis</i> , etc...	subsect. <i>Aporpini</i> <i>C. cinnabarinus</i> , etc...

Même en faisant abstraction des caractères indiqués dans ce tableau, l'ensemble des *Crepidotus* proprement dits apparaît passablement varié. On sait que *C. mollis* est remarquable par la gélification qui se produit au niveau de l'arête

de ses lames et sous la surface du chapeau, qui acquiert ainsi une pellicule élastique, facilement séparable. On sait aussi que si le chapeau des *C. applanatus* et *fragilis* est hygrophane, celui des espèces du groupe de *C. variabilis* (*Dochmiopus* de PATOULLARD) ne l'est absolument pas, le revêtement aranéeux ou tomenteux étant fortement aérifère.

Nous allons maintenant tenter de reconnaître si l'ensemble des *Crepidotus* proprement dits présente des affinités avec d'autres genres.

## II. RAPPORTS TAXINOMIQUES ENTRE LE GENRE CREPIDOTUS ET DES CHAMPIGNONS A SPORES BLANCHES DONT LE CARPOPHORE A MEME FORME GENERALE.

Quelques *Pleurotaceae* ressemblent tellement à des *Crepidotus* du groupe *Dochmiopus* que l'on a du mal à croire qu'il soit bon de les en éloigner. C'est tout particulièrement le cas pour un petit champignon blanc, facilement identifiable à l'absence de boucles et à la forme étroitement allongée de ses spores lisses, qui a pourtant été chargé de multiples noms spécifiques; il s'agit de *Pleurotus pubescens* (Fr.), au sens de SCHROETER, de *P. septicus* (Fr.), au sens de RICKEN, de *P. commixtus* Bres. et de *Ag. (Pleurotus) hypnophilus* Berk.; c'est sous ce dernier nom spécifique que FAYOD en a fait le type de son genre *Pleurotellus*, dont il était le seul représentant connu de lui. Si ce champignon a été classé dans la coupure de *Leucospori Pleurotus* c'est parce que les anciens auteurs n'avaient apparemment pas remarqué que sa sporée est légèrement colorée, comme BRESADOLA l'a noté l'un des premiers; il avait initialement placé son *commixtus* dans le genre *Claudopus* pour cette raison. Dans la « Flore analytique », nous avons indiqué que, si sa sporée déposée sur papier est seulement crème, celle qui, dans la nature, s'est déposée sur le chapeau des carpophores inférieurs d'un groupe, est ocre pâle.

Dans cet ouvrage nous avons cru bon de verser cette espèce dans la section *Dochmiopus* du genre *Crepidotus*, à cause de la teinte de la sporée, mais à cause de la faiblesse de la coloration de celle-ci, nous l'avions considérée comme établissant le passage des *Pleurotes* aux *Crepidotus*; c'est la raison pour laquelle nous avons versé le genre *Crepidotus* dans la famille des *Pleurotacées*, comme PATOULLARD avait, en 1900, classé *Crepidotus* dans sa série des *Pleurotes*. Dès 1948 cette solution paraissait peu heureuse à PILAT, qui faisait remarquer que le genre *Crepidotus* diffère des *Pleurotes*, non seulement par la coloration des spores de toutes ses espèces, mais aussi parce que, dans de nombreux *Crepidotus*, les spores sont ornées, et en outre à cause de la présence générale de cheilocystides dans ce genre.

Nous partageons aujourd'hui cette opinion; non seulement nous retirons *Crepidotus* des *Pleurotaceae*, mais encore nous pensons que ces deux ensembles appartiennent à deux ordres différents: les *Crepidotus* sont des *Agaricales*, au sens étroit où nous prenons ici ce terme; les *Pleurotaceae* sont des *Tricholomatales*. Alors que chez les *Tricholomatales*, la spore est le plus souvent blanche ou blanchâtre en masse et qu'elle ne renferme fréquemment qu'un seul noyau, la spore des *Crepidotus* est le plus souvent franchement colorée en masse, comme celle des *Agaricales* les plus typiques, et binucléée comme celle de la plupart des champignons de cet ordre. Nous avons vérifié que les spores sont binucléées chez *Crepidotus mollis*, *fragilis*, *applanatus*, *amygdalosporus*, *epibryus* (sensu Romagn.), *luteolus*, *cesatii* et *variabilis*, et qu'elles sont également binucléées chez l'espèce à sporée crème qu'est *C. hypnophilus*.

Concernant plus particulièrement les rapports des *Crepidotus* avec les *Pleurotaceae*, on remarque que, si l'on excepte les espèces à spores amyloïdes du genre *Lentinellus*, les *Pleurotaceae* typiques sont pratiquement toutes à spores lisses, alors que, s'il y a des espèces à spores lisses chez les *Crepidotus*, les espèces à spores ornées n'y sont pas rares ; les spores ornées y sont même de règle chez les *Dochmiopus* ; si, dans nombre d'espèces, l'ornementation se réduit à une ponctuation basse, fine à subtile, on en connaît dont la paroi sporique présente des ornements absolument évidents ; en coupe optique la spore de *C. cesatii* est franchement épineuse ; sur la vue de face de la paroi de la spore, les ornements se présentent souvent comme de petites ponctuations à contour arrondi, par exemple chez *C. cesatii*, mais chez *C. epibryus* (sensu Romagn.) ces ornements sont rarement subponctiformes ; la plupart d'entre eux ont l'aspect de mouchetures plus ou moins grossières et à contour plus ou moins irrégulier.

### III. RAPPORTS TAXINOMIQUES ENTRE LES CREPIDOTUS PROPREMENT DITS ET DES CHAMPIGNONS AYANT MEME COULEUR DE SPORES, MAIS DONT LE CARPOPHORE PRESENTE, CHEZ L'ADULTE, UN STIPE CENTRAL BIEN DEVELOPPE.

Selon SINGER, les ornements sporiques des *Crepidotus* sont des verrues, des épines ou de court cylindres inclus dans une couche hyaline (d'où ils saillent ou non) ou recouverts par une couche rendant lisse la surface de la spore ; selon SINGER ce type d'ornementation (son type XI) ne se rencontrerait que rarement chez d'autres ochrosporés que les *Crepidotus*, ce qui justifie à ses yeux, la création d'une famille indépendante *Crepidotaceae*, ayant naturellement pour types les *Crepidotus* proprement dits.

Nous n'avons jamais eu l'impression, en photonique, de rencontrer ce type XI de SINGER dans quelque *Crepidotus* français que ce soit ; mais il est fort probable qu'il existe d'après les rares documents d'électronique que nous possédons à l'heure actuelle ; en effet, chez l'espèce paléotropicale *Crepidotus epicrocinus*, PEGLER et YOUNG ont constaté (1971) que les épines de la spore, légèrement atténuées, sont brusquement tronquées au sommet, et un cliché d'électronique de coupes ultrafines de spores de *Crepidotus applanatus* (CAPELLANO, inédit) montre également une brusque troncature du sommet des verrues. Si, sur les clichés d'électronique de PEGLER et YOUNG d'une part, de CAPELLANO d'autre part, on ne voit pas de périspore résiduelle entre les ornements, ce peut être dû à ce qu'elle disparaît à maturité ou que les techniques employées l'ont détruite ; PEGLER et YOUNG n'ont pas fait de coupes, et le matériel d'herbier utilisé par CAPELLANO avait été regonflé par l'ammoniaque avant l'inclusion.

Peu importe d'ailleurs, car si les ornements des spores de ces espèces n'étaient que des différenciations produites au sein d'une périspore, comme le veut SINGER, ce qui paraît probable vu leur forme, nous aurions affaire à un type d'ornementation nullement caractéristique des *Crepidotus*, car répandu chez les *Gymnopilus*, les *Cortinarius*, etc...

En outre, il ne faut pas oublier que les clichés d'électronique de coupes ultrafines de spores (fixées sur matériel frais) de *Crepidotus cesatii*, que nous devons à PERREAU (1967) et à ANTOINE-BESSON (1972), ont clairement montré que les ornements de la spore de cette espèce, qui ne sont pas tronqués au sommet, sont à nu et non inclus dans une couche hyaline.

En 1949, SINGER a placé le genre mésopode *Tubaria* dans les *Crepidotaceae*, où il l'a toujours laissé depuis. Il l'a fait parce qu'il a rencontré, dans les genres *Crepidotus* et *Tubaria*, à la fois des espèces à spores lisses et des espèces à spores ornées, et que l'ornementation de ces dernières serait du type XI, aussi bien dans les *Tubaria* que dans les *Crepidotus*. Pour ces *Tubaria* à spores ornées selon le type XI, dont il ne connaissait à l'époque que deux espèces exotiques, SINGER avait créé une section *Thermophila*, caractérisée par le fait que les spores sont ponctuées d'épines courtes, qui seraient enfouies, comme le seraient celles des *Crepidotus* échinospores.

En 1975, SINGER verse ses *Thermophila* dans le genre *Melanomphalia*, qu'il transfère dans les *Crepidotaceae* à cause de l'ornementation de ses spores. Ayant étudié un topotype de l'espèce type de ce dernier genre, *M. nigrescens*, HORAK (1968) a en effet écrit que la paroi sporique présente une épispore ponctuée, verruqueuse-épineuse, le plus souvent revêtue d'une périspore jaunâtre hyaline (invisible sur ses dessins pourtant très soignés).

SINGER ne laisse plus ainsi dans les *Tubaria* que des espèces à spores lisses ou montrant rarement une ornementation du type XII, c'est-à-dire une surface irrégulièrement rugueuse-verruqueuse. Dans ces conditions, il est difficile de comprendre pourquoi il a laissé ces *Tubaria* dans les *Crepidotaceae*, ce qui présente à nos yeux le grave inconvénient de masquer d'une façon vraiment excessive les affinités entre les *Tubaria* et les *Floccularia* de la « Flore analytique », affinités que nous exprimons ici en unissant ces deux ensembles en un seul genre *Naucoria*. Alors que SINGER place nos *Floccularia* dans le genre *Phaeomarasmius*, qu'il range dans sa famille *Cortinariaceae*, il place nos *Tubaria* dans la famille *Crepidotaceae*.

A notre avis, le classement effectué par SINGER des *Tubaria* dans les *Crepidotaceae* n'a qu'un seul intérêt, celui d'exprimer l'existence d'une affinité entre les *Crepidotus* et la tribu *Tubarieae* de notre famille *Strophariaceae*, affinité que l'on pourrait aussi bien traduire en versant les *Crepidotus* dans la tribu *Tubarieae*.

Les ressemblances entre les spores des *Crepidotus* et celles des *Tubarieae* du genre *Naucoria*, tel qu'ici conçu (ensemble des *Tubaria* et des *Phaeomarasmius* au sens très élargi de SINGER) sont indéniables.

Dans les deux genres, il n'y a aucune espèce présentant un pore germinatif distinct ; comme l'écrit SINGER, ce n'est qu'occasionnellement que des *Crepidotus* présentent un cal indistinct.

Dans les deux genres on trouve, à la fois des espèces dont la paroi sporique est plus ou moins fortement pigmentée, et des espèces où elle est à la fois très pâle sous le microscope et très mince, facilement froissable.

Enfin, d'après nos observations, ce qui reste de la paroi sporique après décoloration par KOH, offre les mêmes caractères chez les *Crepidotus* et chez les *Naucoria*. Chez les *Crepidotus*, ce reste apparaît généralement simple, même après traitement ammoniac-acétique, qui ne le gonfle pas ; nous n'avons vu une esquisse d'endospore que dans de très rares spores de *C. mollis*. Décolorée par KOH, la paroi de la spore n'est pas dextrinoïde à maturité, mais elle peut l'être nettement chez les spores jeunes, comme nous l'avons vu chez *C. mollis*, *fragilis* et *applanatus* ; elle est alors toujours plus ou moins cyanophile, bien qu'en général peu fortement.

En conclusion, si nous estimons qu'il existe des affinités indéniables entre les coupures *Crepidotus* et *Tubaria*, nous les traduisons par le transfert des

*Crepidotus* dans la famille *Strophariaceae* où nous plaçons les *Tubaria*, et non, comme l'a fait SINGER, par le transfert des *Tubaria* dans la famille *Crepidoteaceae*. Nous estimons prudent de placer les *Crepidotus* dans une tribu *Crepidoteae* des *Strophariaceae*, indépendante de la tribu *Tubarieae* de la même famille.

Si, en 1975, SINGER a placé dans les *Crepidoteaceae* le genre *Simocybe* tel qu'il le conçoit, avec pour espèce type *Ag. centunculus*, genre correspondant exactement à la coupure *Ramicola* telle que circonscrite ici, c'est sans doute parce que l'on trouve dans ce genre, à la fois des espèces à stipe central bien développé (*Ag. centunculus* par exemple), et des espèces à stipe excentré ou rudimentaire, comme *Ag. haustellaris*, que FRIES avait rangé dans ses *Crepidotus*. En effet, les spores des *Ramicola* étant lisses, SINGER ne disposait pas, pour étayer leur transfert dans les *Crepidoteaceae*, des particularités de la surface de la spore qu'il considérait comme particulièrement caractéristiques de cette famille. Avec ROMAGNESI, nous pensons que, par la couleur de leurs spores et par la structure de leur revêtement piléique, les *Ramicola* sont au moins très proches des *Agrocybe*, et ne doivent donc pas être classés dans les *Crepidoteaceae*.

En 1949, SINGER plaçait encore dans ses *Crepidoteaceae*, les champignons mésopodes du genre *Ripartites*, qu'il a transférés avec raison dans les *Tricholomataceae* en 1962, puis, selon nous à tort, dans les *Paxillaceae* en 1975.

Malgré la forte pigmentation de la sporée, *Ripartites* ne peut être rangé dans l'ordre *Agaricales* au sens étroit où nous prenons ici cet ordre, la spore étant uninucléée, comme elle l'est dans la grande majorité des *Tricholomatales* et dans les *Boletales*. L'ornementation de la spore des *Ripartites*, telle que l'a révélée la microscopie électronique par transmission sur coupes ultrafines, est d'ailleurs différente de celle que l'on rencontre couramment chez les *Agaricales sensu stricto*, et également de celle que nous connaissons chez les *Boletales* : les ornements, qui sont à nu, sont des verrues pleines au contour régulièrement arrondi.

## II. LES STROPHARIACEAE AYANT UNE SPOREE DE TYPE COPRINARI, C'EST-A-DIRE NOIRE OU NOIRATRE.

### PANAEOLEAE Fayod (ut subtrib.)

sensu KÜHNER (ut sér. *Panaeolés*), non FAYOD.

Si l'on conçoit le genre *Panaeolus* au sens large, comme nous l'avons fait dans la « Flore analytique » et comme l'a fait OLA'H, à qui nous devons une étude monographique du genre (1969), *Panaeolus* est l'unique genre de la tribu *Panaeoleae*.

### *Panaeolus* (Fr.) Quél.

Ce nom n'a été proposé qu'à partir d'*Epicr.* par FRIES, qui a alors (presque) parfaitement délimité l'ensemble qu'il recouvre. Antérieurement (*Systema*) les *Panaeolus* étaient placés pour la plupart dans une coupure *Coprinarius*, plus précisément dans sa section +, caractérisée par le chapeau légèrement charnu, lisse, et les lames mouchetées de gris ou de noir. La section ++ de *Coprinarius* s'opposait à la précédente par le chapeau membraneux, devenant strié ou fendu ; elle comprenait entre autres *Ag. impatiens*, *hiascens*, *disseminatus*, actuellement placés dans le genre *Coprinus*, et les *Ag. vitellinus* et *titubans*, dont FRIES devait faire plus tard sa coupure *Bolbitius*. Il est curieux que, dans ces conditions, le caractère *spores noires* soit le seul caractère souligné dans la

définition de *Coprinarius*. On comprend que, dans *Epicr.*, FRIES ait éliminé les types ochrosporés des *Coprinarius* ou *Coprinarii*, qui, avec les coupures *Panaeolus* et *Psathyrella*, sont les représentants à spores noires de son énorme genre *Agaricus*.

A notre avis, telle que conçue par FRIES, son auteur, la coupure *Panaeolus* est l'une des plus naturelles de celles qu'il a distinguées dans l'ensemble des Hyménomycètes lamellés. Nous sommes très étonné qu'en 1957, après une étude consciencieuse des espèces britanniques, HORA ait écrit que le genre *Panaeolus* « is probably a mixed bag of species from several different evolutionary lines ». Cette manière de voir ne nous paraît acceptable qu'à condition d'admettre que, genres monospécifiques mis à part, pratiquement tous les genres d'Hyménomycètes lamellés sont aussi des « mixed bags ».

La spore des *Panaeolus* présente toujours un pore germinatif évident. L'endospore est très bien individualisée, tant en photonique après traitement potassique qu'en électronique. En électronique, l'épispore très opaque peut se montrer formée de deux couches emboîtées d'épaisseurs comparables, brutalement délimitées l'une par rapport à l'autre, mais dont les opacités peuvent être si proches que leur individualisation n'est possible que sur de très bonnes photographies (BESSON et KÜHNER, 1972). Décolorée par traitement potassique, la paroi ne gonfle pas remarquablement à la suite d'un traitement ammoniacocétique ; elle se montre fortement cyanophile, voire ultracyanophile, et dextrinoïde en présence d'acide acétique iodé, jusqu'à maturité incluse. La coloration rousse que prend la paroi de la spore est si nette, voire forte, que les spores traitées par l'acide acétique iodé évoquent presque des spores fraîches de *Conocybe*. Chez *P. foeniseii*, la dextrinoïdie est faible ; elle est plus marquée sur les spores immatures.

## I. CLASSIFICATION DES ESPECES DE PANAEOLUS.

### A. CLASSIFICATIONS BASEES SUR LA MORPHOLOGIE EXTERNE.

Comme nous l'avons vu plus haut, à propos des genres *Coprinus* et *Rozites*, KARSTEN a créé plusieurs genres à partir de certaines coupures friésiennes, en se basant uniquement sur des caractères des voiles. En 1879, il n'a pas pu résister à la tentation d'écarteler les *Panaeolus* en plusieurs genres, en se basant sur le même type de caractères.

Ses *Anellaria*, comme *separatus*, ont un anneau sur le stipe ; ses *Chalymmota*, comme *sphinctrinus*, ont un voile marginal ; il était sans doute assez illogique de réduire *Panaeolus* aux espèces absolument dépourvues de voile, puisque l'une des caractéristiques friésiennes de la coupure *Panaeolus* est la marge piléique excédente.

Plus tard (1889), réalisant certainement la difficulté de séparer nettement ses *Chalymmota* de ses *Panaeolus*, KARSTEN a réintégré *Chalymmota* dans les *Panaeolus*, ne maintenant comme genre distinct que *Anellaria*.

En 1909, EARLE se rallie à cette dernière manière de voir, mais, comme il propose *Campanularius* Roussel pour désigner les *Panaeolus* sans anneau, il se trouve conduit à appeler *Panaeolus* les *Anellaria* de KARSTEN.

Il faut reconnaître que, même lorsque le stipe de *separatus* est accidentellement privé d'anneau, une observation attentive permet de reconnaître qu'il y avait initialement un voile sous-tendu ; le stipe n'est en effet pruineux qu'au-dessus de l'insertion de ce voile, alors que chez les autres *Panaeolus*, il est initialement pruineux sur toute sa longueur. C'est pourquoi nous estimons qu'il n'est

pas correct de ranger avec *separatus*, soit *phalaenarum*, comme le faisait FRIES, soit *sepulchralis*, comme le fait SINGER.

FRIES ne tenait aucun compte de la présence ou de l'absence d'un anneau, et d'une façon plus générale d'un voile, dans le sectionnement de sa coupure *Panaeolus*, sectionnement qu'il basait uniquement sur des caractères du chapeau. C'est ainsi que, dans sa première section, il range les espèces dont le revêtement piléique est gélatineux-visqueux, qu'elles soient pourvues (*separatus*) ou non (*phalaenarum*) d'un anneau. Les *Panaeolus* non visqueux sont répartis par FRIES dans trois sections. Il est difficile de saisir les différences qu'il supposait exister entre ses sections 2 et 3. Par contre la quatrième, qui renferme notamment *acuminatus* et *fimicola*, s'oppose à elles par le fait que le chapeau présente une zone marginale ; cette zone n'est que l'expression, à un stade donné de déshydratation, de l'extrême hygrophanéité du chapeau ; en se déshydratant, le chapeau pâlit, ici comme ailleurs, à partir du disque ; la zone marginale reste donc plus longtemps imbue, et par suite plus longtemps sombre.

On peut se demander pourquoi un *Panaeolus* placé en dehors de cette section 4, comme *sphinctrinus* par exemple, ne présente jamais de zone marginale sombre. L'examen microscopique de coupes radiales dans le chapeau de *sphinctrinus* en fournit l'explication. HORA a montré qu'il y a, chez cette espèce, entre la cuticule celluleuse et la chair piléique, une couche sous-cuticulaire d'hyphes grêles  $\times 3-5 \mu\text{m}$ , formant un réseau à larges mailles parallèles à la surface piléique ; il écrit que, dans les sections verticales du chapeau, cette couche s'injecte rapidement d'air qui n'est généralement pas déplacé par un montage des préparations dans l'eau. Nous avons reconnu, vers 1930, l'existence de cette couche très fortement aérifère, même sur des carpophores de *P. sphinctrinus* développés au laboratoire, en atmosphère saturée, et nous avons noté qu'elle tranchait sur la chair piléique entièrement imbue, mais nous pensions et persistons à penser que l'air ne s'injecte pas dans cette couche lors de la confection de la coupe, mais qu'il est présent sur le carpophore intact, auquel celui-ci doit son opacité. Si de l'air pénètre dans la chair piléique à la suite d'une déshydratation, le chapeau pâlit nécessairement puisque la couleur sombre des lames devient insensible sur le chapeau examiné par dessus, mais même si cette déshydratation de la chair commence par le disque et se termine par la marge, on ne verra jamais de limite entre centre déshydraté et marge encore imbue, la couche aérifère hypodermique empêchant de la distinguer.

Ce qui caractérise les espèces du groupe 4 par rapport aux autres *Panaeolus* et notamment à *P. sphinctrinus*, c'est donc que, par temps humide, le chapeau est imbu dans toute son épaisseur ; il n'y a pas de couche aérifère à l'hypoderme, ce qui permet de suivre avec précision la progression de la déshydratation à partir du disque. Lorsque la pigmentation du chapeau n'est pas trop intense, celui-ci est strié par transparence lorsque imbu, au moins vers les bords.

Ceci peut sembler en contradiction avec la diagnose friesienne de *Panaeolus*, qui oppose cette coupure à *Psathyrella*, en se basant en partie sur le fait que le chapeau est strié chez les *Psathyrella* alors qu'il ne l'est pas chez les *Panaeolus*. Il est probable que lorsque FRIES disait le chapeau non strié chez les *Panaeolus*, il pensait non plissé-véliforme ; en effet la coupure *Coprinarius* du *Systema*, caractérisée par les spores noires, était divisée en deux sections, dont la première correspond à la future coupure *Panaeolus*, et dont la seconde ne renferme, en fait de représentants mélanosporés, que ceux des futurs *Psathyrella* dont le chapeau est plissé-véliforme.

(à suivre).