

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

FONDÉE EN 1822

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

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

**TRESORERIE :**

T A R I F

	1979
Abonnement France .....	60 F
Membre scolaire .....	30 F
Abonnement Etranger .....	66 F
Changement d'adresse, inscription ou réintégration en sus .....	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 SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON.

**SOMMAIRE**

VIETTE P. — Noctuelles quadrifides de Madagascar nouvelles ou peu connues, VIII ( <i>Lep. Noctuidae</i> ) .....	6
PERRAULT G.-G. — Le genre <i>Leistus</i> (Froehlig) ( <i>Coleoptera - Carabidae</i> ). I. Le groupe de <i>Leistus angusticollis</i> (Dejean) .....	53
KÜHNER R. — Les grandes lignes de la classification des Agaricales, Plutéales, Tricholo- matales (suite) .....	17

## B. CLASSIFICATIONS FAISANT INTERVENIR LES CARACTERES DES CYSTIDES.

En 1913, BRESADOLA crée un genre *Copelandia* pour les *Panaeolus* pourvus de cystides autres que les poils marginaux. Dans le type de ce genre, que BRESADOLA croyait être *P. papilionaceus*, et qui serait en réalité *Ag. cyanescens* Berk. et Br., ces pleurocystides sont particulièrement évidentes car, d'après l'icône de BRESADOLA et le texte qui l'accompagne, elles sont fusiformes-ventruées, bien plus longues que les basides, à paroi jaune et épaissie ; selon BRESADOLA, leur extrémité cuspidée est d'abord verruculeuse ; la raison en est, comme on l'a montré plus tard, la présence de cristaux apicaux.

D'autres *Panaeolus* présentent des pleurocystides différentes des poils marginaux ; il s'agit de chrysocystides facilement repérables, sur exsiccata regonflés par l'ammoniaque, à la grosse inclusion réfringente qu'elles présentent alors, ou à l'affinité de leur contenu pour le Bleu Coton lactique, bien plus grande que celle du contenu des basides. Sur le vivant, ces cystides échappent si facilement que BRESADOLA, RICKEN et LANGE ont ignoré leur existence.

Si les chrysocystides des *Panaeolus* échappent facilement sur le vivant, c'est parce qu'elles sont alors incolores, à paroi et contenu non remarquables, qu'elles sont souvent peu saillantes et plus ou moins banalement claviformes. Sur le vivant, on les repère surtout parce qu'elles sont fréquemment plus larges que les basides et que leur extrémité est souvent (mais non toujours) appendiculée, souvent brusquement, mais plus ou moins brièvement ; on les repère plus facilement sur les jeunes carpophores qui commencent à sporuler, car elles sont alors plus serrées et plus saillantes ; plus tard, le développement de basides de plus en plus nombreuses les écarte et fait que leur sommet est parfois peu saillant. Sur le vivant, à la place de l'inclusion que montre le matériel sec, il n'y a qu'une vacuole non réfringente, d'ailleurs énorme, réduisant le protoplasme de la partie terminale de la cystide à une mince calotte ; tout au plus avons-nous observé, chez *P. ater*, dans la mince couche pariétale de cytoplasme, des microgranules nombreux, mais écartés, que l'on pourrait facilement prendre pour des incrustations de la paroi cystidiale, tant est mince la couche de protoplasme qui les contient, s'ils n'étaient plus ou moins mobiles.

Grouper dans une même section (*Faciales*) les *Panaeolus* qui présentent des chrysocystides, en les opposant aux espèces qui en sont dépourvues (*Marginales*), comme l'a fait HORA, nous paraît hautement artificiel ; il est évident par exemple, que rapprocher *P. ater* de *semiovatus*, sous prétexte que ces deux espèces présentent des chrysocystides, et l'éloigner de *fimicola* sous prétexte que ce dernier n'en possède pas, ne peut être un moyen d'approcher d'une classification naturelle.

Ne connaissant aucun *Panaeolus* qui possède des pleurocystides cristallifères, à paroi épaissie, nous sommes mal placé pour dire s'il serait plus naturel de réunir dans une même section les *Panaeolus* présentant de telles cystides, mais nous affirmons, sans la moindre hésitation, que de telles espèces ne sauraient être séparées des autres *Panaeolus* dans un genre indépendant *Copelandia*, comme l'a proposé BRESADOLA et comme l'a admis SINGER. Il serait bien plus légitime de séparer dans des genres distincts, les *Inocybe* qui présentent de telles cystides de ceux qui n'en présentent pas.

## II. POSITION SYSTEMATIQUE DU GENRE PANAEOLUS.

Dans sa tribu *Coprinoideae*, FAYOD ne rangeait que les Coprins et les *Panaeolus*. Ce rapprochement lui était apparemment dicté, non seulement par

la couleur noire des spores, mais encore par le fait qu'il indiquait les spores des *Panaeolus* aplaties dorsiventralement en leur milieu, comme celles des *Coprins* qu'il unissait dans un genre *Lentispora* ; de fait, il a groupé *Panaeolus* et *Lentispora* dans une subtribu *Panaeoleae*, laissant les autres *Coprins* dans sa subtribu *Coprinoideae*, ce qui est évidemment inadmissible.

Nombreux ont été les Mycologues qui ont rapproché *Panaeolus* de *Psathyrella*, ne faisant en somme que suivre FRIES qui, dès *Epicr.*, a groupé ces deux coupures dans un ensemble *Coprinarius* qui ne comprenait qu'elles. La raison invoquée par FRIES était la teinte noire de la spore. Cette raison était mauvaise puisque FRIES lui-même a fait remarquer que ses *Psathyrella* ne peuvent être éloignés des *Psathyra* dont les spores sont brunes, à tel point que, dans le *Systema*, il avait classé dans ses *Psathyra* ceux des *Psathyrella* dont le chapeau n'est pas plissé-vélimiforme. Rappelons que QUÉLET versait ces deux ensembles dans son genre *Drosophila*.

R. MAIRE (1933) et R. HEIM (1934) ont placé *Panaeolus* avec *Psathyra* et *Psathyrella* dans une même tribu *Coprineae*. ROMAGNESI (1936) a rangé *Panaeolus* dans la même série des *Scotospores* que les *Drosophila*. L'auteur qui a été le plus loin dans de tels rapprochements est A. H. SMITH, qui a été (1973) jusqu'à verser *Panaeolus foenicisecii* dans les *Psathyrella*.

Si, depuis 1936, SINGER a toujours placé dans la même famille *Coprinaceae* les *Panaeolus* et les *Psathyrella*, il a toujours isolé les *Panaeolus* dans une sous-famille *Panaeoloideae*, ne comprenant qu'eux.

Depuis 1934, les idées de R. HEIM, concernant la position taxinomique des *Panaeolus*, ont sensiblement évolué ; en effet, en 1957, il propose de transférer ce genre dans les *Strophariaceae*. Il a été suivi par ROMAGNESI, à partir de 1962, et par OLA'H, à qui nous devons une révision monographique du genre *Panaeolus* (1969).

Dans la « Flore analytique » nous avons placé les *Panaeolus* à côté de nos actuelles *Bolbitieae*.

Dans ce qui suit, nous allons discuter ces diverses manières de voir.

#### A. PANAEOLUS ET PHOLIOTEAE.

En ne se basant apparemment que sur l'allure générale des carpophores, plusieurs auteurs ont rapproché dans un même genre, des *Panaeolus* et des *Pholiotae*. C'est ainsi que SCHROETER (1889) puis J. E. LANGE (1936) ont transféré *Ag. semilanceatus*, des *Psilocybe* dans les *Panaeolus*, sans expliquer pourquoi. SCHROETER (1889), FAYOD (1889), puis LANGE (1936) ont rapproché *Ag. (Panaeolus) semiovatus* et *Ag. (Stropharia) semiglobatus* dans un même genre : *Anellaria* pour le premier de ces auteurs, *Stropharia* pour les deux autres. Toutes ces ressemblances nous paraissent très superficielles et si, par exemple, *Panaeolus semiovatus* rappelle *Stropharia semiglobata* par l'habitat, l'allure générale du carpophore et la viscosité du chapeau, il y a entre ces deux espèces des différences considérables ; il est par exemple facile de voir que le revêtement piléique visqueux du *Stropharia* n'est qu'une partie du voile universel, qui se poursuit sur le stipe en conservant son caractère très visqueux ; rien de comparable chez le *Panaeolus*, son revêtement piléique visqueux étant brutalement distinct du revêtement pédiculaire qui, sous l'anneau, est fibrilleux et sec.

Le microscope révèle d'autres différences. Qu'il suffise de rappeler que, chez les *Panaeolus*, les spores sont noires sous le microscope et que le revêtement piléique est celluleux, ce qui n'est le cas pour aucune *Pholiotae*, ce qui n'est

notamment pas le cas pour *Stropharia semiglobata*, *Psilocybe semilanceata* et les *Psilocybe* de la section *Caerulescentes*.

Les pleurocystides cristallifères, à paroi épaisse, des *Panaeolus* dits *Copelandia*, ressemblent beaucoup à celles des *Inocybe* ; leur paroi peut même être franchement jaune, comme il n'est pas rare qu'elle le soit dans divers *Inocybe*. Il semble évident que de telles similitudes au niveau des cystides ne sont pas l'expression d'une affinité étroite entre les genres *Panaeolus* et *Inocybe*. Aussi est-il permis de se demander si la présence, chez certains *Panaeolus*, de chrysocystides tout à fait semblables à celles de nombre de *Strophariaceae* peut être considérée comme un argument de poids en faveur d'une incorporation du genre *Panaeolus* à la famille *Strophariaceae*, comme on l'a parfois prétendu.

Quoi qu'il en soit, il est regrettable que l'on ne sache rien des constituants chimiques qui communiquent à la vacuole des chrysocystides les caractères différentiels de celles-ci.

On est beaucoup mieux renseigné sur d'autres constituants (Fig. 109) rencontrés, à la fois chez des *Panaeolus* et chez des *Strophariaceae* à spores non noires, et notamment sur les substances auxquelles plusieurs espèces doivent de bleuir. En Europe, les champignons bleuissants en question sont peu nombreux ; ce sont 2 *Psilocybe*, *P. cyanescens* et la var. *caerulescens* de *P. semilanceata*. Mais, hors de nos régions, on connaît un nombre élevé de *Psilocybe* bleuissants, pour lesquels SINGER a créé en 1948, une section *Caerulescentes*, et l'on connaît aussi plusieurs *Panaeolus* bleuissants.

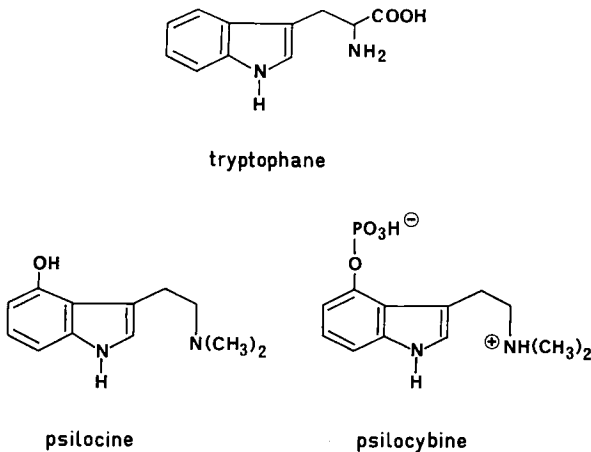


Fig. 109.

En haut : structure d'un acide aminé universellement répandu dans le monde vivant. L'ensemble des deux cycles de cet acide aminé constitue le noyau indol, qui est à la base des deux composés psychotropes des *Psilocybe*.

En bas : structures de deux des composés caractéristiques des *Psilocybe* hallucinogènes.

On sait que plusieurs *Psilocybe* de la section *Caerulescentes* ont été utilisés comme drogues hallucinogènes par les indigènes du Mexique et du Guatemala. SINGER l'a indiqué pour une espèce dès 1949, et les recherches effectuées de 1957 à 1960 par SINGER, R. HEIM, V. P. et R. G. WASSON ont considérablement étendu la gamme des espèces hallucinogènes de *Psilocybe*.

Grâce aux recherches d'une équipe de chimistes des Laboratoires SANDOZ de Bâle (Suisse), l'une des substances responsables des propriétés psychotropes de ces espèces a été isolée et sa structure a pu être déterminée ; on l'a appelée *psilocybine*. En même temps que la *psilocybine*, a été isolée une substance de structure voisine, que l'on a dénommée *psilocine* (Fig. 109). Selon TYLER, c'est l'oxydation de la *psilocine* qui conduit à la production d'un pigment bleu. Ainsi, les recherches biochimiques ont confirmé le bien-fondé d'une hypothèse émise en 1958 par SINGER et SMITH, selon laquelle il y a une relation entre les propriétés hallucinogènes et le bleuissement.

Concernant la recherche des affinités du genre *Panaeolus*, il est intéressant de noter que *psilocybine* et *psilocine* ont été retrouvées chez divers *Panaeolus*, même non bleuissants, comme l'ont montré tout d'abord R. HEIM et A. HOFMANN (1958), qui ont extrait de la *psilocybine* d'une souche de *Panaeolus sphinctrinus*.

OLA'H (1969) a recherché systématiquement la *psilocybine* et la *psilocine* dans de nombreuses espèces de *Panaeolus*, et ceci, tant dans les carpophores sauvages ou de culture que dans les mycéliums en culture.

*Psilocybine* et *psilocine* semblent se rencontrer constamment chez les *Panaeolus* bleuissants dont les cystides ont la paroi très épaisse, tant dans le mycélium en culture que dans les carpophores sauvages obtenus en culture.

Pour les *Panaeolus* non bleuissants, les résultats de OLA'H sont plus variés. La *psilocine* a été retrouvée dans le mycélium et les carpophores de *P. ater* et de *P. castaneifolius*, la *psilocybine* dans le mycélium et les carpophores de la première espèce, seulement dans le mycélium de la seconde. Par contre il n'a pu être décelé de *psilocybine* ni de *psilocine* chez *P. acuminatus*, *campanulatus*, *retirugis*, *semiovatus*. Ces données ne doivent être utilisées qu'avec beaucoup de prudence car, pour plusieurs *Panaeolus*, les résultats des analyses ont été positifs ou négatifs selon les récoltes ; ainsi pour les *P. fimicola*, *subbalteatus*, *sphinctrinus*. Dans ces conditions, les résultats négatifs obtenus pour les *P. acuminatus*, *campanulatus*, *retirugis*, *semiovatus* doivent être interprétés avec d'autant plus de prudence que moins de souches ont été étudiées ; si 10 souches de *P. campanulatus* ont été analysées, une seule souche de *P. semiovatus* l'a été.

La présence de *psilocybine* et de *psilocine* dans divers *Panaeolus* et dans divers *Psilocybe* ne saurait être considérée comme un argument suffisant pour verser les *Panaeolus* dans la même tribu *Pholioteae* que les *Psilocybe*.

Sachant que *psilocybine* et *psilocine* sont deux composés construits sur le noyau indol, on pouvait émettre des doutes sur leur intérêt chimiotaxinomique, car on sait que le noyau indol se retrouve chez tous les êtres vivants, dans l'acide aminé tryptophane (Fig. 109).

SINGER, qui rappelle que la *psilocybine* a été trouvée chez des champignons de genres bien différents, tels que *Gymnopilus purpuratus* et *Conocybe cyanopoda*, en conclut (1975) que la *psilocybine* peut se rencontrer dans toutes sortes de familles de Chromosporés. Cette conclusion n'est toutefois valable que si l'on admet que tous les genres que nous venons de citer appartiennent à des familles différentes, ce qui est effectivement le cas dans la classification de SINGER, qui range les *Panaeolus* dans les *Coprinaceae*, les *Psilocybe* dans les *Strophariaceae*, les *Gymnopilus* dans les *Cortinariaceae* et les *Conocybe* dans les *Bolbitiaceae*.

Nous devons cependant reconnaître que tous les genres cités plus haut comme renfermant des espèces bleuissantes et (ou) produisant *psilocybine* et (ou) *psilocine* se trouvent dans la même famille *Strophariaceae*, telle que nous l'avons délimitée ici, en nous basant sur des caractères différents.

## B. PANAEOLUS ET PSATHYRELLA.

Pour FRIES, les lames papilionacées des *Panaeolus* distinguent ce genre de *Psathyrella*. Si, comme on le fait souvent aujourd'hui, l'on prend *Psathyrella* dans un sens correspondant exactement à *Drosophila* tel que conçu dans la « Flore analytique », cette distinction perd quelque peu de sa valeur différentielle. Chacun sait que les lames des espèces du sous-genre *Lacrymaria* sont distinctement papilionacées, ce qui est frappant parce que les spores sont ici à peu près aussi noires que celles des *Panaeolus* ; « lam. fusconebulosis » écrivait FRIES à propos de *Ag. velutinus*, qu'il subordonnait à *Ag. lacrymabundus*. D'après nos observations, *Psathyrella spadicea*, qui appartient à un sous-genre différent, a également les lames nuageuses, mais ce caractère échappe plus facilement lors d'examen quelque peu superficiels, à cause de la pâleur des spores mûres.

Puisque l'on a comparé, à juste titre, les chrysocystides de divers *Panaeolus* à celles de diverses *Pholiotae*, on ne peut s'empêcher de comparer les cystides cristallifères, à paroi épaisse, des *Panaeolus* dits *Copelandia*, à celles de *Psathyrella spadicea*, qui présentent ces mêmes caractères.

FAYOD a montré que le revêtement piléique a une structure celluleuse, à la fois chez les *Panaeolus* et chez tous les membres de sa tribu *Psathyreae* (= *Pratellés*), qui correspond sensiblement au genre *Psathyrella* pris dans son sens le plus large.

Ayant étudié en détail la structure de ces revêtements cellulieux, nous sommes en mesure de relever des ressemblances et des différences à cet égard entre *Panaeolus* et *Psathyrella*.

Commençons par les ressemblances. Dès 1900, GODFRIN, ayant étudié des coupes perpendiculaires à la surface du chapeau de divers *Panaeolus*, a reconnu que leur revêtement cellulieux comprend deux sortes de cellules vésiculeuses : les unes polygonales, formant un pseudo-parenchyme, les autres dressées, claviformes ou piriformes ; l'extrémité libre de ces dernières saillit au-dessus du pseudoparenchyme, de sorte que si l'on observe le revêtement piléique par dessus, on voit, pour une mise au point correspondant à l'extrême surface, la partie supérieure des cellules dressées, et seulement pour une mise au point un peu différente, le pseudoparenchyme, qui, d'après nos observations, est souvent réduit à une couche de cellules. L'observation du revêtement piléique dans ces conditions, montre que, si les cellules du pseudoparenchyme sont plus ou moins polygonales par compression mutuelle, les cellules dressées sont toujours parfaitement circulaires en section transversale ; ceci tient au fait qu'elles ne se touchent que çà et là et qu'elles ne se compriment donc pas mutuellement ; leur ensemble, vu par dessus, est donc plus ou moins ouvert.

Si le Lecteur se reporte à ce que nous avons écrit plus haut (famille *Coprinaeae*) de la cuticule piléique des *Psathyrella*, il verra que ce que nous venons de dire de la cuticule celluleuse des *Panaeolus* s'applique exactement à la plupart des *Psathyrella* ; dans ces deux genres, cette cuticule n'est donc pas typiquement hyméniforme ; elle montre seulement une tendance à la réalisation d'une telle structure, qui se manifeste par la présence de cellules piriformes ou claviformes dressées ; mais celles-ci ne forment pas, à elles seules, la totalité du revêtement cellulieux.

Entre le revêtement piléique des *Panaeolus* et celui des *Psathyrella*, du moins de la plupart d'entre eux, existe cependant une différence frappante.

On trouve habituellement, dans le revêtement piléique des *Panaeolus*, des poils qui ressemblent à leurs poils marginaux et pédonculaires, poils qui semblent

avoir échappé à GODFRIN. OLA'H (1969) a eu le mérite de montrer que leur présence est très générale dans le genre. Les poils piléiques ressemblent aux poils marginaux et pédiculaires, non seulement par leur forme (Fig. 110), mais encore par leur fonction, et sont donc homologues de ceux-ci : ce sont des poils excréteurs d'eau liquide. FRIES et QUÉLET avaient incidemment indiqué le larmolement du stipe et (ou) de l'arête des lames ; d'après nos observations, c'est un phénomène général dans le genre et, occasionnellement, on peut également observer des pleurs dans la zone marginale du chapeau, où OLA'H prétend que les poils sont plus nombreux que dans la région discale.

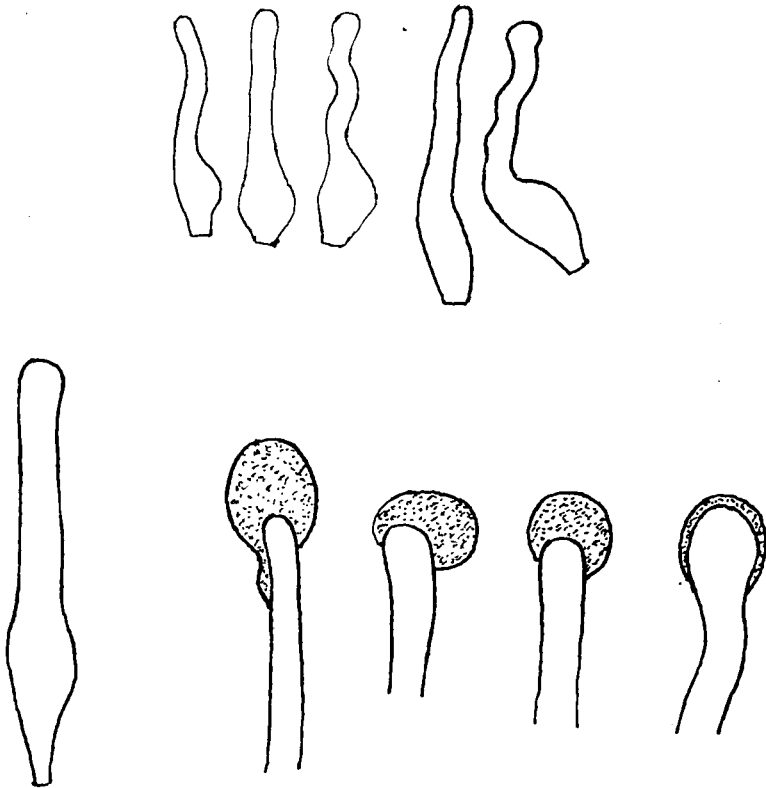


Fig. 110. — Poils des *Panaeolus*.

En haut : poils de la marge des lames.

En bas : poils du revêtement piléique. A gauche, un poil entier ; à droite, extrémité libre de poils, montrant la calotte de mucilage (en pointillé) qui la coiffe.

Dans la plupart des *Psathyrella*, le revêtement piléique est dépourvu de poils et le stipe n'est pas poudré de cystides sur toute sa longueur, alors que c'est généralement le cas chez les *Panaeolus*.

Chez les *Panaeolus*, la forme des basides varie passablement, sans doute suivant l'âge des carpophores : dans certains cas, nous avons observé des basides claviformes ou piriformes, comme celles des *Psathyrella*, mais dans d'autres le corps de la baside nous est apparu plus ou moins cylindracé, au moins dans sa partie supérieure, comme chez plusieurs *Pholiota* (Fig. 111).

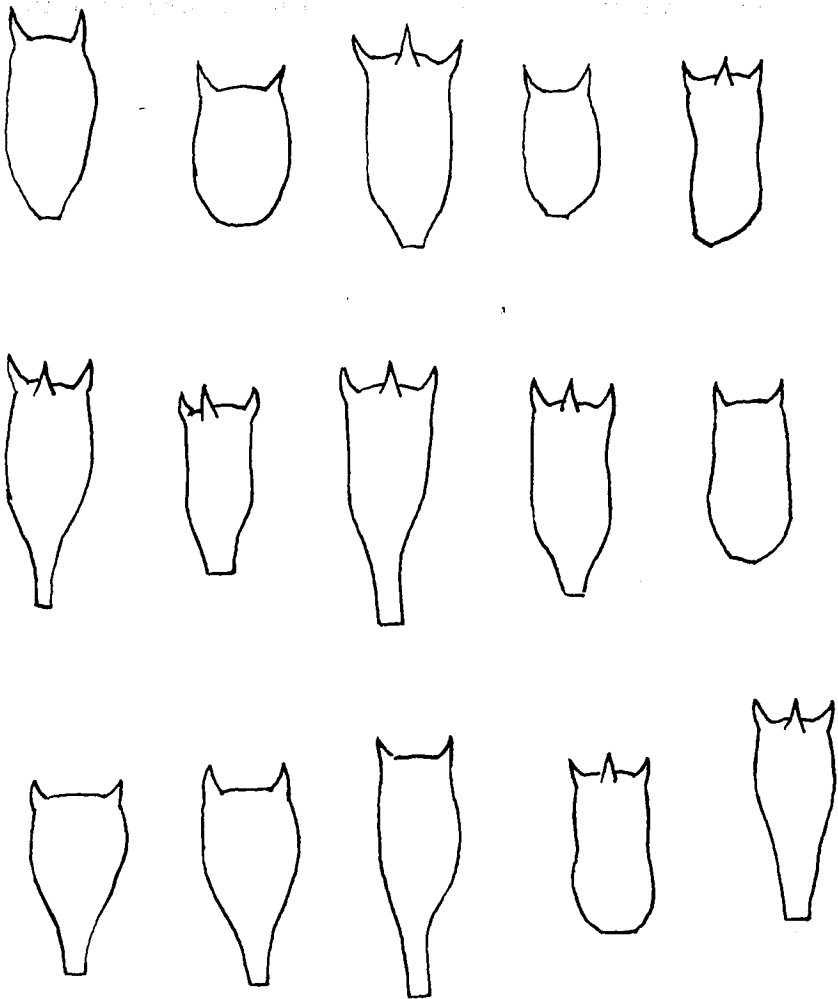


Fig. 111. — Différentes formes de basides dans le genre *Panaeolus*.

### C. PANAEOLUS ET COPRINUS.

On sait que les Coprins de la section *Setulosi* ont, comme les *Panaeolus*, un revêtement piléique celluleux, et que ces champignons présentent, dans leurs revêtements piléique et pédiculaire, des poils auxquels la section doit son nom, et qui sont également excréteurs d'eau. Mais ces *Setulosi* sont fort différents des *Panaeolus* par leur chapeau véliiforme, plissé-sillonné, comme par leurs lames non papilionacées.

Les ressemblances que nous avons relevées entre *Panaeolus* et *Coprinaceae* ne doivent cependant pas faire oublier qu'il subsiste une différence fondamentale entre ces deux ensembles, à savoir un caractère de la pigmentation de la spore. Comme nous l'avons montré (1929), la pigmentation de la spore des *Panaeolus* est remarquablement résistante à l'acide sulfurique, alors que celle des *Psathyrella* s'altère très rapidement sous l'action de ce réactif, ce qui se

manifeste par un virage de la couleur noire ou brune vers des teintes pourprées ou ardoisées.

La tonalité pigmentaire de la spore des *Panaeolus* ne semble d'ailleurs pas la même que celle de la spore des *Coprinaceae* ; cette différence de tonalité n'est sans doute pas appréciable sur sporée, en raison de la couleur très sombre de celle-ci, mais elle peut être sensible sous le microscope ; sur de nombreux *Panaeolus*, nous avons remarqué qu'à un stade déterminé de la maturation de la spore, la teinte bistre de la paroi est mêlée d'olive, ce que QUÉLET puis RICKEN avaient incidemment noté ; chez les *Coprinaceae* authentiques, nous n'avons jamais remarqué de tonalités tirant sur l'olivâtre. Dans de nombreuses espèces de *Panaeolus*, nous avons noté qu'avant d'être noires, les lames prennent passagèrement une teinte gris-olive ou bistre-olive, cette tonalité passagère, qui n'a été notée qu'incidemment par QUÉLET et par BRESADOLA, est sans doute due à la teinte bistre-olive de la paroi des spores mûres ou pas tout à fait mûres.

#### D. PANAEOLOUS ET BOLBITIEAE.

Rappelons d'abord que, chez plusieurs *Agrocybe* (*A. firma*, *temulenta*, *vervacti*) et chez divers *Conocybe*, on trouve, dans le revêtement piléique, des poils semblables aux poils marginaux des lames, tout comme chez les *Panaeolus*. *Conocybe pygmaeoaffinis* est dans ce cas ; il présente sur le pied, le chapeau et l'arête des lames, des poils comparables les uns avec les autres, non seulement par leur forme, mais encore par leur fonction excrétrice. Lorsque l'humidité relative de l'atmosphère est élevée, *C. pygmaeoaffinis* est tout perlé de gouttes d'eau limpides sur le stipe, la surface du chapeau et l'arête des lames. Cette excrétion d'eau par les poils fait encore penser aux *Panaeolus*. Il est inutile d'insister sur le fait que le sommet du stipe y est aussi souvent strié-silloné que chez les *Panaeolus* ; il l'est aussi chez divers *Agrocybe* et, chez *erebia*, nous avons noté que chaque sillon se trouve sur le prolongement d'une grande lame, comme chez les *Panaeolus*.

Rappelons encore que l'on trouve, tant parmi les *Agrocybe* que parmi les *Panaeolus*, à côté d'espèces à stipe exannulé, poudré de poils sur toute sa longueur, des espèces à stipe pourvu d'un anneau et pruineux au sommet seulement, que l'anneau de *Agrocybe paludosa* ressemble de façon étrange à celui de *P. semiovatus*, que, selon REIJNDERS, il a exactement même origine chez *P. semiovatus* que chez *Agrocybe praecox* (très proche de *Agrocybe paludosa*), que c'est un anneau très mince, à la constitution duquel ne participe (pratiquement) qu'un voile partiel.

Rappelons enfin que les lames sont distinctement nuageuses chez divers *Agrocybe* (*A. praecox* et *aegerita* par exemple).

Alors que *Coprinus* et *Psathyrella* forment un ensemble naturel, facile à définir par les caractères de la pigmentation des spores, on ne saurait en dire autant des types rassemblés dans la tribu *Bolbitieae*. Déjà, par la couleur de leurs spores, les *Agrocybe* (*Phaeoti*) s'écartent très sensiblement de l'ensemble *Bolbitius* + *Conocybe* (*Eudermi*). C'est pourquoi, dans la « Flore analytique », nous avons estimé qu'il y avait moins d'inconvénient à placer *Panaeolus* avec nos actuelles *Bolbitieae* qu'à l'insérer dans la famille *Coprinaceae*, dont il romprait le caractère naturel.

#### E. CONCLUSION.

Nous sommes aujourd'hui convaincu de l'affinité des *Panaeolus* avec les *Pholiotae*. En versant ici, dans la famille *Strophariaceae*, tous les champignons

à revêtement piléique celluleux qui constituaient les *Bolbitiées* de la « Flore analytique », c'est-à-dire les *Bolbitiaceae* de SINGER, plus les *Panaeolus*, nous ne masquons plus l'affinité de ces derniers avec les *Pholioteae*, et nous voulons montrer, une fois de plus, qu'il nous paraît actuellement excessif d'utiliser la structure celluleuse du revêtement piléique pour caractériser une famille. Comme le Lecteur aura pu le constater, nous n'utilisons ici ce caractère que pour définir des tribus.

### III. POSITION SYSTEMATIQUE DE AG. FOENISECII.

FRIES, qui plaçait ce champignon en queue de sa section *Rigidi* des *Psilocybe*, disait déjà de lui dans *Epicr.* : « non ex grege naturali praec., sed e A. papilionacei... lamellis sporidisque umbrinus diversus » et, dans *Monogr.*, : « Tota indole a praecedentibus remotus ; habitus prorsus *Panaeoli*, sed lamellae haud variegatae, sporaе umbrinae ». « Lamellae haud variegatae » constitue une inexactitude notoire, qui n'a été rectifiée, ni par QUÉLET, ni par SCHROETER. RICKEN précise par contre « L. gescheckt, braun bunt ». *Ag. foeniseicii* se rapproche encore des *Panaeolus* les plus typiques par son stipe entièrement pruineux ; dans *Monogr.*, si FRIES en dit le stipe nu (ce qu'il aggrave dans *Hym. Eur.* en écrivant que le pied est glabre comme le chapeau), il ajoute : « Stipes... primitus... albolpulverulentus, subpubescens ».

C'est évidemment par erreur que DENNIS, ORTON et HORA (1960) ont attribué à SCHROETER le transfert de *Ag. foeniseicii* dans le genre *Panaeolus*. En 1889, SCHROETER a bien placé cette espèce dans un groupe *Panaeolus*, mais ce dernier n'était considéré que comme sous-genre du genre *Coprinarius* ; au reste, ce sous-genre ne comprenait pas certains des *Panaeolus* parmi les plus typiques, comme *campanulatus* et *papilionaceus*, rangés dans un genre *Chalymmota*, et comprenait par contre plusieurs espèces qui n'ont guère de rapports avec les vrais *Panaeolus*, comme par exemple les *Ag. ericaeus* et *semilanceatus*.

FAYOD (1889) a placé dans deux tribus différentes le *Ag. foeniseicii* (*Psathyrae*) et les *Panaeolus* (*Coprinoideae*). *Ag. foeniseicii* présente la cuticule celluleuse qui caractérise ces deux tribus, mais sa cuticule est exactement celle des *Panaeolus* typiques, non seulement parce qu'elle est constituée par un mélange de cellules globuleuses et de cellules piriformes (R. MAIRE, 1933), mais encore parce qu'elle présente des poils (OLA'H, 1969).

En 1929, nous avons fait remarquer que, par sa grande résistance à l'acide sulfurique, la pigmentation sporale de *foeniseicii* est tout à fait comparable à celle des *Panaeolus*, et que ce caractère empêche de placer cette espèce avec les membres typiques de la tribu *Psathyrae* de FAYOD. Dès 1926, nous disions être « porté à considérer comme *Panaeolus* le *Psilocybe foeniseicii* ». Nous pensons que A. H. SMITH commet une erreur grossière en plaçant, tout récemment encore (1973), *foeniseicii* dans les *Psathyrella*.

OLA'H a d'ailleurs montré que *Ag. foeniseicii* produit de la psilocybine et (ou) de la psilocine, comme bien d'authentiques *Panaeolus* ; sur les carpophores sauvages de 4 récoltes nord-américaines, la psilocybine n'a été décelée que pour 2 récoltes, la psilocine pour 3 ; pour un lot de carpophores sauvages d'Europe, le résultat a été négatif pour la psilocybine, positif pour la psilocine.

En 1889, SCHROETER note que *foeniseicii* s'écarte des espèces ayant une couleur de spores similaire par ses spores ponctuées-rugueuses. FAYOD a laissé l'espèce dans la coupure *Psilocybe*, où FRIES l'avait classée, mais en ne plaçant dans ce genre que des espèces à spores rugueuses ; une telle manière de faire est

inadmissible, puisque *FRIES* plaçait *foeniseeii* en dehors de la section *Tenaces* de cette coupure, qui en est la section typique d'après la définition de *Psilocybe* dans *Systema* (chapeau souvent visqueux, etc...). R. MAIRE a créé, en 1933, pour *foeniseeii*, un genre **Panaeolina**, dont il dit qu'il ne diffère de *Panaeolus* que par les spores brunes et verruqueuses. Nous pensons que ce genre ne peut être conservé, parce que *foeniseeii* est relié aux *Panaeolus* typiques par *Panaeolus castaneifolius*, dont l'ornementation sporale, nette sur matériel sec, peut échapper sur le vivant et parce que, d'après nos observations, les spores de *Panaeolus ater* ne sont pas toujours absolument dépourvues d'ornementation. Pour nous, il est clair que ces trois espèces doivent être rangées dans la dernière des sections friésiennes de *Panaeolus*, la section caractérisée par l'absence de voile marginal au chapeau, qui est typiquement hygrophane.

Il nous est difficile de comprendre que *SINGER*, qui, malgré leurs spores verruqueuses, a classé les *Lacrymaria* dans le genre *Psathyrella*, ait accepté de séparer génériquement les *Panaeolina* des *Panaeolus*.

### III. LES STROPHARIACEAE AUX POINTS DE VUE ONTOGENETIQUE ET PHYLOGENETIQUE.

#### A. DEVELOPPEMENT DU CARPOPHORE DES STROPHARIACEAE.

Nous résumons dans ce qui suit la documentation due à *REIJNDERS*, ou rassemblée par lui dans son mémoire classique de 1963. Pour la commodité de l'exposé, nous classons les genres de *Strophariaceae* d'après la structure du revêtement piléique.

##### 1°. STROPHARIACEAE A REVETEMENT PILEIQUE NON CELLULEUX.

###### a. ORDRE D'APPARITION DES DIFFERENTES PARTIES DU CARPOPHORE.

Chez les 2 *Galerina* et les 2 *Gymnopilus* étudiés, le stipe serait la première partie du carpophore à être reconnaissable (espèces stipitocarpes). Chez les *Pholioteae* ochrosporées (*Pholiota* et *Flammula*), les espèces stipitocarpes semblent plus rares ; il est fréquent que les premières parties du carpophore à être reconnaissables soient le stipe et le chapeau, qui apparaissent en même temps (espèces piléostipitocarpes). Chez les *Pholioteae* ianthinosporées, les espèces piléostipitocarpes ne sont pas rares, mais les espèces chez lesquelles l'hyménophore est l'une des premières parties à s'ébaucher ne le sont pas non plus, soit que l'hyménophore s'ébauche en même temps que le chapeau et le stipe (espèces isocarpes), soit qu'il s'ébauche avant eux (espèces hyménocarpes) ; l'hyménocarpie a été reconnue chez des *Stropharia* (*semiglobata*) et des *Psilocybe* (*coprophila*, *crobula*).

###### b. DEVELOPPEMENT DE L'HYMENOPHORE.

Dans toutes les *Strophariaceae* à revêtement piléique non cellulaire, les lames se forment par plissement d'une zone annulaire continue (type lév'hyménien).

###### c. LES TYPES D'ANGIOCARPIE.

Selon *REIJNDERS*, les *Strophariaceae* à revêtement piléique non cellulaire sont le plus souvent mono- ou bivélangiocarpes ; cet auteur signale la monovélangiocarpie chez plusieurs *Psilocybe*, un *Gymnopilus* (*sapineus*) et chez les deux *Galerina* étudiés ; ces deux derniers ont un voile particulièrement développé, puisqu'il s'agit de *G. paludosa* et de l'espèce à anneau membraneux qu'est *G. unicolor*. La bivélangiocarpie est répandue chez les *Pholioteae* ; elle y a été

rencontrée chez des espèces appartenant à tous les genres de la tribu, qu'ils soient ianthiosporés ou ochrosporés ; elle est particulièrement répandue dans les genres *Pholiota*, *Flammula*, *Stropharia* et *Hypholoma*.

2°. STROPHARIACEAE A REVETEMENT PILEIQUE CELLULEUX-COHERENT (BOLBITIEAE ET PANAEOLEAE).

a. ORDRE D'APPARITION DES TROIS GRANDES PARTIES DU CARPOPHORE.

REIJNDERS a bien reconnu que la différenciation caractéristique du revêtement piléique des *Bolbitieae* et des *Panaeolus* est précoce, mais il aime « mieux ne pas considérer la différenciation du derme comme un indice de développement du pileus ». Selon lui, « Pour distinguer la première ébauche du pileus nous disposons... de deux données : 1° la formation distincte de la marge piléique et 2° la croissance intercalaire dans la trame piléique ».

Selon REIJNDERS, les *Bolbitieae* et les *Panaeoleae* sont presque toutes hyménocarpes, c'est-à-dire que l'hyménophore, toujours profondément endogène, ébauche sa différenciation avant les autres parties du carpophore, et notamment avant la marge piléique.

b. DEVELOPPEMENT DE L'HYMENOPHORE.

Selon REIJNDERS, si les lames des *Ramicola* et *Agrocybe* se forment par plissement d'une surface annulaire continue (type *lévhyménien*), il n'en est pas de même chez les *Conocybe*, *Bolbitius* et *Pluteolus*, qui seraient *rupthyméniens* ; les *Panaeolus* seraient *lévhyméniens* ou *rupthyméniens* suivant les espèces. REIJNDERS pense que la fréquence du type *rupthyménien* dans la famille s'explique par le fait que les primordiums de ces champignons, étant longtemps courts et trapus (ovales ou ronds), l'arête des lames se presse bientôt contre la surface du stipe.

c. LES TYPES D'ANGIOCARPIE.

On sait que, dans chacun des genres *Agrocybe*, *Conocybe* et *Panaeolus* pris au sens large, on trouve des espèces sans anneau, dont le stipe est entièrement pruneux, et des espèces pourvues d'un anneau sur le stipe, qui n'est pruneux qu'au dessus.

Il est certain que, contrairement à nombre de *Coprinaceae*, les *Strophariaceae* à revêtement piléique celluleux-cohérent ne montrent pas, à la surface de leur chapeau, de restes sensibles à l'œil nu ou à la loupe d'un voile universel.

REIJNDERS, qui n'a pu déceler de voile universel dans l'ensemble *Bolbitieae* + *Panaeolus*, écrit que ces champignons sont paravélangiocarpes ou qu'ils tendent plus ou moins vers la gymnangiocarpie.

Ayant étudié *Agrocybe praecox* et *Panaeolus semiovatus*, il conclut que ces espèces sont *paravélangiocarpes*, c'est-à-dire que le voile qu'est leur anneau est entièrement formé à partir du *lipsanenchyme*, le voile universel étant absent ici, comme chez toutes les espèces étudiées de l'ensemble *Bolbitieae* + *Panaeoleae*.

Selon lui, le voile qu'est le *lipsanenchyme* est visible dans les jeunes stades de *Agrocybe pediades*, mais il ne s'accroît presque pas, de sorte que cette espèce est sans anneau ; il en serait de même chez *Ramicola centunculus*.

Chez des espèces sans anneau des genres *Conocybe*, *Bolbitius*, *Pluteolus* et *Panaeolus*, le même auteur a décelé un *lipsanenchyme* dans les très jeunes stades, mais celui-ci est tellement réduit que ces espèces sont presque *gymnangiocarpes* ; selon REIJNDERS, un *Conocybe* serait même réellement *gymnangiocarpe*, comme *Coprinus plicatilis*, c'est-à-dire que, comme chez cette espèce,

l'angiocarpie n'est due qu'à des hyphes qui « passent d'un côté dans la marge piléique et de l'autre dans le cortex du stipe », qu'il n'y a donc pas ce voile qu'est le lipsanenchyme, et, comme il n'y a pas de voile universel, qu'il n'y a pas de voile du tout, d'où le nom choisi pour désigner ce type de développement.

Du fait qu'aucune des espèces étudiées de l'ensemble *Bolbitieae* + *Panaeoleae* ne montre, à la surface du chapeau, de restes visibles à l'œil nu ou à la loupe d'un voile universel, il ne faudrait pas conclure que celui-ci manque complètement chez toutes les espèces. Sur des scalps du chapeau de certaines, le microscope permet en effet de reconnaître des restes d'un voile universel constitué d'hyphes qui, en raison de leur forme cylindracée, ne peuvent être confondues avec les éléments du revêtement piléique proprement dit, dont la structure est celluleuse.

On peut en observer chez plusieurs espèces qui présentent un anneau sur le stipe ou un voile plus ou moins léger à la marge du chapeau, comme certains *Pholiotina* ou *Agrocybe*. N'oublions pas que FAYOD dit de ses *Pholiotina* qu'ils ont un « voile général fibreux, formant l'épicutis » et distinct de la « cuticule piléique proprement dite hyméniforme ». En 1935, nous avons dit avoir vu, sur des scalps du chapeau de deux *Pholiotina*, au-dessus du revêtement celluleux, des hyphes cylindracées, grêles (environ 4-5  $\mu$ m), à cloisons bouclées, à paroi pourvue d'incrustations jaune-brun ; dans l'une de ces espèces, ces hyphes, bien qu'assez dispersées, étaient assez nombreuses ; dans l'autre (*Conocybe brunnea*), elles étaient plus rares et leurs articles émettaient parfois un diverticule capité analogue aux poils marginaux des lames. Dans nos notes inédites, nous trouvons qu'au dessus de la cuticule hyméniforme de *Agrocybe erebia*, on peut voir d'assez abondantes hyphes plus ou moins couchées, parfois cylindracées, rembrunies au niveau des septa et plus ou moins ruguleuses, représentant le voile universel.

Chez *Conocybe plicatella*, où nous n'avions décelé aucune trace de voile à la marge du chapeau (même à la loupe), nous avons indiqué, en 1935, que l'on peut trouver quelques filaments cylindriques, à cloisons bouclées, au-dessus du revêtement hyméniforme.

S'il est possible que le voile universel manque totalement chez diverses *Strophariaceae* à revêtement piléique celluleux-cohérent, il est donc certain qu'au moins quelques représentants de cet ensemble ont un voile universel, d'ailleurs si réduit qu'il ne laisse jamais de restes individualisables à l'œil nu ou à la loupe.

### 3°. RESUME.

#### a. ORDRE D'APPARITION DES TROIS GRANDES PARTIES DU CARPOPHORE.

Chez les *Strophariaceae* dont le revêtement piléique n'est pas celluleux, toutes les possibilités semblent représentées, de la stipitocarpie à l'hyménocarpie, mais l'hyménocarpie n'a été signalée que chez quelques espèces à paroi sporique violacée. Par contre, presque toutes les *Strophariaceae* à revêtement piléique celluleux-cohérent semblent hyménocarpes.

#### b. DEVELOPPPEMENT DE L'HYMENOPHORE.

Alors que, chez toutes les *Strophariaceae* dont le revêtement piléique n'est pas celluleux, les lames naissent par plissement d'une zone annulaire continue (type lévhyménien), chez celles dont le revêtement piléique est celluleux, on a signalé, tantôt le type lévhyménien de développement des lames, tantôt le type ruphyménien.

## c. TYPES D'ANGIOCARPIE.

Alors que le voile universel est généralement développé chez les *Strophariaceae* dont la surface du chapeau n'est pas celluleuse, qui sont, soit mono-, soit bivélangiocarpes, le voile universel est rudimentaire ou nul chez la plupart des *Strophariaceae* à surface piléique de structure celluleuse, où domine une paravélangiocarpie qui, dans certaines espèces, tend plus ou moins vers la gymngiocarpie.

## B. LES STROPHARIACEAE DU POINT DE VUE PHYLOGENETIQUE.

## 1°. TYPES PRIMITIFS ET TYPES EVOLUES.

Les ensembles qui renferment des espèces à chryscystides (*Pholioteae* et *Panaeolus*) comptent sûrement parmi les plus évolués de la famille, puisque ce type de cystide est (presque) inconnu chez d'autres *Agaricales* que les *Strophariaceae*, chez les *Pluteales* et chez les *Tricholomatales*.

Apparaissent plus primitifs, les *Tubarieae* (*Galerina*, etc...), les *Gymnopilus* et les *Crepidotus*, non seulement parce que l'on n'y rencontre aucune espèce à chryscystides, mais aussi par l'absence très générale de pore germinatif, alors que celui-ci est fréquent chez les *Pholioteae* et constant chez les *Panaeolus*.

La pigmentation violacée de la paroi sporique de plusieurs *Pholioteae* assigne également à cette tribu un niveau d'évolution relativement élevé, car ce type de pigmentation est inconnu dans l'ensemble des autres *Agaricales*. On peut en dire autant de la pigmentation noire de la paroi sporique des *Panaeolus*, puisqu'il est démontré qu'elle est d'un type différent de celle des seules autres *Agaricales* à spores noires que sont diverses *Coprinaceae*.

Par contre, dans l'état actuel de nos connaissances, rien ne nous permet de penser que la pigmentation ocre ou ferrugineuse de la paroi sporique des *Tubarieae* que sont les *Galerina* ou les *Phaeocollybia*, ainsi que celle des *Gymnopilus*, soit de nature différente de celle d'ochrosporés d'autres familles, les *Cortinarius* par exemple.

Les *Strophariaceae* à revêtement piléique celluleux semblent particulièrement évoluées, non seulement à cause de cette différenciation remarquable de la surface du chapeau, mais encore à cause de la grande fréquence de l'hyméno-carpie, type d'angiocarpie inconnu chez les Champignons à spores blanches que sont les *Tricholomatales*, où dominent très largement les types stiptocarpes, et enfin parce que c'est seulement chez des *Strophariaceae* à cuticule celluleuse que REIJNDERS croit avoir rencontré des types ruphyméniens, types inconnus chez les *Tricholomatales*; la fréquence d'un pore germinatif chez ces *Strophariaceae* parle évidemment dans le même sens.

Parmi les *Strophariaceae* dont le revêtement piléique n'est pas celluleux en surface, les genres dont la paroi sporique est violacée comptent sans doute parmi ceux qui sont le plus évolués, non seulement à cause de cette couleur de la paroi sporique, que l'on ne rencontre nulle part ailleurs dans l'ensemble des *Agaricales*, mais encore parce que ce sont les seuls genres de *Strophariaceae* où l'hyméno-carpie ait été rencontrée chez certaines espèces; ici encore, la fréquence du pore germinatif parle en faveur de l'idée qu'il s'agit de types particulièrement évolués.

Il est intéressant de noter que la stiptocarpie, mode de développement primitif, est le seul qui ait été rencontré chez les espèces appartenant à des genres ne présentant pas de pore germinatif, les genres *Galerina* et *Gymnopilus*.

Le développement n'ayant été étudié que dans deux espèces de chacun de ces deux genres, on ne saurait s'avancer davantage.

En 1958, nous avons publié les résultats des dénombrements de noyaux effectués par nous sur les articles fondamentaux du stipe de 350 espèces d'Agarics et de Bolets. De ces résultats, nous allons extraire ceux qui concernent les *Strophariaceae*, car ils ne nous paraissent pas dénués d'intérêt dans le cadre d'une discussion d'ordre phylogénétique.

Nous commencerons par les *Strophariaceae* dont le revêtement piléique est filamenteux.

Les coupures *Hypholoma*, *Flammula*, *Pholiota* et *Gymnopilus* nous apparaissent primitives en ce qui concerne le nombre de noyaux par article fondamental du stipe, car celui-ci est généralement peu élevé, le plus souvent, 2, 3, ou 4 ; mais on retrouve ces faibles nombres dans les *Naucoria*, divers *Galerina* et chez les *Stropharia* non fimicoles, de la section *Mundi*.

On peut cependant noter que, dans les coupures *Galerina*, *Psilocybe* et *Stropharia*, des variations importantes peuvent être observées d'une espèce à une autre, chacune de ces coupures renfermant à la fois des espèces où les articles en question ne renferment que 2 à 4 noyaux, et d'autres où ils en contiennent nettement plus. Nous ne reprendrons pas ici ce que nous avons dit des *Galerina* à propos de l'étude consacrée plus haut à ce genre. Concernant les *Stropharia*, disons que les espèces coprophiles que sont *S. semiglobata* et *S. umbonatescens*, tranchent sur les autres par le fait que chaque article fondamental du stipe renferme des noyaux en nombre nettement supérieur à 2, par exemple 7-10 ou davantage ; il est probable que cette particularité est liée au fait que le stipe est plus élancé (articles plus longs ??) que chez les autres *Stropharia*, car dans la coupure voisine *Psilocybe*, les articles fondamentaux du stipe ne renferment que 2 noyaux chez l'espèce également fimicole, mais relativement trapue, qu'est *P. coprophila*, alors qu'ils contiennent des noyaux plus ou moins nombreux, 2-10 par exemple, chez l'espèce non fimicole, mais à stipe élancé, qu'est *P. semilanceata*.

Parmi les *Strophariaceae* à revêtement piléique celluleux ou hérissé de piléocystides, les types les plus primitifs, en ce qui concerne le nombre de noyaux par article fondamental du stipe, se rencontrent chez les *Phaeoti* des coupures *Ramicola* et *Agrocybe*. Ces articles ne renferment que 2 (3) noyaux chez *Ramicola centunculus*, très souvent 2, parfois 3 (4) chez *Agrocybe aegerita* ; il y a en général plus de 2 noyaux chez les autres *Agrocybe*, mais leur nombre est souvent peu élevé ; c'est dans le groupe de *A. praecox* que nous avons trouvé le plus grand nombre de noyaux, jusqu'à 6-12, parfois jusqu'à 10-18.

Dans les genres *Panaeolus*, *Conocybe* et *Bolbitius*, qui sont essentiellement constitués d'espèces à stipe élancé et grêle, le nombre de noyaux par article pédiculaire fondamental est toujours nettement supérieur à 2. Ayant étudié, à ce point de vue, 3 *Panaeolus*, 5 *Conocybe* (dont 2 *Pholiotina*) et 1 *Bolbitius*, nous avons dénombré au moins 20 ou 30 noyaux chez les *Panaeolus*, jusqu'à 10 ou 20 chez certains *Conocybe*, jusqu'à 20-50 ou davantage chez *C. pubescens*, plus de 60, éventuellement plus de 100, chez *Bolbitius vitellinus*.

Vu sous cet angle, l'ensemble des *Strophariaceae* à revêtement piléique celluleux nous apparaît évidemment comme évolué.

## 2°. FILIATION DES GENRES DE STROPHARIACEAE.

= L'origine des *Strophariaceae* à revêtement piléique celluleux est assez obscure, en ce sens que l'on ne voit pas clairement de quels types à revêtement

piléique filamenteux elles ont bien pu dériver. Tout au plus pouvons-nous imaginer que les *Panaeolus* sont nés de la même souche que les *Pholiotae* puisque, dans ces deux ensembles, on trouve des espèces à chrysocystides et des espèces produisant psilocine ou (et) psilocybine et, éventuellement, des pigments bleus dérivant de ces composés indoliques. La souche qui a donné naissance aux *Pholiotae* a d'ailleurs produit des espèces de pigmentation sporique différente au sein même de cette tribu : espèces à spores ferrugineuses ou brun-ferrugineux d'une part, espèces à spores violacées d'autre part ; il n'est alors pas étonnant que cette souche ait pu produire ces types à pigmentation encore différente que sont les *Panaeolus*. Si l'on se rappelle que, chez ces *Pholiotae* à spores violacées que sont les *Hypholoma*, la couche filamenteuse (épicutis) qui se trouve à la surface même du chapeau ne représente en fait que le voile universel adné, et que l'on trouve, sous elle, une couche (hypoderme) de structure celluleuse qui représente le revêtement piléique proprement dit, on arrive à l'idée qu'il suffirait de réduire, puis de supprimer le voile universel et d'accentuer le caractère celluleux de l'« hypoderme » pour obtenir une surface piléique pas tellement éloignée, par sa structure, de celle des *Panaeolus*, qui n'est pas typiquement hyméniforme.

Dans cet ordre d'idées, rappelons que, chez plusieurs de ces autres *Strophariaceae* à surface piléique celluleuse que sont les *Bolbitieae*, on a trouvé, au-dessus de la surface celluleuse, de rares hyphes cylindriques-grêles, très dispersées, pouvant représenter ce qui reste d'une surface piléique qui aurait pu être densément filamenteuse chez les ancêtres. Mais n'oublions pas que les *Bolbitieae* à cuticule typiquement celluleuse que sont les *Agrocybe* semblent reliés aux *Ramicola*, et que, dans ce dernier ensemble, on trouve, suivant les espèces, tous les passages entre une cuticule filamenteuse, porteuse de piléocystides écartées les unes des autres, et une cuticule hyméniforme, ce qui suggère une origine de la cuticule celluleuse différente de celle que nous avons considérée plus haut comme possible chez les *Panaeolus*.

= Considérons maintenant le problème de la filiation des *Strophariaceae* à revêtement piléique filamenteux.

Dans leur révision des Pholiotés d'Amérique du nord (1968), SMITH et HESLER imaginent que ce sont les *Galerina* ou des formes voisines qui ont donné naissance : d'une part aux Pholiotés dans le sens très large où ils concevaient ce genre, d'autre part aux Cortinaires.

Considérons cette hypothèse de plus près. EARLE a créé son genre *Galerina* pour les espèces que FRIES classait dans une section particulière de ses *Galera*, section qu'il appelait *Bryogenei* pour rappeler que ses représentants typiques sont muscicoles. La nature des rapports entre champignon et mousse ne semble guère douteuse ; en effet, chez ceux des *Galerina* qui viennent sur d'épais tapis de mousses, on constate facilement que les carpophores naissent de la partie profonde, morte, de ces tapis, comme si ces *Galerina* se nourrissaient de substances issues de la décomposition de ces parties mortes.

Dans l'hypothèse phylogénétique de SMITH et HESLER, ces espèces saprophytes auraient donné naissance : d'une part aux Pholiotés, encore saprophytes, mais cette fois sur bois pour la plupart, d'autre part aux Cortinaires, où dominent les espèces formant avec les racines des plantes ligneuses (arbres ou arbrisseaux) des symbioses ectomycorhiziques. En somme, dans leur majorité, les espèces de Pholiotés, comme celles des Cortinaires, sont liées aux plantes ligneuses, bien qu'elles le soient pour des raisons différentes.

Si l'on considère comme hautement probable que les *Cormophytes* ligneuses, que sont les arbres ou les arbrisseaux, aient fait leur apparition sur le globe après ces petites *Cormophytes* non ligneuses que sont les mousses, l'hypothèse de SMITH et HESLER, qui place les *Galerina* à la base de l'ensemble Pholiotés + Cortinaires, apparaît particulièrement satisfaisante pour l'esprit.

Les seuls Cortinaires ressemblant de façon frappante à des *Galerina* étant des *Telamonia*, plus précisément des *Hydrocybe* friesiens dépourvus, comme les *Galerina*, de pigments facilement extractibles, c'est à partir de tels types que seraient nés les autres Cortinaires, notamment ceux des groupes qui comprennent des représentants fabriquant des pigments anthraquinoniques ou apparentés.

Nous ne croyons pas que les Pholiotés aient pu naître des *Galerina* ; nous en verrions plutôt la souche dans d'autres *Tubarieae* que les *Galerina*, par exemple dans les *Naucoria* (*Tubaria* inclus), dont la paroi sporique est en moyenne moins différenciée que celle des *Galerina*. Quoiqu'il en soit, le passage des *Tubarieae* aux Pholiotés a été lié, pour nombre d'espèces, à l'acquisition de la faculté de synthétiser des pigments facilement extractibles, qui sont des styryl-pyrones ou des pigments apparentés et non pas, comme chez les Cortinaires, des anthraquinones ou pigments apparentés.

Sur la ligne évolutive ayant conduit, selon eux, des *Galerina* ou formes voisines aux *Pholiota*, SMITH et HESLER n'ont fait allusion à aucun intermédiaire entre ces deux ensembles. Les recherches récentes sur la structure des pigments des *Gymnopilus* et sur les caractères de leur paroi sporique conduisent à imaginer que le passage des *Galerina* aux *Pholiota* a dû se faire par l'intermédiaire de types proches des *Gymnopilus* par leur aptitude à synthétiser les styrylpyrones que sont la bis-noryangonine et l'hispidine. A partir de ces champignons seraient nés : d'une part des Pholiotés ayant le même pouvoir de synthèse, comme *P. lucifera* et *tuberculosa*, d'autre part des champignons susceptibles de fabriquer ces dimères que sont les hypholomines et les fasciculines et qui, selon les espèces, ont ou non conservé le pouvoir de synthétiser la bis-noryangonine et l'hispidine.

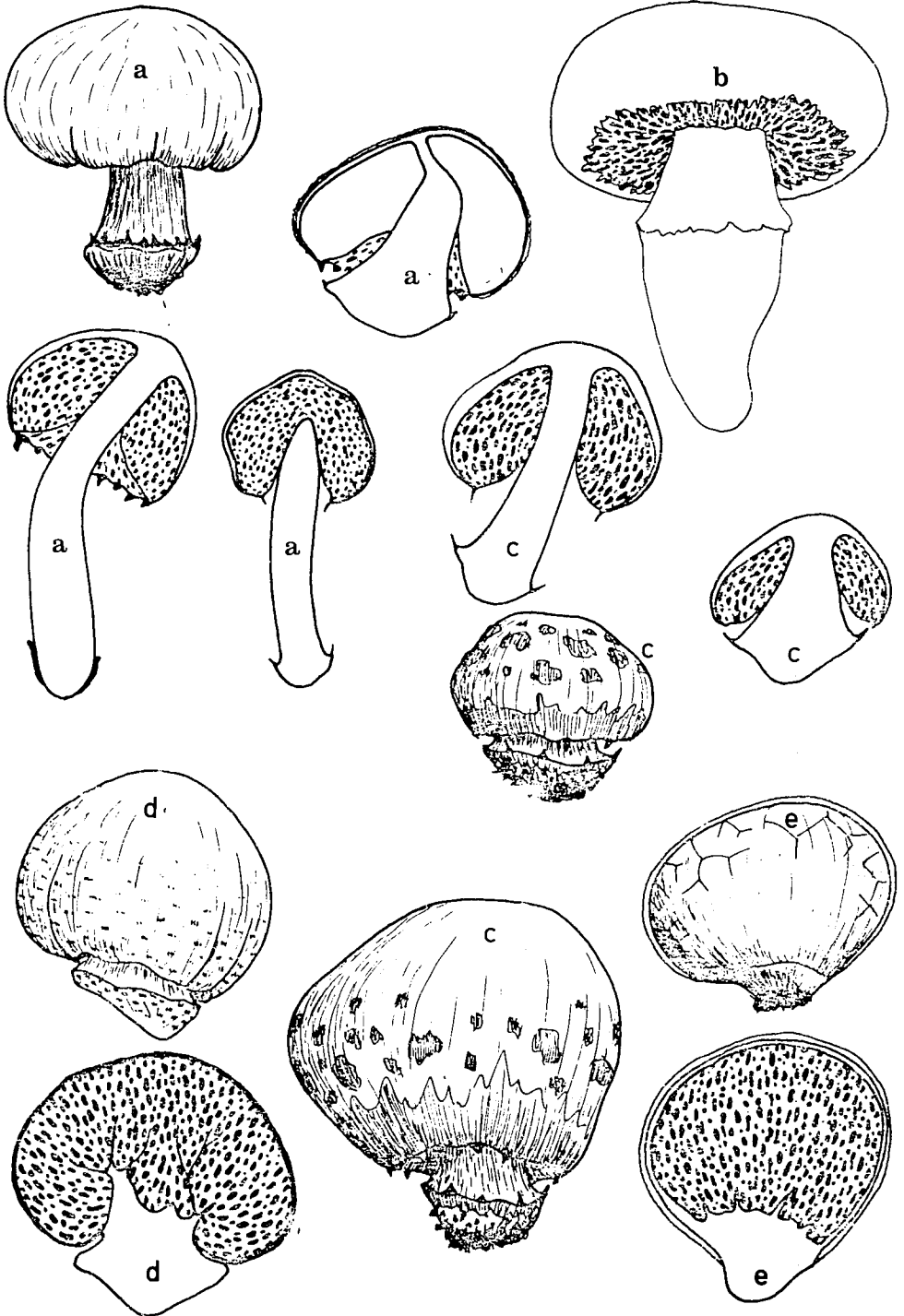
Dans la catégorie des champignons susceptibles de fabriquer hypholomines et fasciculines se trouvent encore des ochrosporés (Pholiotés et Flammules), mais aussi ces types à spores violetées que sont les *Hypholoma*.

Il n'est pas certain que l'absence de styrylpyrones et pigments apparentés chez plusieurs champignons à spore violetée, comme par exemple divers *Stropharia*, soit un caractère primitif comme il le serait chez les *Galerina* ; il est possible qu'elle résulte de la perte de facultés de synthèses que possédaient leurs ancêtres immédiats.

Fig. 112. — 5 espèces de *Thaxterogaster* typiques (d'après HORAK et MOSER).

(a), (b) et (c) représentent trois espèces qui possèdent un vrai chapeau, dont le bord se détache d'un stipe, exposant la partie inférieure de la gléba. La cavité de chacune des logettes dont elle est creusée est figurée ici par une tache noire. Remarquer comme les espèces (a) et (c) ressemblent extérieurement à des Cortinaires de la section *Scauri* ; noter en particulier les restes du voile universel sur le chapeau de l'espèce (c). Les trois coupes axiales de l'espèce (a) montrent que la partie supérieure du stipe, entourée par la gléba, partie dite *columelle*, peut être, tantôt bien développée, tantôt plus ou moins réduite, parfois au point de ne plus atteindre le chapeau.

(d) et (e) représentent deux espèces ne possédant pas de chapeau dont le bord se détache d'un stipe. L'espèce (d), qui ressemble encore extérieurement à un jeune *Scauri*, ne montre intérieurement que des rudiments de columelle. Il n'y a pas de columelle dans l'espèce (e), dont le carpophore a extérieurement la forme d'un simple tubercule.



Il ne faut d'ailleurs pas oublier que GLUCHOFF-FIASSON n'a pu mettre en évidence de styrylpyrones ou composés apparentés dans les extraits de *Pholiota mutabilis*. Les ressemblances morphologiques entre cette Pholiote hygrophane, d'une part avec des *Galerina* comme *marginata*, d'autre part avec divers *Psilocybe*, permettent de concevoir l'existence d'un phylum allant des *Galerina* aux *Psilocybe*, phylum dont aucun membre n'aurait jamais acquis la faculté de synthétiser styrylpyrones ou composés apparentés.

Concernant les *Pholioteae*, les conceptions phylogénétiques que nous venons d'évoquer ont été, en partie, élaborées dans une note récente (1977) de GLUCHOFF-FIASSON et KÜHNER.

## AGARICALES NON AGARICOIDES

### Agaricales gastéroïdes.

Parmi les genres typiquement gastéroïdes décrits à ce jour, nombreux sont ceux qui se rattachent clairement à des genres agaricoides de l'ordre *Agaricales* tel qu'ici conçu.

On peut citer comme exemple le genre gastéroïde *Thaxterogaster* Singer, qui ne peut être éloigné du genre *Cortinarius* dans une classification naturelle.

Les *Thaxterogaster* proprement dits ont une allure typiquement gastéroïde, leur hyménium tapissant de petites logettes irrégulièrement disposées d'une partie du carpophore appelée gléba (Fig. 112).

Ces champignons se rapprochent microscopiquement des Cortinaires par l'absence de cystides et par leurs spores ferrugineuses, sans pore germinatif, à paroi verruqueuse, sans plage supraapiculaire nettement délimitée, dont l'ornementation est parfois plus grossière dans la région apicale (Fig. 113). Macroscopiquement, ils s'en rapprochent aussi par le fait que, dans certaines espèces, le chapeau est glutineux et (ou) de couleurs vives, par exemple violacé ou jaune d'or. Certains (Fig. 112 a et c) ont même l'allure extérieure de Cortinaires de la section *Scauri*, montrant un bulbe marginé et, éventuellement, sur le chapeau, des restes de voile universel sous la forme de petites plaques membraneuses appliquées, mais, si la marge de leur chapeau se détache du stipe comme celle des Cortinaires, elle ne s'en écarte que peu, le chapeau ne s'étalant pas.

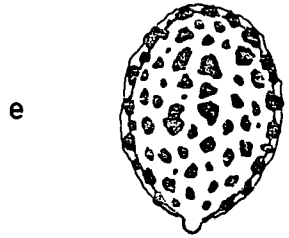
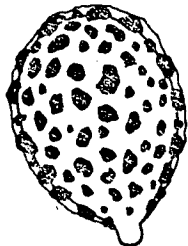
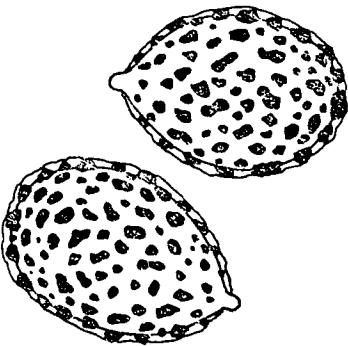
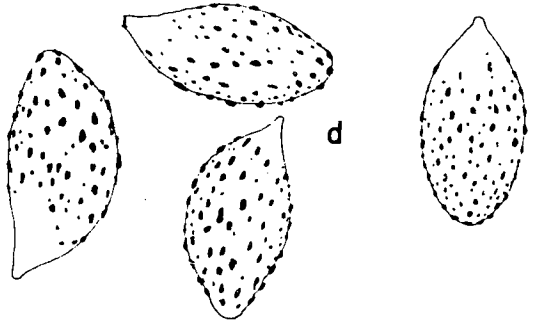
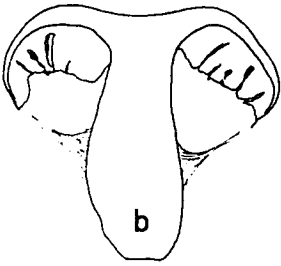
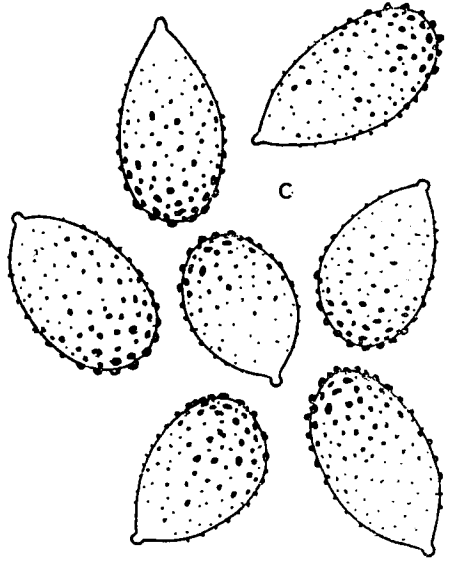
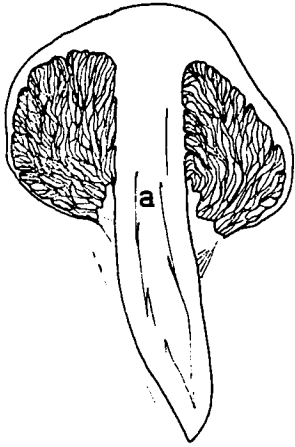
Dans les *Thaxterogaster* les plus typiques, la marge du chapeau ne se détache même pas du stipe ; le chapeau ne s'ouvre pas. Chez certains, le stipe est encore bien visible, au moins sur une coupe axiale du carpophore, où on le voit traverser la gleba de part en part, formant, dans l'axe de celle-ci, ce qu'on appelle la *columelle* (Fig. 112 c) ; mais dans d'autres, qui peuvent encore avoir l'allure externe de jeunes *Scauri*, la columelle tend à disparaître (Fig.

Fig. 113. — *Thaxterogaster* et formes affines (d'après HORAK et MOSER).

En haut et à gauche : Coupes axiales dans des carpophores de deux espèces établissant le passage des *Thaxterogaster* aux *Cortinarius*. Les anastomoses de l'hyménophore, encore très développées dans l'espèce (a), où elles délimitent des logettes allongées, sont réduites à de fortes veines sur les faces de véritables lames dans l'espèce (b).

Les autres dessins sont consacrés aux spores de trois espèces de *Thaxterogaster* dont l'hyménophore se présente sous la forme d'une gléba creusée de logettes ; ils montrent que les spores des *Thaxterogaster* ne diffèrent pas fondamentalement de celles des *Cortinarius*. Les spores (c) sont celles d'une espèce dont le carpophore a une forme extérieure et une structure interne très proches de celles de l'espèce représentée Fig. 112 d. Les spores (d) et (e) proviennent respectivement des espèces dont les carpophores sont représentés Fig. 112 b et d.

BOULEAU, *BOULEAU* (L.) MILLER (F. S. 1000) (F. S. 1000)



112 d), et dans d'autres enfin, il n'y en a plus trace (Fig. 112 e). On connaît des espèces à chapeau glutineux, même dans ces *Thaxterogaster* sans columelle.

Entre les *Thaxterogaster* typiques par leur gleba creusée de petites logettes et les *Cortinarius*, on connaît toute une gamme d'intermédiaires (Fig. 113 a et b) ; en 1965, HORAK et MOSER ont créé un sous-genre *Hemicortinarius* qu'ils ont placé dans le genre *Thaxterogaster*, pour des champignons dont l'hyménophore est plus ou moins distinctement lamellé, mais dont les lames sont plus ou moins abondamment anastomosées par des veines, ces anastomoses formant parfois presque des logettes. Cette particularité mise à part, ces *Hemicortinarius* ressemblent aux *Cortinarius* typiques par le fait que leur stipe est toujours bien développé, voire allongé, et que leur chapeau s'étale plus ou moins.

Séparer dans des ordres différents certains genres gastéroïdes de certains genres agaricoïdes apparaît particulièrement artificiel lorsque l'on sait que le mycélium d'un *Psilocybe* en culture pure peut donner, tantôt des carpophores agaricoïdes, tantôt des carpophores très typiquement gastéroïdes, suivant les conditions d'environnement (K. H. Mc KNIGHT, 1971).

### Agaricales non agaricoïdes ni gastéroïdes.

Dans l'étude critique de la classification des *Boletales* que nous avons publiée récemment en collaboration avec ARPIN (1977), nous avons rappelé que certains types gastéroïdes se rattachent de leur côté aux *Boletales* porées. Mais, alors que les types non gastéroïdes des *Boletales* sont, soit lamellés (*Gomphidius*, *Paxillus*), soit porés, on ne connaît aucun type poré qui puisse être rattaché aux *Agaricales* ; lorsque ces derniers possèdent des ornements hyménifères, ce qui est typiquement le cas, ceux-ci se présentent toujours comme des lames rayonnantes ; aucun terme de passage vers le type poré n'a été signalé dans des formes normales d'*Agaricales*, au sens où nous prenons ici cet ordre.

Il est possible qu'il faille rattacher aux *Boletales* quelques champignons dont les carpophores sont étalés en croûte sur le support, que leur surface hyménifère soit alvéolée-veinée ou unie. Il ne semble pas que des types ayant de tels carpophores puissent être rattachés aux *Agaricales*. Les quelques genres à surface hyménifère unie placés par SINGER (à titre de *série réduite*) dans le même ensemble qu'un genre agaricoïde de cet ordre, le genre *Crepidotus*, sont cyphelloïdes.

# LES GRANDES LIGNES DE LA CLASSIFICATION DES PLUTEALES ET LEURS BASES

**PLUTEALES**, ord. nov.

*Sporis roseis vel in massa rubidis, in parte apicali ab aliis partibus non differentibus, endosporio in maturitate manifesto. KOH (3 % ; 60° C) calefacta per complures horas primum inflat episporium, quod a stratis subjacentibus distrahitur, dein, si haec actio satis permanet, id per selectionem delet, stratis subjacentibus ac praesertim endosporio multo magis renitentibus. Si sporaepisporio jam distracto in CH<sub>3</sub> - COOH diluto merguntur, id statim angustissime in stratis subjacentibus applicatur.*

Exemplum : Familia *Pluteacearum*.

Nos *Pluteales* se distinguent facilement des *Agaricales* par la couleur rosée ou rougeâtre de leur sporée, couleur caractéristique de l'ensemble friesien *Hyporhodii*.

Les espèces rangées par FRIES dans ses *Hyporhodii* sont pratiquement toutes des *Pluteales*, mais il faut en outre inclure dans les *Pluteales* un petit nombre d'espèces que FRIES avait rangées, soit dans ses *Leucospori*, soit dans ses *Dermiini*, faute d'avoir reconnu que leur sporée tire sur le rose ou le rougeâtre.

Dans l'ordre *Pluteales*, nous distinguons trois familles, *Pluteaceae*, *Macrocystidiaceae*, *Rhodophyllaceae*, que le microscope permet de délimiter de façon remarquablement nette. Les spores sont lisses et à contour régulièrement arrondi (mais globuleuses à plus ou moins oblongues) dans les deux premières familles, ornées dans la dernière. La trame des lames est toujours inversée chez les *Pluteaceae* ; elle ne l'est jamais dans les deux autres familles.

## I. LES GRANDES COUPURES DE PLUTEALES DU POINT DE VUE HISTORIQUE.

I. LES GRANDES COUPURES DE PLUTEALES MESOPODES NE RENFERMANT QUE DES ESPECES TOUJOURS CLASSEES PAR FRIES, APRES LE SYSTEMA, DANS LES HYPORHODII OU LES LEUCOSPORI.

A. CLASSIFICATIONS NE FAISANT PAS APPEL A DES CARACTERES MICROSCOPIQUES.

1°. CLASSIFICATIONS FRIESIENNES DES HYPORHODII MESOPODES.

a. CLE DES GRANDES COUPURES ADMISES DANS *EPICRISIS*.

La clé ci-après est la traduction de celle donnée par FRIES.

a. Hyménophore distinct (du stipe). Lames absolument libres.

X. **Volvaria**. Une volve.

XI. **Pluteus**. Pas de volve.

b. Hyménophore en continuité avec le stipe.

XII. **Entoloma**. Stipe charnu ou fibreux. Lames sinuées.

XIII. **Clitopilus**. Stipe comme chez *Entoloma*. Lames décurrentes.

XIV. **Leptonia**. Stipe à cortex cartilagineux. Marge piléique d'abord infléchie. Lames plus ou moins sécédentes.

XV. *Nolanea*. Stipe et lames des *Leptonia*. Marge piléique droite.

XVI. *Eccilia*. Stipe cartilagineux. Lames franchement décurrentes, non sécédentes.

Remarque : Dans *Hym. Eur.*, le groupe (a) s'enrichit d'une coupure **Annularia**, proposée en 1866 par SCHULZER pour des rhodospores pourvus d'un anneau, dont FRIES n'avait vu aucun représentant vivant ; pour des champignons ayant ces mêmes caractères, W. G. SMITH a créé en 1870 sa coupure **Chamaeota**.

b. QUELQUES REMARQUES DE FRIES CONCERNANT DES CARACTERES DES GRANDES COUPURES D'*HYPORHODII* NON INDIQUES DANS LA CLE D'*EPICRISIS*.

Dans le cours du texte de ses divers ouvrages, FRIES a apporté quelques précisions concernant les ressemblances et les différences entre les grandes coupures d'*Epicrisis*.

= Coupures du groupe (a).

FRIES (*Monogr.*) a fait remarquer que, dans les sous-genres du groupe (a), comme dans tous les autres sous-genres d'*Agaricus* dont l'hyménophore est distinct du stipe, les lames sont préformées (« i.e. haud successive increscentes ») et, dans la jeunesse, remarquablement serrées et subcohérentes, mais que, chez les *Hyporhodii* qui présentent ces caractères, les lames sont « subliquescentes » ou « fere liquescentes » et molles.

Comme, dans *Monogr.*, où l'étude de la coupure *Volvaria* précède celle de la coupure *Pluteus*, FRIES a écrit « *Pluteorum* subgenus omnibus partibus, volva excepta, cum praecedente congruit », il est évident qu'il avait parfaitement reconnu le caractère naturel de son groupe (a).

= Coupures du groupe (b).

FRIES a noté que les espèces à stipe charnu ou fibreux, les *Entolomes* notamment, ont souvent une odeur de farine et que le chapeau, non ombiliqué chez les *Entoloma*, est plus ou moins déprimé ou ombiliqué chez les *Clitopilus*.

Il a aussi indiqué que, dans les coupures qui ont en commun le caractère plus ou moins cartilagineux du stipe, celui-ci est plus ou moins tubuleux et le chapeau mince, voire plus ou moins membraneux. Enfin et surtout, il a précisé que la coupure *Leptonia* est un ensemble très naturel d'espèces inodores, dont le chapeau est souvent ombiliqué ou plus obscur au disque, à revêtement fibrilleux ou lacéré en écailles, contrairement à celui des *Nolanea*.

c. VALEUR SYSTEMATIQUE DES GROUPES FRIESIENS (a) ET (b) DES *HYPORHODII* MESOPODES.

A quelques détails près, les groupes (a) et (b) des *Hyporhodii* mésopodes de FRIES correspondent respectivement aux familles *Pluteaceae* et *Rhodophyllaceae* des auteurs modernes.

d. LES GRANDES COUPURES D'*HYPORHODII* MESOPODES, DU SYSTEMA A *L'EPICRISIS*.

Dans le *Systema*, la classification adoptée dans *Epicr.* n'était qu'encore qu'à l'état d'ébauche.

Les limites mêmes des *Hyporhodii*, qui s'appelaient alors *Hyporhodium*, étaient différentes. Les *Volvaria* étaient placés, non dans les *Hyporhodium*, mais à côté des *Psalliota*, dans une série distincte *Pratella*, caractérisée notamment par la couleur brun-pourpre de la sporée ; curieusement, dans cet ouvrage, FRIES attribuait aux *Volvaria* une sporée obscure. C'est seulement à partir d'*Epicr.* que FRIES a versé les *Volvaria* dans les *Hyporhodii*, en soulignant leur affinité avec les *Pluteus*.

Dans le *Systema*, les futurs *Pluteus* étaient associés avec des *Entoloma* dans une coupure appelée *Clitopilus*, caractérisée notamment par le chapeau charnu, non ombiliqué et par les lames jamais longuement décurrentes. Ces *Clitopilus* du *Systema* étaient assez éloignés, par leur définition même, des *Clitopilus* tels que FRIES les a conçus à partir d'*Epicr.*, et qui correspondent aux *Mouceron* du *Systema*. Quoi qu'il en soit, les *Clitopilus* du *Systema*, y étaient répartis en deux ensembles : *Rhodopolii* (espèces terrestres, à lames adfixes, comprenant essentiellement des Rhodophylles, notamment des *Entolomes*) et *Plutei* (espèces épiphytes, à lames absolument libres, comprenant essentiellement les futurs *Pluteus* de l'*Epicrasis*).

Enfin, la limite entre les *Leptonia* et les *Eccilia* a varié du *Systema* à l'*Epicrasis* ; dans le *Systema*, FRIES ne plaçait dans les *Leptonia* que des espèces à stipe bleuté ; les autres *Leptonia* de l'*Epicr.* étaient alors placés dans les *Eccilia*. Les auteurs modernes en ont conclu, à juste titre, que le type de la coupure *Leptonia* doit être choisi parmi les *Leptonia* à stipe bleuté ; *L. euchroa*, qui présente un stipe de cette couleur, a été généralement choisie comme type, pour la raison qu'il s'agit d'une espèce parfaitement définie, sur l'identité de laquelle tous les auteurs sont d'accord ; ce choix n'en est pas moins malheureux car, par ses caractères microscopiques, *L. euchroa* s'écarte de trop nombreuses espèces de *Leptonia* ; nous préférons, à la suite de ROMAGNESI (1974), choisir *L. serrulata*.

c. DIVISIONS ETABLIES PAR FRIES A L'INTERIEUR DE SES GRANDES COUPURES DE L'*EPICRISIS*.

= Coupures du groupe (a).

FRIES n'a pas nommé les subdivisions qu'il a établies dans ses coupures **Volvaria** et **Pluteus**, et qu'il distinguait uniquement par des caractères du revêtement piléique. Par exemple, dans *Epicr.* et *Hym. Eur.*, les espèces de *Volvaires* sont réparties en deux sections ainsi définies :

+ Chapeau sec, soyeux ou fibrilleux.

*Ag. bombycinus*, etc...

++ Chapeau plus ou moins visqueux, généralement glabre.

*Ag. speciosus*, etc...

= Coupures du groupe (b).

### **Entoloma.**

I. *GENUINI*. Chapeau glabre, humide ou plus ou moins visqueux, non hygrophane, ni soyeux au sec (charnu, selon *Monogr.*).

*Ag. lividus*, *prunuloides*, *madidus*, etc...

II. *LEPTONIDEI*. Chapeau flocculeux, plus ou moins écaillé, absolument sec, non hygrophane.

*Ag. jubatus*, *griseocyaneus*, *sericellus*, etc...

III. *NOLANIDEI*. Chapeau mince, hygrophane, plus ou moins soyeux au sec (glabre et généralement scissile selon *Monogr.*). Souvent ondulés, difformes.

*Ag. clypeatus*, *rhodopolius*, *sericeus*, *nidorosus*, etc...

### **Clitopilus.**

I. *ORCELLI*. Lames longuement décurrentes. Chapeau irrégulier, plus ou moins excentré, flexueux, non hygrophane, à marge d'abord flocculeuse.

*Ag. prunulus*, *mundulus*, *popinalis*, etc...

II. *SERICELLI*. Lames adnées, faiblement décurrentes. Chapeau régulier, soyeux ou hygrophane-soyeux, à marge nue (involutée selon *Hym. Eur.*).

Des diverses espèces citées par FRIES, *Ag. vilis* est la seule vue vivante par lui et qu'il n'ait pas considérée comme ambiguë. Aussi comprend-on que la coupure *Clitopilus* n'ait pas été subdivisée dans *Monogr.*

### **Leptonia et Nolanea.**

FRIES répartissait les espèces de ces coupures en groupes essentiellement caractérisés par la couleur, particulièrement par celle des lames jeunes, ce qui explique que, conformément à la position qu'il a prise pour le genre *Cortinarius* (voir plus haut), il n'ait pas jugé utile de les désigner par des noms.

Aussi ne détaillerons-nous pas les caractères de ces groupes d'importance secondaire, dont l'étude n'est pas prévue dans le cadre de cet ouvrage. Disons simplement que FRIES opposait, dans chacune des coupures *Leptonia* et *Nolanea*, des espèces à lames blanchâtres ou jaunâtres à des espèces à lames grises ou brunes, et, en outre, dans la coupure *Leptonia*, à des espèces dont les lames sont plus ou moins bleutées à l'origine.

### **Eccilia.**

FRIES n'a pas subdivisé cette coupure.

f. CORRESPONDANCES ENTRE SOUS-GENRES FRIESIENS D'AGARICUS MESOPODES DU GROUPE (b) DES *HYPORHODII* ET DU GROUPE (b) DES *LEUCOSPORI*.

En comparant la clé donnée par FRIES des grandes coupures d'*Hyporhodii* mésopodes du groupe (b), que nous avons reproduite plus haut, à celle donnée par le même auteur des grandes coupures de *Leucospori* mésopodes du groupe (b) (voir p. 3), on ne peut qu'être frappé par le parallélisme entre les classifications friésiennes de ces deux ensembles. FRIES a d'ailleurs précisé, dès *Epicr.* que les *Entoloma* correspondent aux *Tricholoma*, les *Clitopilus* aux *Clitocybe*, les *Leptonia* aux *Collybia*, les *Nolanea* aux *Mycena*, les *Eccilia* aux *Omphalia*. Ces correspondances ne sont cependant que superficielles.

Il est bien évident que, même sans déterminer la couleur des spores, on ne saurait confondre les espèces de la coupure de rhodospores *Leptonia* avec des espèces de la coupure de leucosporés *Collybia*, qui est censée lui correspondre. Avec leur chapeau souvent ombiliqué ou plus obscur au disque, dont le revêtement est fibrilleux ou lacéré en écailles, comme l'a indiqué FRIES, les *Leptonia* ne peuvent être pris pour des *Collybia*.

FRIES lui-même était parfaitement conscient du caractère superficiel des correspondances entre *Hyporhodii* et *Leucospori*, ainsi que l'on peut s'en convaincre à la lecture des Généralités par lesquelles commence l'étude de sa coupure *Entoloma* dans *Monographia*.

Tout d'abord, il a écrit que, si les *Entoloma* présentent de l'analogie avec les *Leucospori* que sont les *Tricholoma*, ils sont, à peu d'exceptions près, beaucoup plus minces et souvent fragiles. D'autre part, si la limite entre les coupures de leucosporés *Tricholoma* et *Mycena* est brutalement tranchée, il est loin d'en être de même de la limite entre les coupures de rhodospores *Entoloma* et *Nolanea*, qui sont censées leur correspondre. En désignant par l'étiquette *Nolanidei* l'une de ses sections d'*Entoloma*, FRIES exprimait déjà l'affinité entre cette section et le sous-genre *Nolanea*, dont les espèces ont, selon lui, le chapeau également glabre et souvent hygrophane. En fait, le passage d'un des ensembles à l'autre a lieu de façon si progressive que l'on peut douter qu'il existe une limite naturelle entre eux. Le cas de *Ag. sericeus*, que ORTON a transféré en 1960,

des *Entoloma Nolanidei* où l'avait placé FRIES, dans le genre *Nolanea*, illustre suffisamment ce propos.

Certes, FRIES a fait remarquer, dans *Hym. Eur.*, que les *Nolanea* se distinguent des *Entoloma*, non seulement par le fait que leur stipe est cartilagineux et non charnu, mais encore parce que la marge de leur chapeau est droite et non incurvée, comme elle l'est à l'origine chez les *Entoloma*. Cependant, il faut reconnaître que la première de ces différences n'est aucunement tranchée et que la seconde est inexistante, les observations des auteurs modernes ayant montré que, dans plusieurs *Nolanea* typiques, la marge piléique est distinctement incurvée au début.

Selon ROMAGNESI (1978), les coupures friésiennes *Nolanea* et *Entoloma Nolanidei* regroupent la plupart des Rhodophylles dont le chapeau est hygrophane, au sens où nous l'avons précisé dans la « Flore analytique », où nous écrivions : « Dans les cas typiques, le chapeau hygrophane présente un aspect tout à fait caractéristique au début de la déshydratation : les régions qui pâlisent les premières (généralement le disque ou des lignes radiales) et qui correspondent à celles où l'air est venu remplacer l'eau dans les espaces libres entre les hyphes, sont brusquement distinctes, par leur teinte bien plus claire, de celles qui sont restées imbuées ».

Comme le fait très justement remarquer ROMAGNESI, un chapeau peut être strié par transparence quand imbu et ne pas être hygrophane au sens qui vient d'être rappelé ; en général les *Leptonia* ne sont pas hygrophanes, même les espèces dont le chapeau est fortement strié par transparence.

Ne sont pas non plus typiquement hygrophanes, les espèces, principalement extraeuropéennes, pour lesquelles ROMAGNESI a créé, en 1974, un sous-genre *Inopilus*, espèces dont le chapeau est souvent conique ou campanulé, même parfois pointu et mamelonné ou papillé, comme celui de *Nolanea* typiques, mais ayant une « cuticule fibrilleuse, à écailles apprimées ou un peu détachées, ou seulement soyeuse et déviée radialement, parfois veloutée et finement rimuleuse ».

2°. LE SYSTEME DE FRIES, VU PAR DES AUTEURS QUI, PAS PLUS QUE LUI, N'ONT FAIT APPEL A DES CARACTERES MICROSCOPIQUES POUR DELIMITER LES COUPURES.

Les grandes coupures d'*Hyporhodii* proposées par FRIES avant la parution des *Hymenomyces Europaei* (1874) ont été élevées à la dignité générique par KUMMER en 1871, soit : *Pluteus* et *Volvaria* ; *Clitopilus*, *Eccilia*, *Entoloma*, *Leptonia* et *Nolanea*.

Une des coupures admises par FRIES dans *Hym. Eur.*, *Annularia*, a été élevée à la dignité générique par GILLET en 1876.

On a fait remarquer depuis que, parmi les dénominations proposées ou adoptées par FRIES pour désigner des coupures reconnues par lui, certaines ne peuvent être conservées à partir du moment où l'on considère celles-ci comme genres, pour la raison que ces dénominations ou des dénominations trop voisines avaient été utilisées auparavant pour désigner des genres du règne végétal n'appartenant pas aux Champignons.

*Annularia* avait été utilisé pour désigner un genre de plantes fossiles, puis un genre de Phanérogames, *Volvaria* pour désigner un genre de Lichens. Les dénominations *Leptonia* et *Nolanea* sont respectivement trop proches de *Leptonium* et de *Nolana*, étiquettes utilisées antérieurement pour des genres de Phanérogames.

En 1891, O. KUNTZE propose *Latzinaea* O.K. pour désigner les *Nolanea* de FRIES. En 1909, EARLE propose *Leptoniella* Earle pour désigner les *Leptonia* de FRIES, *Chamaeota* (W. G. Smith) Earle à la place de *Annularia*, *Pseudofarinaeus* Batt. ex Earle à la place de *Volvaria*.

En 1911, MURRILL propose *Volvariopsis* pour les *Volvaria* de FRIES, car *Pseudofarinaceus* Batt. a été interprété par O. KUNTZE, en 1891, dans un sens autre que celui de EARLE. On s'accorde actuellement pour appeler *Volvariella* Spegazzini (1899) les *Volvaria* de FRIES, mais il ne faut pas oublier que SPEGAZZINI a créé l'étiquette *Volvariella*, non pour désigner ces derniers, mais bien pour désigner un genre affine aux *Volvaria* de FRIES, « sed stipite cartilagineo cum pileo concreto distinctum ». A la suite de l'étude de l'holotype de *Volvariella argentina* Speg. (type de *Volvariella*) par SINGER (1950) et par SHAFFER (1962), on ne peut guère douter que, malgré ces différences, *Volvariella* doit être considéré tout au plus comme une section des *Volvaria* de FRIES. En effet, *V. argentina* a les spores lisses et la trame des lames inversée de nos *Volvaria*.

Signalons enfin que *Pluteus* a été considéré comme genre par FRIES lui-même, en 1835-1836, mais n'oublions pas que FRIES prenait alors *Pluteus* dans un sens fort différent de celui qu'il a donné à ce nom à partir d'*Epicrasis*, puisque le genre *Pluteus* comprenait alors, non seulement les *Pluteus* d'*Epicr.*, mais aussi les *Volvaria* et même des *Pratelli* (*Psalliota*) et des *Dermini* (*Pluteolus*).

## B. LE SYSTEME DE FRIES, VU PAR DES AUTEURS AYANT UTILISE DES CARACTERES MICROSCOPIQUES A LA DELIMITATION DES GENRES.

L'étude des spores a fourni de précieux éléments, permettant de mieux juger des affinités des espèces.

### 1°. PLUTEACEAE.

On sait que les spores sont régulièrement arrondies et lisses, aussi bien chez les *Pluteus* que chez les *Volvaria*, ce qui confirme l'affinité de ces deux coupures, déjà affirmée par FRIES.

### 2°. RHODOPHYLLACEAE.

#### a. INTRODUCTION.

Dans l'immense majorité des espèces, les spores sont morphologiquement très différentes de celles des *Pluteaceae*.

On a su très tôt que, dans la plupart d'entre elles, dans les *Entoloma* par exemple, le contour de la spore est anguleux, quelle que soit l'orientation sous laquelle on l'observe. C'est que la spore est polyédrique ; chaque angle du contour correspond à une arête vue par un bout, et ces arêtes sont anastomosées en réseau, de manière à délimiter des facettes, celles-ci pour la plupart à 3, 4, ou 5 côtés (Fig. 116, c, d). FAYOD s'en est sans doute aperçu le premier, puisqu'il a décrit une telle spore comme « anguleuse-prismatique ».

En 1889, FAYOD reconnaissait que la spore de *Clitopilus prunulus* (= *orcella*) et de quelques autres espèces est pourvue de « côtes méridiennes comme le fruit des Ombellifères ». La même année, SCHROETER écrivait que la spore de *Clitopilus prunulus* présente des sillons longitudinaux.

La microscopie électronique de coupes ultrafines a clairement démontré que les arêtes du polyèdre sporique des espèces à spores anguleuses correspondent exactement aux côtes méridiennes de *Clitopilus prunulus*. A leur niveau, la paroi fondamentale de la spore, l'épispore, opaque aux électrons, est pliée ;

les arêtes ou les côtes de la spore correspondent aux saillies de ces plis. PERREAU-BERTRAND l'a montré, en 1967, pour *Clitopilus prunulus*, CLÉMENÇON, en 1970, pour des espèces à spores anguleuses-polyédriques (Fig. 114, en haut).

L'enveloppe endosporique, présente dans la spore mûre de toutes les *Pluteales*, a presque toujours, chez les *Rhodophyllaceae*, une forme plus banale que celle de l'épispore ; son contour est beaucoup plus arrondi et ne montre pas de plis. Entre elle et les plis épisporiques se trouve une couche particulière, bien mise en évidence et décrite par CLÉMENÇON (1970-1974), qui l'a appelée « épícorium » (Fig. 114, en haut). Du fait de la différence de forme entre épispore pliée et endospore non pliée, l'épícorium est plus épais sous les plis épisporiques qu'ailleurs ; il forme, sous chaque pli épisporique, une crête qui comble l'angle dièdre formé par ce pli.

Nous avons montré qu'en utilisant le traitement potassique, ces grandes lignes de l'architecture de la paroi sporique des espèces à épispore pliée sont parfaitement discernables en photonique. Pour un traitement d'une durée convenable, l'épispore gonfle en perdant sa réfringence, ce qui permet de bien voir l'endospore, alors très réfringente (Fig. 117, (a) à (e)) ; un traitement potassique plus prolongé peut éliminer entièrement l'épispore, dégageant l'ensemble de l'endospore et des crêtes épícoriales qu'elle porte (KÜHNER, 1948), (Fig. 117, (f) à (j)).

Si la plupart des *Pluteales* autres que les *Pluteaceae* ont la spore ornée de côtes ou d'arêtes, certaines, que l'on range souvent dans un genre spécial *Rhodocybe*, ont la spore verruqueuse ; les Fig. 3 et 115 montrent que leur paroi sporique a une structure qui n'est pas fondamentalement différente de celle des autres *Rhodophyllaceae*.

#### b. PLUTEALES DONT LES SPORES SONT NETTEMENT ANGULEUSES, QUELLE QUE SOIT L'ORIENTATION SOUS LAQUELLE ON LES OBSERVE.

En 1886, QUÉLET a créé un genre **Rhodophyllus** pour les espèces dont les spores sont à la fois rosées et anguleuses. Ce genre regroupe de nombreuses espèces qui avaient été classées par FRIES dans ses coupures *Entoloma*, *Nolanea*, *Leptonia*, *Eccilia*, *Clitopilus* et *Claudopus*.

Le remembrement effectué par QUÉLET était indispensable car, même réduites à leurs espèces à spores anguleuses, les coupures friésiennes qui viennent d'être évoquées sont loin d'être nettement délimitées les unes par rapport aux autres. A la suite de PATOUILLARD (1900), nombre d'auteurs modernes ont adopté, non seulement le remembrement proposé par QUÉLET, mais encore l'étiquette générique *Rhodophyllus*, choisie par ce dernier pour désigner le produit du remembrement. J. E. LANGE l'a fait dès 1921. SINGER a adopté cette position dans les trois éditions de ses « Agaricales in modern taxonomy », dont la première date de 1949. Dans la « Flore analytique » (1953) nous avons également suivi QUÉLET, mais il faut reconnaître que quelques auteurs modernes préfèrent appeler *Entoloma* l'ensemble que QUÉLET appelait *Rhodophyllus* ; c'est par exemple ce qu'ont fait HESLER (1967) dans sa révision monographique de *Rhodophylles* d'Amérique du nord, et A. H. SMITH (1973).

Il nous semble que le problème du choix entre *Rhodophyllus* et *Entoloma* est exactement de même nature que celui du choix entre *Drosophila* et *Psathyrella*, et qu'il doit par conséquent être résolu de la même manière. C'est la raison pour laquelle, ayant accepté dans le présent mémoire de remplacer *Drosophila* par *Psathyrella*, comme l'a fait SINGER, nous ne pouvons faire autrement que de remplacer *Rhodophyllus* par *Entoloma*.

Des spores de Rhodophylle sont produites par un champignon gastéroïde que FRIES a décrit en 1840 sous le binôme *Acurtis gigantea* Fr. Depuis, ce champignon gastéroïde a souvent été rencontré en compagnie d'un champignon lamellé, *Ag. abortivus* Berk. et Curt., et l'on pense généralement qu'il s'agit de la même espèce, laquelle serait susceptible de produire deux sortes de fructifications : des fructifications de type *Hyménomycète* et des fructifications de type *Gastéromycète* ; si celles-ci produisent moins de spores que celles-là, elles en produisent indiscutablement et elles sont du même type Rhodophylle.

Légalement, *Acurtis* a la priorité sur *Entoloma* et sur *Rhodophyllus*, mais outre qu'il paraîtrait assez curieux de désigner des *Hyménomycètes* sous un nom générique proposé pour une forme *gastéroïde*, cette manière de faire entraînerait naturellement un nombre de combinaisons nouvelles très voisin de 100 %, ce qui n'est évidemment pas souhaitable.

Il est certain que le nombre de combinaisons nouvelles est moins élevé si l'on choisit *Rhodophyllus* plutôt que *Entoloma* pour désigner le même ensemble, et que le premier choix éviterait les confusions qu'entraîne inévitablement le second, mais il faut reconnaître qu'aucune de ces considérations n'a joué lorsque l'on a choisi *Psathyrella* pour désigner les *Drosophila* de QUÉLET.

Pour les auteurs qui préfèrent appeler *Entoloma* les *Rhodophyllus* de QUÉLET, se pose naturellement le problème de savoir si l'on doit remplacer *Rhodophyllaceae* par *Entolomaceae* comme l'a proposé A. H. SMITH (1973). Nous ne le pensons pas, simplement pour des raisons de stabilité de la nomenclature. Il est d'ailleurs curieux de constater que SMITH, qui a supprimé *Stropharia* comme genre, incluant ses espèces visqueuses dans le genre *Psilocybe*, ait conservé *Strophariaceae* comme nom de famille ; il y a là, nous semble-t-il une incohérence manifeste.

c. PLUTEALES DONT LES SPORES SONT SIMPLEMENT VERRUQUEUSES SUR LES VUES DE FACE ET DE PROFIL ET CHAMPIGNONS QUI LEUR RESSEMBLENT PAR LEURS SPORES ROSEES ET VERRUQUEUSES.

En 1913, R. MAIRE crée un genre **Rhodopaxillus** pour des espèces rangées par FRIES dans sa coupure *Tricholoma* des *Leucospori*, mais qui se distinguent des *Tricholomes* typiques par le fait que leur sporée est incarnate et non blanche, et par le caractère verruqueux de leurs spores. Ayant pris comme type *Ag. panaeolus* Fr., il classait encore dans ses *Rhodopaxillus* les *Ag. nudus*, *saevus*, *sordidus* et *truncatus* ; en 1927 il y ajoutait *Omphalia fallax* Quélet.

En 1924, R. MAIRE crée un genre **Rhodocybe** pour le seul *Ag. caelatus* Fr., que son auteur avait également rangé dans ses *Tricholoma*. Selon R. MAIRE, *Rhodocybe* partage avec *Rhodopaxillus* le fait qu'en masse les spores sont « sordide roseae » et que, sous le microscope, elles sont verruqueuses, mais s'en distingue par la présence de cystides.

En 1945, considérant que la présence ou l'absence de cystides ne suffit pas pour caractériser un genre, nous avons versé *Rhodocybe caelata* dans les *Rhodopaxillus*. Nous avons fait remarquer alors, que les espèces du genre *Rhodopaxillus* ainsi élargi peuvent être réparties en deux groupes : les *R. nudus*, *panaeolus* et *sordidus* possèdent des boucles et leurs spores sont uninucléées, alors que les *R. caelatus*, *fallax* et *truncatus* n'ont pas de boucles et ont deux noyaux par spore.

En 1949, s'inspirant peut-être de ce système, SINGER découpe le genre *Rhodopaxillus*, tel que nous l'avions élargi, en deux genres : *Lepista* et *Rhodocybe*. Il transfère dans les *Rhodocybe* les espèces sans boucles qui avaient été placées dans les *Rhodopaxillus* par MAIRE (*truncatus*), par KONRAD et MAUBLANC (*mundu-*

lus) ou par lui-même. Pour le genre *Rhodopaxillus* ainsi épuré, SINGER préfère l'étiquette **Lepista**, préférence que nous partageons depuis 1975.

Alors qu'il laissait dans les *Tricholomataceae* les *Lepista* ainsi définis, il transférait dans les *Rhodophyllaceae* les *Rhodocybe* ainsi agrandis, malgré leurs spores qu'il qualifiait de « rugueuses-verruqueuses », comme le sont celles de nombreux *Lepista* ; il le faisait parce qu'il avait remarqué que, vues par l'une ou par l'autre de leurs extrémités, les spores de *Rhodocybe* se montrant fortement anguleuses.

MALENÇON (1959) a mieux exprimé la différence fondamentale entre une spore de *Rhodopaxillus* typique et une spore de *Rhodocybe*, en montrant que, seule la paroi sporique des vrais *Rhodopaxillus* (les *Lepista* de SINGER) est réellement verruqueuse, celle des *Rhodocybe* n'étant que cabossée.

Nous avons montré, en 1969, que l'emploi du Bleu Coton en solution lactique permet d'apprécier plus facilement cette différence. Chez les *Lepista*, les verrues se détachent alors en bleu foncé sur fond pâle, ceci jusqu'à maturité complète, alors que, chez les *Rhodocybe*, la paroi cabossée se colore uniformément en bleu, du moins sur les spores immatures, ce qui permet de reconnaître aisément le bossellement sur la coupe optique.

Grâce à l'étude en microscopie électronique de coupes ultrafines, BESSON a montré (1969) que la couche cabossée de la spore des *Rhodocybe* est essentiellement formée par l'épispore, comme chez les *Inocybe* à spores gibbeuses, mais alors que, chez la plupart de ces derniers, les gibbosités creuses de cette couche restent creuses du côté interne, chez les *Rhodocybe*, elles sont toujours remplies, comme l'a montré BESSON, par un matériau dépendant d'une couche que l'on ne rencontre ailleurs que chez les *Rhodophyllus* et les *Clitopilus*, et que CLÉMENÇON a appelée (1970) « épícorium » ; elle a également reconnu que, comme celle des *Rhodophyllus* et des *Clitopilus*, la spore des *Rhodocybe* forme une endospore facilement mise en évidence en photonique grâce au fait que, comme celle des *Rhodophyllus* et des *Clitopilus*, elle se colore par le Rouge Congo ammoniacal après attaque de l'épispore par une lessive de potasse. Elle a reconnu que les ornements épícoriaux se colorent par le Bleu Coton lactique après lyse potassique convenable de l'épispore, aussi bien chez les *Rhodocybe* que chez les *Rhodophyllus* et les *Clitopilus*.

Finalement, on peut conclure, à la suite des recherches de BESSON, que les seules différences entre les spores des *Rhodocybe* et celles des *Rhodophyllus* et *Clitopilus*, se ramènent à la forme des ornements sur la vue de face de la paroi sporique : alors que l'épispore des *Rhodophyllus* et des *Clitopilus* est plissée, et que les ornements épícoriaux sont des crêtes allongées comblant ces plis, l'épispore des *Rhodocybe* est déformée par des bosses comblées par des ornements épícoriaux qui, vus de face, sont des verrues arrondies et non des crêtes allongées.

D'après les recherches d'électronique de BESSON (1970), les ornements sporiques des *Lepista* sont des verrues pleines, d'origine périsporique, reposant sur l'épispore non cabossée, et il n'y a pas d'endospore. La paroi sporique des *Lepista* est en somme construite comme celle des *Melanoleuca*, à cette différence près que les verrues sporiques des *Lepista* ne sont pas amyloïdes.

Il est donc bien évident que nous avons eu tort de ranger, en 1946 et en 1953, les *Lepista* et *Rhodocybe* dans une même tribu. Nous pensons aujourd'hui que ces deux genres appartiennent, non seulement à deux familles différentes comme l'a indiqué SINGER, mais même à deux ordres distincts : les *Lepista* sont des *Tricholomatales* ; les *Rhodocybe* sont des *Pluteales*.

Bien que, d'après nos observations, *Ag. nitellinus* se rapproche plus, par la présence de boucles et d'un seul noyau dans ses spores, des *Lepista* que des *Rhodocybe*, c'est dans ce dernier genre qu'il doit être placé de par la constitution de sa paroi sporique, comme l'a prétendu MALENÇON dès 1959, et comme l'a définitivement démontré BESSON, en 1969, grâce à l'étude, en microscopie électronique, de coupes ultrafines.

En terminant cet aperçu historique sur la coupure *Rhodocybe*, remarquons que, si certaines des espèces que l'on y place actuellement, *Ag. mundulus* et *Ag. popinalis* par exemple, étaient rangées par FRIES dans les *Hyporhodii* de sa coupure *Clitopilus*, d'autres étaient classées par cet auteur dans les *Leucospori*, soit dans les *Tricholoma* (*Ag. caelatus*), soit dans les *Clitocybe* (*Ag. hirneolus*), soit dans les *Collybia* (*Ag. nitellinus*). Deux autres *Rhodocybe* étaient également classés dans les *Leucosporés* par QUÉLET, l'un dans les *Tricholoma* (*Ag. truncatus*), l'autre dans les *Omphalia*, c'est-à-dire dans les *Clitocybe* au sens friesien (*Omphalia fallax*).

Dans ces conditions, la coupure *Rhodocybe* pouvait apparaître comme un groupe charnière entre les *Leucosporés* et les *Rhodosporés* de la coupure *Clitopilus*; c'est la raison pour laquelle nous en avons placé les espèces dans une tribu particulière, *Orcellés*, comprenant à la fois les *Clitopilus* et les *Rhodopaxillus*. Nos connaissances actuelles sur la constitution de la paroi sporique ont définitivement démontré que, telle que nous la concevions, en particulier dans la « Flore analytique », la tribu *Orcellés* est un ensemble artificiel qui n'a plus de raison d'être.

En fait, aucun *Rhodocybe*, même parmi ceux qui étaient autrefois rangés dans les *Leucospori* à partir de FRIES, n'a la sporée réellement blanche. FRIES s'en était lui-même aperçu dès *Epicr.* et, dans *Monogr.*, on lit, à propos de *Ag.* (*Clitocybe*) *hirneolus* : « cum *Ag. Trichol. caelato* et *A. Clit. parili...* peculiarem gregem, *sporis cinereo-albidis* diversam strictè sistens ». Dans *Epicr.*, il écrivait, à propos de *Ag. caelatus* : « habitu et sporidiis sordide albidis *A. hirneolo* et *parili proximus* ».

En 1924, R. MAIRE créait un genre **Rhodotus** pour *Ag. palmatus* Fries, dont il disait les spores rose clair en masse, subglobuleuses et echinulées comme celles des *Lactaires* et des *Russules*, et qu'il distinguait de *Rhodopaxillus* par la forme subglobuleuse des spores, les lames non séparables et le stipe excentré.

La microscopie électronique par transmission a montré à BESSON (1969) que l'ornementation de la spore de *Rhodotus* est, comme celle des *Rhodocybe*, uniquement due à ce que l'ensemble, d'épaisseur uniforme, constitué par l'épispore et les couches plus externes, est cabossé. Après avoir longuement hésité quant à la position à attribuer à ce genre *Rhodotus*, nous préférons le placer dans les *Tricholomatales*.

#### d. PLUTEALES DONT LES SPORES SONT POURVUES DE COTES MÉRIDIENNES.

Lorsque FAYOD découvrit (1889) que les spores de quelques espèces de champignons lamellés, en particulier *Ag. orcella*, sont « pourvues d'un certain nombre de côtes méridiennes comme le fruit des *Ombellifères* », il créa pour elles ses genres **Hexajuga** et **Octojuga**, en les considérant comme les seuls genres de sa tribu *Fusisporés*. Il est clair que l'on ne saurait conserver ce nom de tribu pour les deux genres en question, FAYOD ayant créé un genre *Fusispora* pour un champignon qu'il a placé avec les *Lépiotes*, et non dans cette tribu. C'est pourquoi, en 1926, nous avons proposé de remplacer *Fusisporés* par *Jugasporés*.

Les différences entre les genres *Hexajuga* et *Octojuga* résident, selon FAYOD, d'une part dans le nombre de côtes de la spore, comme l'indiquent les dénominations génériques choisies, d'autre part dans la forme générale du carpophore. Alors que les *Hexajuga* ont le stipe « excentrique ou latéral », les *Octojuga* auraient le « pileus sessile (toujours ?) ». Il y aurait 8 côtes méridiennes sur la spore des *Octojuga* et seulement 6 chez les *Hexajuga* ; c'est évidemment par suite d'un lapsus que FAYOD a attribué huit côtes à la spore de ses *Hexajuga*, puisque les précisions qu'il donne sur leur position et le croquis qui figure à la fin de son ouvrage ne peuvent laisser aucun doute sur le nombre 6.

Il est certain que le nombre de côtes de la spore est un mauvais caractère générique ; dans une même espèce, notre *Octojuga pleurotelloides*, nous avons vu le nombre de côtes osciller de 6 à 10 suivant les spores. Nous ne savons pas s'il existe des *Octojuga* dont le chapeau soit sessile dès l'origine, mais dès 1926, nous notions que ce que nous devions appeler *O. pleurotelloides*, a le chapeau « d'abord mésopode, mais vite dimidié ou échancré-réniforme, avec le stipe oblitéré ». Cette observation permettait d'imaginer l'existence possible de types morphologiquement intermédiaires entre les *Hexajuga* et les *Octojuga* ; ceux-ci ayant été trouvés par JOSSERAND (1941) puis par SINGER (1942), ces auteurs ont fusionné *Octojuga* et *Hexajuga* dans un même genre ; ils auraient pu l'appeler *Hexajuga*, ce nom ayant la priorité de quelques lignes sur *Octojuga* ; ils ont préféré l'appeler *Clitopilus*, arguant du fait que *Ag. orcella* doit être considéré comme type du genre *Clitopilus*. Ils avaient été précédés par PATOUILLARD qui, en 1900, unissait déjà les *Hexajuga* et *Octojuga* de FAYOD en un seul genre **Clitopilus**.

On peut s'étonner du fait que FAYOD n'ait pas conservé l'étiquette générique *Clitopilus* pour l'un des restes du démembrement des *Clitopilus* friesiens, plus précisément pour ses *Hexajuga* puisque, dans le texte qu'il a consacré à sa tribu *Goniosporés*, on peut lire : « *Clitopilus* Fr. — Ce genre n'a probablement plus de raison d'exister, attendu que plusieurs *Orcelli* Fr., constituent un groupe spécial (nos *Jugaspora*), et que les deux autres *Clitocybes* que je connais (*Ag. leucocarneus* et *Ag. undatus*) ont exactement les caractères de l'*Eccilia rhodocylix* ». Soulignons en passant deux lapsus de ce texte : dans aucun autre passage du mémoire de FAYOD il n'est question de *Jugaspora* (il s'agit de ses *Fusisporae*) ; au lieu de *Clitocybe* il faut évidemment lire *Clitopilus*.

A partir de 1934, R. HEIM a considéré qu'il n'est pas raisonnable de conserver l'étiquette générique *Clitopilus* pour les *Fusisporés* de FAYOD. Cette opinion est basée sur l'idée que la coupure *Clitopilus*, telle que conçue par FRIES depuis *Epicrisis*, renferme, non seulement des espèces à spores anguleuses que QUÉLET a transférées dans son genre *Rhodophyllus*, des espèces à spores costées pour lesquelles FAYOD a créé son genre *Hexajuga* et des espèces à spores verruqueuses rattachées au genre *Rhodocybe* de R. MAIRE, mais encore des espèces à spores lisses, et qu'il convient donc de conserver l'étiquette *Clitopilus* pour ce résidu d'espèces à spores lisses. Plusieurs problèmes se posent concernant ces « *Clitopilus* à spores lisses » : leur spores sont-elles réellement lisses et, dans l'affirmative, ces champignons ne seraient-ils pas tout simplement des *Clitocybe* ? On sait en effet que plusieurs *Clitocybe* authentiques ont une sporée nettement rosée.

En 1957, HEIM écrivait encore que *Clitopilus sensu stricto* correspond pour lui « aux *Clitopiles* à spores ni créées ni verruqueuses, mais bien elliptiques et lisses ». R. MAIRE n'a pas partagé cette opinion puisque, en 1936, il créait un genre **Clitopilopsis** (= *Pluteospora* Maire, 1935, nom. nud.) pour les *Clitopilus*

à spores lisses. Le type de ce genre est *Clitopilopsis arthrocytis* Kühner et Maire, 1946, qui, selon HEIM, n'est autre que *Clitopilus pallidus* Heim, 1934, et, selon nous (1946), que *Ag.* (*Clitocybe*) *hirneolus* Fr. HEIM considérant, semble-t-il, que son *C. pallidus* est le type du genre *Clitopilus*, réduit par lui aux espèces à spores lisses, le problème est de savoir si ce champignon a réellement les spores lisses. Ayant repris son étude en 1946, nous avons reconnu que le contour de la spore est très confusément anguleux et non régulièrement arrondi, fait qui a été confirmé, en particulier par HORAK, en 1968.

Utilisant le traitement potassique, BESSON (1969) a montré que l'aspect confusément anguleux de la spore n'est dû qu'à l'épispore, et que ce champignon possède en outre une endospore fort développée, contrairement aux *Clitocybe*; des observations inédites nous ont appris que cette endospore n'est pas absolument lisse; elle est très subtilement ruguleuse-punctuée. *Ag. hirneolus* est donc un *Rhodocybe*.

Compte tenu de ces connaissances, on est tenté, en suivant le raisonnement de HEIM, de dire que l'on aurait dû conserver *Clitopilus* pour les champignons que l'on range actuellement dans le genre *Rhodocybe*, comme par exemple *Ag. mundulus*, que FRIES classait dans sa coupure *Clitopilus*.

Ce problème ne se pose naturellement pas aux Mycologues qui suivent la classification que nous avons proposée dans la « Flore analytique », puisque, dans cet ouvrage, le genre *Clitopilus* comprenait deux sous-genres: *Euclitopilus*, groupant les espèces à spores costées, et *Rhodocybe*, groupant les espèces à spores verruqueuses. Tel qu'ainsi conçu le genre *Clitopilus* s'oppose au genre *Rhodophyllus* par le fait que les ornements de la spore, qu'il s'agisse de verrues ou de crêtes, ne sont pas anastomosés et ne délimitent donc pas de facettes polygonales.

Nous ne pensons pas qu'en séparant *Rhodocybe* de *Clitopilus*, sur la seule base d'une forme différente des ornements de la spore, on réalise une classification naturelle. On se trouve en effet conduit à placer dans un même genre que *Ag. nitellinus*, les *Ag. fallax* et *mundulus* qui ne lui ressemblent pas, et dans un autre genre, *Ag. prunulus*, malgré le grand nombre de caractères qu'il présente en commun avec les deux dernières espèces citées: morphologie générale du carpophore, couleur, odeur de farine, absence de boucles, présence de deux noyaux par spore, etc...

Dès 1938, J. E. LANGE rangeait, comme nous l'avons fait dans la « Flore analytique », les *Ag. prunulus*, *mundulus*, *fallax* et *popinalis* dans un même ensemble *Clitopilus*, comprenant, disait-il, tous les *Clitopilus* de FRIES qui ne peuvent trouver place dans le genre *Rhodophyllus*, à cause de leurs spores non anguleuses, mais il ne considérait *Clitopilus* que comme l'un des deux sous-genres de son genre nouveau **Paxillopsis**, l'autre étant *Ripartites*.

Ce que l'on sait actuellement de la constitution de la paroi sporique, notamment grâce à la microscopie électronique, montre que, si LANGE avait raison lorsqu'il pensait que les *Clitopilus* tels qu'il les concevait n'ont pas d'affinités étroites avec les *Rhodopaxillus* (*Lepista* sensu Singer), il avait tort de rapprocher dans un même genre les *Ripartites* et les *Clitopilus*; les caractères de la spore qui éloignent les *Clitopilus* des *Rhodopaxillus* sont en effet les mêmes que ceux qui éloignent les *Clitopilus* des *Ripartites*.

(à suivre).