

BULLETIN MENSUEL
DE LA
SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

FONDÉE EN 1822

RECONNUE D'UTILITÉ PUBLIQUE PAR DÉCRET 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

JUGET J. et LAFONT T. — Description de <i>Peloscolex Turquini</i> , n. sp. et redescription de <i>Peloscolex Moszynskii</i> , Kasprzak, 1971, (<i>Tubificidae Oligochaeta</i>), avec quelques remarques sur la répartition du genre <i>Peloscolex</i> dans les eaux douces françaises	75
YI Beom Jun. — La flore algale du Periphyton epiphyte et son évolution dans les étangs piscicoles de la Dombes (Ain)	119
KÜHNER R. — Les grandes lignes de la classification des Agaricales, Plutéales, Tricholomatales (suite)	81

II. UNE COUPURE ADMISE PAR FRIES, NE RENFERMANT QUE DES ESPÈCES A STIPE EXCENTRE OU NUL QU'IL N'A CLASSEES (HYM. EUR.) DANS LES HYPORHODII QU'APRES LES AVOIR RANGEES (EPICR. ET MONOGR.) DANS LES DERMINI.

Il s'agit de la coupure **Claudopus**, qui, telle que l'avait conçue son auteur W. G. SMITH, en 1870, était hétérogène, comprenant notamment des espèces à spores anguleuses, que QUÉLET a transférées, avec raison, dans son genre *Rhodophyllus*, et des espèces ayant des spores de forme banale, qui sont des *Crepidotus*. Nous avons déjà développé l'historique du genre *Claudopus*, à propos des *Agaricales* de la famille *Strophariaceae*. Rappelons simplement ici qu'on ne laisse plus, dans la coupure *Claudopus*, que les espèces à spores anguleuses.

III. UNE PLUTEALE MESOPODE EGAREE PAR FRIES DANS SES DERMINI.

Il s'agit de *Ag. cucumis*, que l'on range actuellement dans le genre **Macro-cystidia** Jossierand, 1933.

Ce genre a été créé, en 1931, par R. HEIM, sous la dénomination *Macrocyctis*, qui a dû être changée, *Macrocyctis* étant utilisé depuis longtemps pour désigner un genre d'Algues brunes.

Le nom *Macrocyctis* évoque une particularité que HEIM considérait comme l'un des caractères fondamentaux de ce genre, à savoir la présence de cystides volumineuses sur les lames et dans les revêtements du chapeau et du stipe. Dans sa clé des genres d'Ochrosporés, HEIM indique un autre caractère anatomique : la cuticule serait hyméniforme ; en fait elle ne l'est que très imparfaitement, les cellules claviformes du revêtement piléique étant souvent obliques par rapport à la surface du chapeau et non parfaitement redressées.

Dans sa clé des genres d'Ochrosporés, HEIM range *Macrocyctis* à côté de *Tubaria*, ces deux genres s'opposant, selon lui, aux autres *Ochrosporés*, par les spores peu colorées, à membrane simple, subhyaline, sans pore germinatif ni cal : il dit les spores paille chez les *Tubaria*, paille rosé (par le plasma) chez *Macrocyctis*, ocracé rougeâtre en masse.

Concernant la position systématique de *Ag. cucumis*, FRIES a égaré la plupart des auteurs en prétendant (*Monogr.*) que ses spores sont ferrugineuses, ce qui l'a fait ranger par lui (*Systema*) dans ses *Cortinari* de la tribu *Dermocybe*, puis, à partir d'*Epicr.*, dans ses *Naucoria*.

R. HEIM rappelle que plusieurs auteurs ayant constaté la couleur rosée de ses spores ont rattaché *cucumis* aux *Nolanea*, ainsi KALCHBRENNER (1874), GILLET (1878), SACCARDO (1887). Dans cet ordre d'idées, on peut ajouter que l'on considère généralement comme synonymes de *Ag. cucumis*, les *Ag. nigripes* Trog. et *psciodorus* Cesati, que FRIES, qui ne les avait vues qu'en icône, plaçait lui-même dans ses *Nolanea*.

En 1889, SCHROETER, qui admet que, par sa sporée tirant fortement sur le rougeâtre, *cucumis* pourrait être cherché dans les *Nolanea*, ne verse cependant pas cette espèce dans cette coupure à cause, précise-t-il, de la forme trop différente de ses spores, qui ne sont pas anguleuses comme le sont celles des *Nolanea* : malgré ses spores rosées, il la laisse donc dans les *Dermini*.

R. HEIM a sûrement suivi le même raisonnement puisqu'il a écrit que le rattachement aux *Nolanea* « ne peut évidemment être soutenu, étant donnée l'uniformité des caractères anatomiques tout à fait différents de ceux de *N. cucumis* ». Bien que HEIM ait écrit « Le maintien de cette espèce parmi les

Ochrosporés peut être difficilement contesté», il notait cependant son isolement taxonomique dans cet ensemble, dont aucune autre espèce ne possède l'odeur très spéciale de *Ag. cucumis*. Or cette odeur, si elle est effectivement aberrante parmi les *Ochrosporés*, ne l'est absolument pas parmi les *Rhodophyllus* ; on sait que plusieurs formes qui gravitent autour de *R. mammosus* présentent une odeur du même type.

Depuis 1936, SINGER place *Macrocyttidia* dans sa famille des *Tricholomataceae*, où dominent les espèces à spores blanches, mais où l'on place également quelques espèces à spores rosées, comme celles du genre *Lepista* (ex. *Rhodopaxillus*). En 1975, il place *Macrocyttidia* dans la même tribu que les *Lepista*, alors qu'en 1949 et 1962 il plaçait ce genre dans la même tribu que *Flammulina* (*Collybia*) *velutipes*. En 1962, SINGER admettait que, comme l'avait écrit HEIM, la paroi sporique de *Macrocyttidia* est simple, comme elle l'est chez une foule d'*Agaricales* à spores blanches ; en 1975, s'il écrit encore que la paroi sporique est simple, il ajoute que la couche externe de cette paroi est cyanophile, ce qui revient à dire que cette paroi n'est pas simple !

Les recherches d'électronique sur coupes ultrafines de BESSON-ANTOINE (1972, Thèse inédite) puis de CAPELLANO (1976) et les nôtres propres (1973), en photonique, après traitement potassique, ont montré que la paroi sporique de *Macrocyttidia cucumis* ne diffère en rien de celle des *Pluteus* (Fig. 114, en bas, et 119, en haut).

Anatomiquement, *Macrocyttidia* diffère de *Pluteus* par le fait que la trame de ses lames n'est pas inversée ; chez *M. cucumis* nous l'avons trouvée régulière ou même très régulière, avec sous-hyménium rameux, très mince.

Selon HORAK (1968), qui a étudié le type de *Galeromyccena mirabilis* Vel., ce champignon est indiscutablement une espèce du groupe de *Macrocyttidia cucumis*. D'après l'auteur de l'espèce et du genre, les spores sont « laete luteolae », les lames « laete carneo fulvidae », pourvues de grandes cystides, 40-55 × 10-16 μ m, atténuées en pointe, et le stipe brun noir, cartilagineux, presque corné. ***Galeromyccena*** est donc synonyme de *Macrocyttidia*.

IV. CONCLUSION SUR LA DELIMITATION DES GENRES DE PLUTEALES.

Les deux coupures de *Pluteaceae*, *Volvaria* et *Pluteus*, déjà distinguées par FRIES, sont admises comme genres par tous les auteurs modernes, mais il faut reconnaître que, malgré les recherches microscopiques, conserve toute sa valeur la remarque faite par FRIES dans *Monogr.*, à propos de la coupure *Volvaria*, dont l'étude précède immédiatement celle de la coupure *Pluteus* : « *Pluteorum* subgenus omnibus partibus, volva excepta, cum praecedente congruit ». Il est bien évident que, si des intermédiaires existaient entre *Pluteaceae* à volve membraneuse et *Pluteaceae* à voile universel plus ou moins évanescent, comme on en connaît dans le genre *Amanita*, les *Volvaria* devraient être placées dans le genre *Pluteus*, comme FRIES l'avait fait temporairement (1835-1836).

Si QUÉLET a rassemblé dans son genre *Rhodophyllus* les espèces à spores anguleuses des coupures *Entoloma*, *Nolanea*, *Leptonia*, *Eccilia*, *Clitopilus* et *Claudopus*, créées par FRIES ou admises par lui, il s'est aussitôt empressé de les rétablir comme sous-genres de *Rhodophyllus*, sans en modifier sensiblement les limites. Il est vrai que, comme l'a fait remarquer récemment (1974) ROMAGNESI, la classification friesienne « rend incontestablement assez bien compte de principaux faciès existant chez les *Rhodophylles* ». C'est la raison pour laquelle

plusieurs des coupures friésiennes, notamment *Entoloma*, *Nolanea*, *Leptonia*, ont été conservées par KÜHNER et ROMAGNESI (1953), par LARGENT et BENEDICT (1971) et par ROMAGNESI (1974), au prix d'ailleurs de modifications plus ou moins importantes de leur contour, nécessitées par l'utilisation de caractères microscopiques dont il sera question plus loin. Cependant, autant est tranchée la limite entre les genres de *Pluteaceae*, *Pluteus* et *Volvaria*, autant sont floues les limites entre les coupures rassemblées par QUÉLET dans son genre *Rhodophyllus*, coupures qu'il est donc sage de ne conserver que comme sous-genres.

Jusqu'à présent, nous ne connaissons pas d'intermédiaires entre la spore à crêtes anastomosées en réseau des *Rhodophyllus* d'une part, la spore à crêtes méridiennes de *Clitopilus prunulus* ou la spore à verrues ponctiformes de *Rhodocybe caelata* d'autre part. En utilisant la coloration de GIEMSA, nous avons reconnu la présence d'un réseau épícorial parfaitement constitué, même chez des *Rhodophyllus* dont le contour de la spore est à peine anguleux ou tout au plus faiblement sinuolé. Par contre, BESSON a montré qu'à la suite de traitements convenables, la crête épícoriale des *Clitopilus* peut se présenter comme un alignement de verrues ponctiformes, ce qui peut faire imaginer l'existence d'intermédiaires entre *Clitopilus* et *Rhodocybe* ; il faut cependant noter que, si chaque verrue épícoriale de *Rhodocybe* est coiffée par une gibbosité de l'épispore qui lui est propre et à même forme qu'elle sur la vue de face de la paroi, chaque file de verrues épícoriales de *Clitopilus* est couverte par un pli épisporique qui est commun à tous les éléments de la file.

L'absence d'intermédiaires entre les trois grands types d'ornementation de la spore des *Rhodophyllaceae* est l'unique raison pour laquelle on peut être tenté de considérer comme genres distincts les coupures *Rhodophyllus*, *Clitopilus* et *Rhodocybe* qui, dans la conception de SINGER, ne diffèrent l'une de l'autre que par la forme et la disposition des ornements de la spore, c'est-à-dire par d'infimes détails, puisque ces ornements ont même constitution fondamentale.

On ne pourrait alors s'empêcher de remarquer que la limite entre les genres de *Pluteaceae* est tout aussi tranchée, mais qu'elle repose également sur un seul type de caractère.

II. DONNEES GENERALES SUR LES PLUTEALES.

A. LA SPORE.

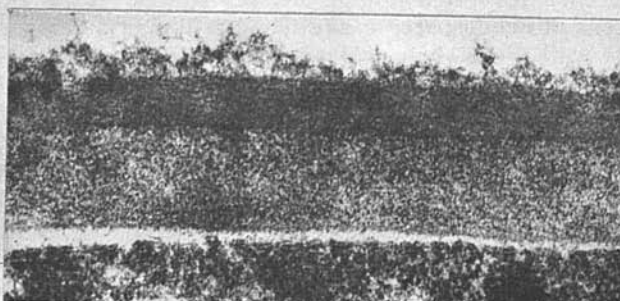
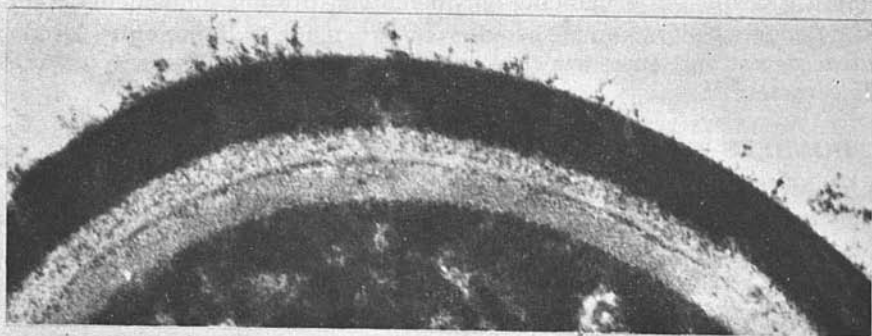
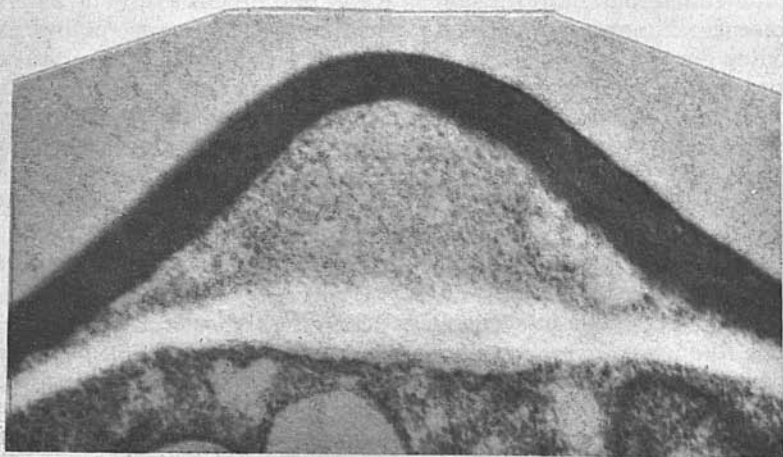
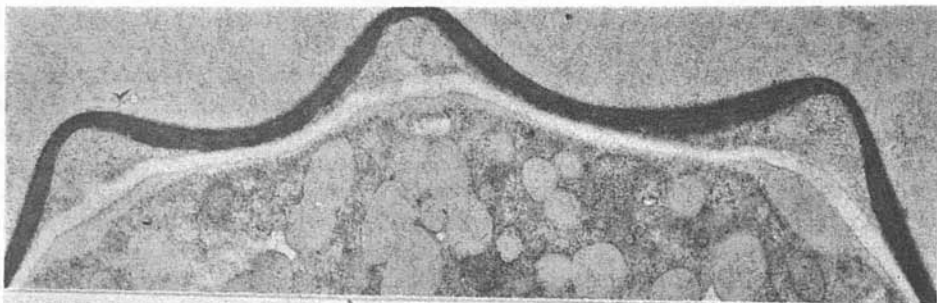
1°. LES GRANDES LIGNES DE L'ARCHITECTURE DE LA PAROI SPORIQUE.

a. Résultats obtenus grâce à l'étude de coupes ultrafines en microscopie électronique.

Comme il a été dit plus haut, chez celles des *Pluteales* dont la spore est ornée, c'est-à-dire chez les *Rhodophyllaceae*, on trouve, entre l'épispore très opaque aux électrons et l'endospore, une couche particulière, l'épícorium, couche fortement épaissie vers l'extérieur, suivant des verrues ou plus souvent des crêtes que tapisse l'épispore (Fig. 114, en haut).

S'il n'y a pas d'épícorium chez les *Agaricales*, il n'y en a pas davantage chez celles des *Pluteales* dont les spores ont un contour régulièrement arrondi et lisse, c'est-à-dire chez les *Pluteaceae* et chez les *Macrocyttidia*. Dans ces deux derniers ensembles, l'épispore et l'endospore sont en contact (Fig. 114, en bas), comme elles le sont chez les *Agaricales*.

Comme celle des *Agaricales*, l'endospore des *Pluteales* est toujours une enveloppe de formation tardive. Chez *Pluteus cervinus*, elle se forme après l'épispore (voir les clichés publiés par CAPELLANO et KÜHNER (1975)). Chez un *Rho-*



docybe. l'endospore ne s'édifie qu'après l'ensemble de l'épispore et de l'épicorium (voir les clichés publiés par RIOUSSET, JOSSE-RAND et CAPELLANO en 1977, relatifs à *Rhodocybe stangliana*) (Fig. 115).

L'épispore est donc la plus primitive des enveloppes résistantes de la paroi sporique, celle qui, par l'intermédiaire de la paroi du stérigmate, est initialement en continuité avec l'enveloppe résistante de la paroi de la baside.

b. Résultats obtenus en microscopie photonique.

Comme il a été dit plus haut, un traitement modéré par une lessive de potasse gonfle l'épispore, en abaissant son indice de réfraction, ce qui permet de bien voir l'endospore (Fig. 117, en haut, 120, 121). Un traitement potassique plus intense peut éliminer complètement l'épispore, ne laissant subsister que l'endospore s'il s'agit de *Pluteaceae* ou de *Macrocytidia*, que l'ensemble épispore + épicorium s'il s'agit de *Rhodophyllaceae* (Fig. 117, en bas). Les images sont particulièrement belles si le matériel ayant subi le traitement potassique est ensuite soumis à l'action d'une solution ammoniacale de Rouge Congo ou d'un colorant de la même famille : en effet, si l'endospore fixe le colorant, l'épispore gonflée reste absolument incolore. Sur du matériel de *Clitopilus prunulus* ayant subi un traitement potassique tel que l'épispore n'était pas éliminée, mais était fortement gonflée, nous avons pu reconnaître l'absence d'endospore dans pas mal de spores : une nouvelle preuve que l'endospore est une enveloppe de formation tardive.

Il arrive que l'endospore puisse être colorée électivement, sans traitement alcalin préalable. C'est ainsi que, dès 1938, nous avons mis en évidence l'existence d'une endospore elliptique chez un Rhodophylle, en utilisant une solution aqueuse de Bleu de Crésyl, qui n'avait fortement coloré (métachromatiquement) que l'endospore. En 1974, CLÉMENÇON a prétendu que, chez *Clitopilus prunulus*, le bleu de crésyl ne colore métachromatiquement que l'endospore ; il ajoutait que, chez cette espèce, l'endospore est la seule partie de la paroi sporique fixant le Rouge de Ruthénium et qui se montre pseudoamyloïde en présence du réactif de Melzer.

Au moins à certains stades, les ornements épicoriaux peuvent être également colorés après traitement potassique ayant gonflé ou éliminé l'épispore, soit par le Rouge Congo ammoniacal (Fig. 117), soit, comme l'a montré BESSON (1969) chez *Rhodocybe nitellina*, par le Bleu Coton lactique.

Plus récemment (1971), nous avons indiqué, qu'au moins à certains stades du développement ou de la maturation des spores, les ornements épicoriaux des Rhodophylles et des *Rhodocybe* peuvent être colorés sans traitement alcalin préalable, par le mélange de GIEMSA, qui présente en outre l'avantage de les

Fig. 114. — Paroi sporique de diverses *Pluteales*, telle que vue en électronique.

En haut : deux clichés de H. CLÉMENÇON, relatifs à deux espèces de *Rhodophyllus*. Remarquer, dans le cliché supérieur, la couche grise (épicorium) qui comble les espaces compris entre trois des plis (ici visibles) de l'épispore noire (ici tunica de Clémençon) et l'endospore blanche (corium de Clémençon). L'autre cliché figure, à un plus fort grossissement, l'une des crêtes formées par l'ensemble épispore + épicorium ; on y distingue l'aspect spongieux-spumeux caractéristique, selon CLÉMENÇON, de la couche qu'il appelle épicorium.

En bas : deux clichés de CAPELLANO. Le supérieur, qui se rapporte à un *Pluteus*, montre, sous l'épispore noire, une endospore stratifiée. Sur l'autre cliché, relatif à *Macrocytidium cucumis*, on reconnaît facilement l'endospore plus transparente que l'épispore qui l'enveloppe ; remarquer, à l'extérieur de cette dernière, une couche floconneuse, partie indiscutable du myxosporium.

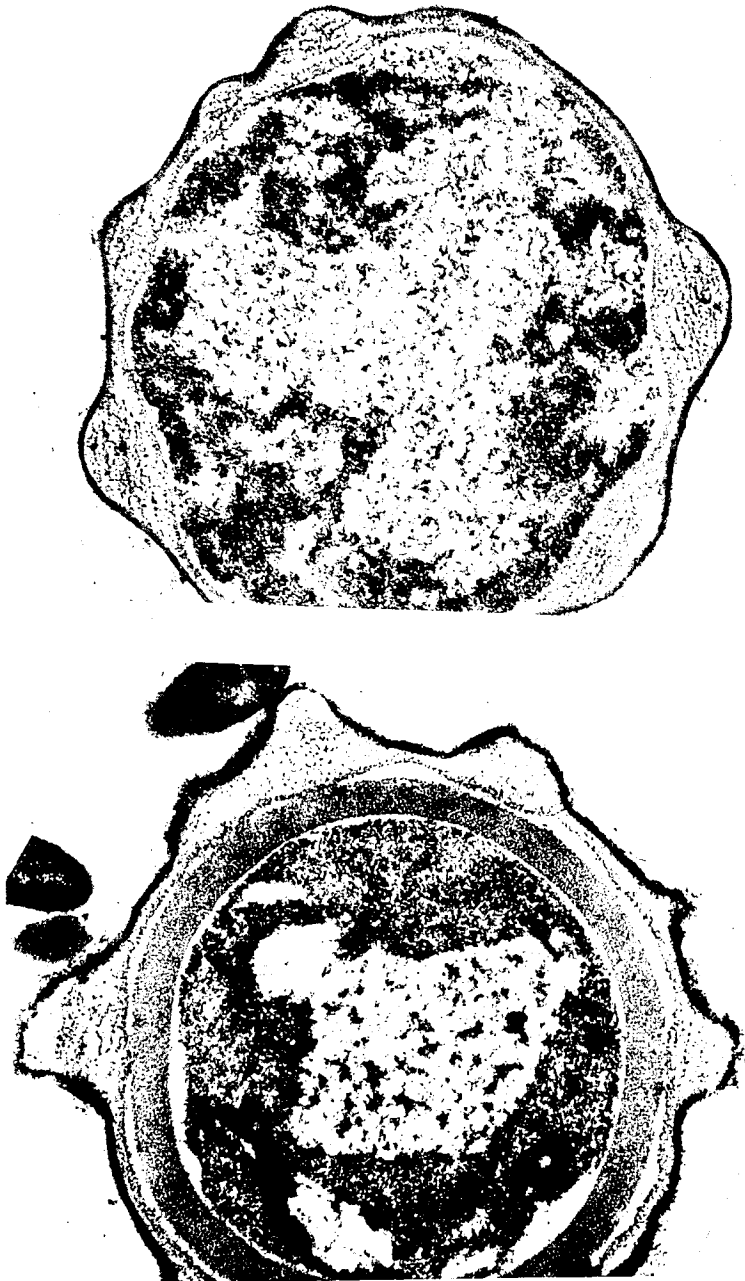


Fig. 115. — Spores de *Rhodocybe stangliana* (Bres. et Pfaff) Rioussel et Joss. (clichés d'électronique de CAPELLANO).

La ligne noire qui forme la limite externe de la spore est l'épispore.

En haut : spore immature, dont la paroi n'est encore formée que par l'épispore et par l'épicorium qui comble les gibbosités de l'épispore.

En bas : spore mûre ; sa paroi diffère de celle de la spore précédente par la présence d'une endospore, épaisse couche interne, d'épaisseur uniforme (ici grise).

teindre de façon beaucoup plus puissante et plus élective que le Rouge Congo ou les colorants de la même famille en solution ammoniacale, ce qui permet de reconnaître de très fins détails de l'ornementation épiceriale, qui passeraient inaperçus autrement.

Il est préférable de réaliser la coloration sur un frottis obtenu en broyant un feuillet de carpophore dans une goutte d'eau déposée sur une lame porte-objet de préparation microscopique : après étalement du produit de broyage, on laisse sécher. Le frottis ainsi obtenu est coloré par la méthode de GIEMSA, comme un frottis de globules sanguins ou de bactéries. Un dégraissage préalable par l'éther est souvent recommandable. L'observation peut être faite dans l'ammoniac ou, après déshydratation rapide par l'alcool absolu et élimination de l'alcool par le toluène, dans l'huile de paraffine. Les crêtes épiceriales apparaissent colorées en pourpre (Fig. 116 c), du moins sur les spores immatures et sur certaines des spores ayant atteint leur taille définitive.

Le pourcentage des spores dont les ornements épiceriaux se colorent par le GIEMSA sans traitement préalable peut être très faible et il ne faut pas oublier que, sur des spores ayant atteint leurs dimensions définitives, l'endospore peut se colorer en rouge-pourpre comme les crêtes épiceriales.

Nous avons reconnu depuis que, sur des spores de Rhodophylles dont un traitement potassique suffisamment prolongé (48 heures par exemple) a entièrement éliminé l'épisporé, les crêtes épiceriales se colorent, plus ou moins électivement, en rouge-pourpre remarquablement intense par le mélange de GIEMSA (Fig. 116 d).

2°. QUELQUES DETAILS SUR LES DIFFERENTES PARTIES DE LA SPORE ENVELOPPANT LE PROTOPLASME.

a. L'endospore.

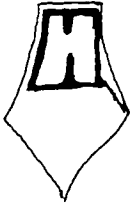
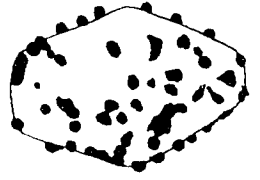
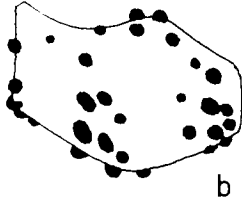
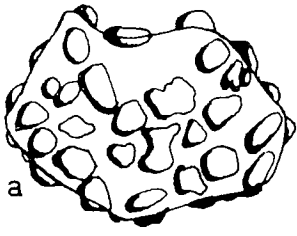
Concernant cette enveloppe, les *Pluteales* diffèrent des *Agaricales* sur deux points :

l'endospore ne manque dans aucune espèce de *Pluteale* et elle est toujours facilement repérable, tant elle est brutalement individualisée par rapport à l'épisporé :

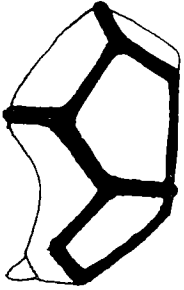
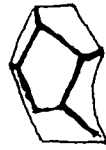
alors que l'endospore semble généralement simple chez les *Agaricales*, il n'est pas rare qu'elle soit stratifiée chez les *Pluteales* (KÜHNER, 1975, CAPELLANO et KÜHNER, 1975).

Grâce au traitement potassique, qui abaisse l'indice de réfraction de l'épisporé ou l'élimine, nous avons pu reconnaître, en photonique, dans de nombreuses espèces de Rhodophylles, l'existence de spores dont l'endospore présente trois couches, que nous désignerons par e1, e2, e3, en allant de l'externe à l'interne. La couche e2 se distingue facilement des deux couches qui l'enserrent à sa réfringence beaucoup plus faible : la couche e3 peut être aussi mince que e1, mais il n'est pas rare qu'elle devienne plus épaisse qu'elle à maturité (Fig. 117 h. à j.).

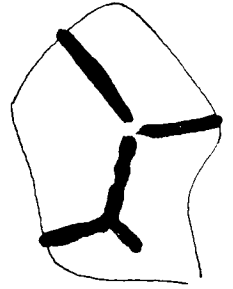
Les clichés d'électronique de coupes ultrafines de Rhodophylles (et de *Clitopilus*) publiés par CLÉMENTON (1970, 1974) portent sur des spores dont l'endospore était réduite à une seule couche entièrement transparente aux électrons (*corium* de cet auteur) (Fig. 114, en haut). Il est certain que l'endospore n'a pas cette transparence uniforme chez toutes les *Pluteales*. En 1972, BESSON-ANTOINE et KÜHNER publiaient des clichés de Rhodophylles à endospore particulièrement épaisse, montrant que celle-ci peut présenter plusieurs zones concentriques d'opacité différente ou (et) des particules fines à grossières, se détachant par



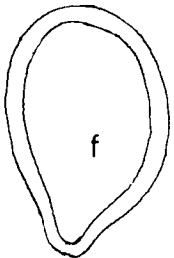
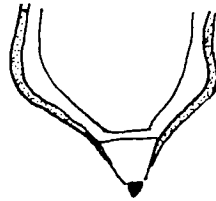
c



d



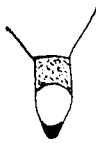
e



f



g



h



i

leur opacité sur un fond plus transparent (Fig. 122, en bas), exactement comme dans le type d'enveloppe appelé *coriotunica* par CLÉMENÇON.

Parmi les *Pluteales*, des endospores stratifiées et électroniquement hétérogènes se rencontrent, non seulement chez des Rhodophylles, mais également chez divers *Pluteus*, comme le montrent des clichés d'électronique de coupes ultrafines publiés par CAPELLANO et KÜHNER (1975).

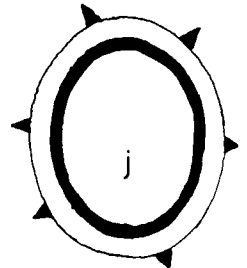
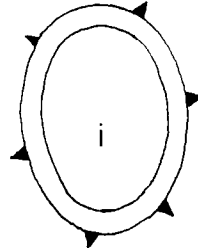
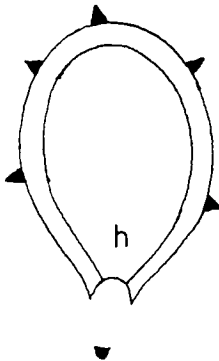
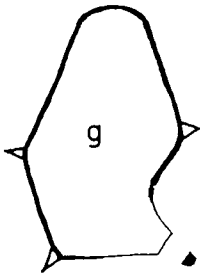
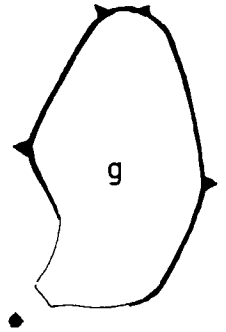
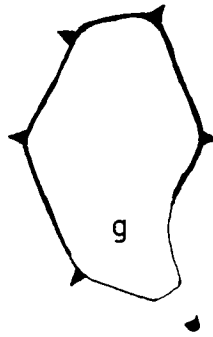
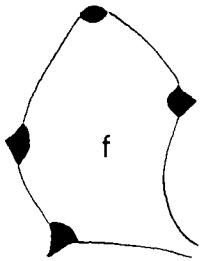
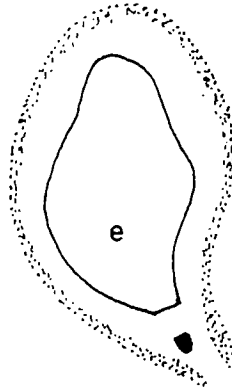
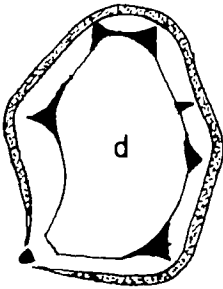
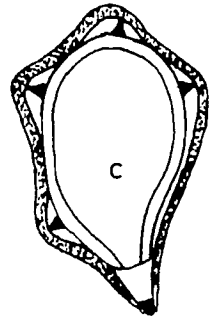
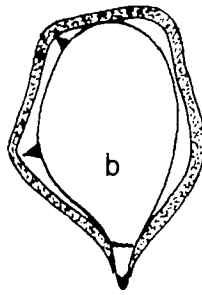
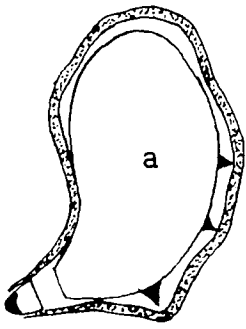
Chez certains *Pluteus*, l'endospore semble toujours rester réduite à une couche simple, bien qu'assez épaisse, mais chez d'autres espèces se dépose, en dedans de cette couche, une autre couche endosporique, qui ressemble à celle qui l'enveloppe par son épaisseur, mais qui s'en distingue souvent par une différence de transparence aux électrons (Fig. 114, 3^{me} ligne) ; à la limite, toujours très nette, entre ces deux couches, peut se trouver une accumulation d'un matériau plus opaque (Fig. 118, à droite) ; cette accumulation n'a lieu, le plus souvent, que sur une épaisseur très faible, incomparablement plus faible que celle des deux couches endosporiques qu'elle sépare ; cependant, dans une espèce de *Pluteus*, l'accumulation de substance opaque entre les deux couches endosporiques principales dont il vient d'être question, aboutit à la formation d'un feuillet très opaque, presque aussi épais qu'elles. Il est donc fort probable que la stratification endosporique reconnue en électronique chez plusieurs *Pluteus* n'est pas fondamentalement différente de la stratification endosporique reconnue en photonique chez plusieurs Rhodophylles, autrement dit qu'elle se traduit par la

Fig. 116. — Spores de *Rhodophyllus*.

En haut : spores ayant subi un traitement potassique prolongé (48 h à 60° C), qui avait entièrement lysé l'épispore des autres spores de la même préparation, et qui se sont comportées de façon aberrante : elles sont encore recouvertes par des résidus épisporiques, qui forment à leur surface un encroûtement de particules grossières et très réfringentes (spore a), ou plus fines, mais qui fixent de façon extraordinairement intense les Bleus d'Aniline à l'eau, en solution lactique (les deux spores b).

Lignes (c) et (d) : spores dont les crêtes épicroiales sont électivement colorées, de façon très puissante, par le mélange de GIEMSA. Les croquis (c) ont été exécutés sur des spores d'un frottis, fixées au bichlorure de mercure ; après coloration, la préparation a été déshydratée, puis passée par le toluène et montée dans un liquide utilisé pour les objectifs à immersion. Les croquis (d) ont été exécutés sur des spores dont l'épispore avait été éliminée par le traitement potassique (48 h à 60° C) avant coloration par le GIEMSA ; il va sans dire qu'avant de subir la coloration (en masse, dans un tube), le matériel traité par KOH avait été parfaitement neutralisé ; remarquer que la largeur d'une crête n'est pas toujours égale sur toute sa longueur et qu'il arrive qu'au niveau de certains angles solides de la spore, les crêtes ne confluent pas les unes avec les autres.

Les croquis des deux lignes inférieures sont essentiellement destinés à montrer certains détails de la région apiculaire. Sur les spores (e), où l'épispore est encore présente, on reconnaît les bouchons apiculaires primaire (en noir) et secondaire (en blanc). Sur les spores (f) à (i), l'épispore a été éliminée par KOH. La fig. (f) montre que les trois feuillets endosporiques peuvent être encore distincts du côté de l'apicule (en bas, non figuré). Les fig. (g), (h), et (i) sont consacrées à une espèce exotique, dont les spores géantes ont une paroi extraordinairement épaisse ; de toutes les espèces étudiées par nous, c'est la seule qui, après élimination potassique de l'épispore, montre encore très distinctement les rapports de continuité entre le corps de la spore et le bouchon apiculaire primaire (lentille noire au bas des croquis) ; dans les deux figures (g), où les spores étaient colorées par la solution ammoniacale de Rouge Congo, on distingue nettement, mais seulement en contraste de phase, que le bouchon secondaire comprend deux tronçons, dont seul celui qui est représenté ici en pointillé, se montre nettement gris en contraste de phase ; sur la spore dont la base est figurée en (h), et qui avait été observée dans l'acide acétique iodé, on avait l'impression que la base du tube apiculaire présentait une gaine plus réfringente ; sur celle figurée en (i) les parties cyanophiles de l'apicule sont seules figurées en noir.



différenciation de trois couches que nous désignons par e1, e2, e3, en allant de la plus externe à la plus interne. Si la stratification endosporique des *Pluteus* n'est sensible en photonique que dans des cas exceptionnels, c'est simplement parce que la couche e2 est en général incomparablement plus mince que chez les *Rhodophylles*, parfois presque inexistante.

Si, chez les *Pluteus*, la couche endosporique e3 a parfois même transparence aux électrons que la couche e1, elle est souvent plus opaque qu'elle, montrant éventuellement une hétérogénéité de type coriotunica ; il arrive que, même la couche e1, montre une telle hétérogénéité, présentant une dense suspension de fines particules opaques dans une matrice transparente.

L'endospore de *Macrocyttidia cucumis*, qui ne présente pas de couche e3, montre également, dans sa couche e1, une très dense suspension de particules opaques dans une matrice transparente (CAPELLANO, 1976) (Fig. 114, en bas).

Chez les *Rhodocybe*, l'endospore n'est jamais entièrement transparente ; elle peut même être assez opaque chez *R. fallax* (BESSON, 1969) et chez *R. stangliana* (Bres. et Pfaff) Riouss. et Joss. (RIOUSSET, JOSSE-RAND et CAPELLANO, 1977) (Fig. 115, en bas). D'allure isotrope chez *R. stangliana*, l'endospore paraît délicatement feuilletée chez *R. fallax*. Cependant, chez aucun *Rhodocybe*, nous n'avons pu reconnaître d'endospore à stratification comparable à celle dont il a été question plus haut à propos des *Rhodophylles* et des *Pluteus* ; notons toutefois qu'un cliché de *R. nitellina* (BESSON, 1969, Pl. I, fig. 4) montre, au milieu de l'épaisseur

Fig. 117. — Spores de *Rhodophyllus*, ayant subi un traitement à chaud par une lessive de KOH à 3 %, et colorées par une solution ammoniacale de Rouge Congo : le Rouge Congo ne colore pas l'épispore, mais se fixe sur l'endospore, et, à certains stades, sur les ornements épícoriaux.

Les croquis des deux lignes supérieures sont relatifs à des spores dont l'épispore (en pointillé) n'est pas encore lysée. L'augmentation de surface de l'épispore, qui est une conséquence de son gonflement sous l'action de KOH, a décollé celle-ci des couches sous-jacentes (endospore + épícorium et ses ornements). Lorsque le traitement potassique est modéré (24 h à 60° C), cette augmentation de surface est assez peu importante pour que l'extrémité apiculaire de l'épispore ne dépasse pas le bouchon apiculaire primaire, ici figuré en noir (fig. a à d) ; lorsque le traitement potassique est plus violent (par ex. 30 min. à 120° C) le gonflement de l'épispore a tellement augmenté que l'extrémité apiculaire de l'épispore dépasse le bouchon apiculaire primaire (fig. e).

Les croquis des deux lignes inférieures ont été exécutés sur du matériel ayant subi un traitement potassique tel (48 h à 60° C) que l'épispore est éliminée, mettant à découvert, sur le corps de la spore, l'épícorium avec ses ornements, qui recouvre l'endospore.

Si le bouchon apiculaire secondaire (ici en blanc) est encore visible en (a), (b), (c), il ne l'est plus sur les autres croquis, alors que le bouchon apiculaire primaire (ici en noir) se présente toujours comme un point extrêmement réfringent, brillant, même après des traitements potassiques plus prolongés ou plus violents ; les liens entre le corps de la spore et le bouchon apiculaire primaire sont alors totalement invisibles en photonique ; ils existent pourtant de façon certaine, puisque le point brillant représentant le bouchon apiculaire primaire, peut toujours être repéré, à quelque distance du corps de la spore.

En (f), une spore relativement jeune : remarquer que les ornements sont alors en saillie, non seulement du côté externe, mais également en direction de l'intérieur de la spore ; la cavité du corps de la spore est encore ouverte du côté de l'apicule, alors que, comme le montrent les Fig. (a), (d), (e), (g) et (h), elle est toujours fermée, de ce côté, sur les spores mûres.

Si l'ensemble épícorium + endospore paraît simple sur les fig. (a), (b), (d), (e), (f), (g), l'endospore est triple sur les fig. (c), (h), (i), (j), montrant une couche non réfringente (ici en blanc) entre deux feuilletés réfringents (ici en noir) ; dans la spore figurée en (j), le feuillet réfringent interne s'est fortement épaissi (trait noir épais sur la figure) par rapport au feuillet externe.

de l'enveloppe endosporique, une accumulation de substance plus opaque, qui est comme une vague ébauche de la couche ϵ_2 des *Pluteus*.

b. *Le bouchon apiculaire* (Fig. 119).

Dans une note sur les Rhodophylles (BESSON-ANTOINE et KÜHNER, 1972), un cliché d'électronique de coupe ultramince permet de distinguer deux tronçons brutalement tranchés dans le bouchon apiculaire : le **bouchon primaire**, qui obture la cicatrice hilare, bouchon transparent aux électrons, en forme de coupe sur la concavité de laquelle est moulé le **bouchon secondaire** très opaque.

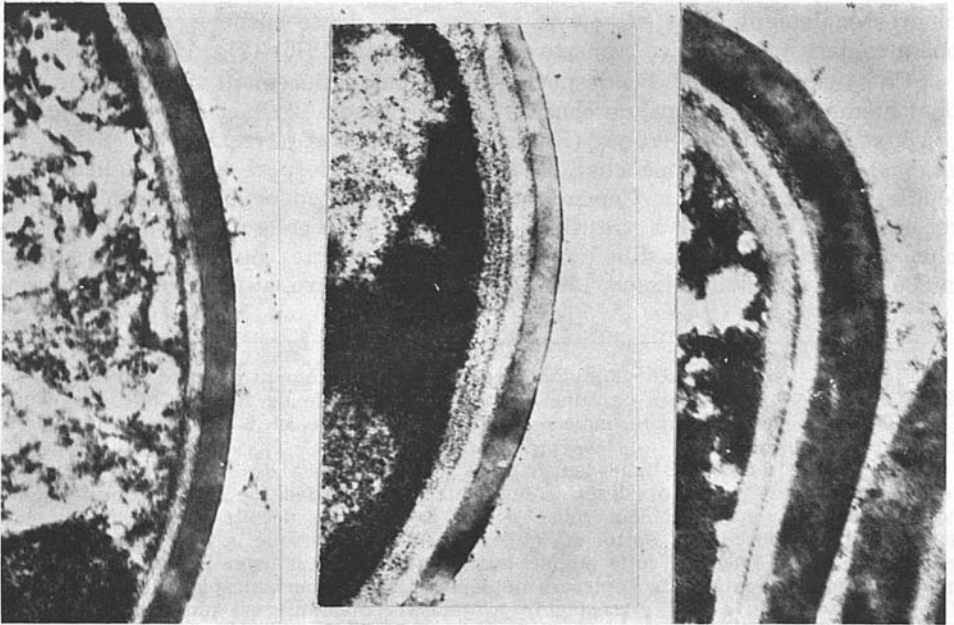


Fig. 118. — Parties de parois sporiques de deux espèces de *Pluteus* (Clichés d'électronique de CAPELLANO).

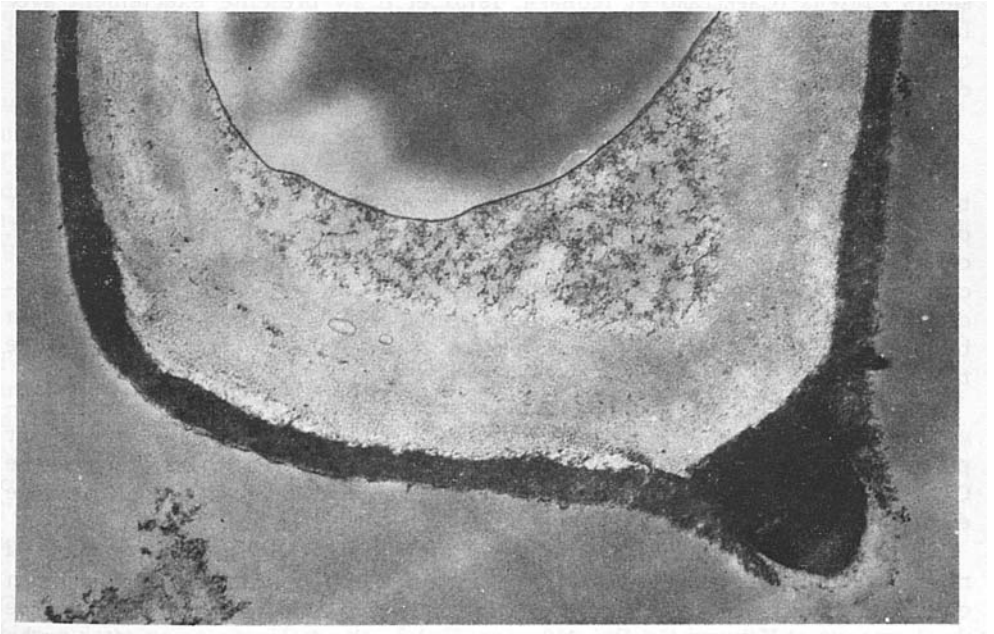
A gauche et au milieu : *Pluteus umbrosus*. Deux stades successifs de l'évolution de la paroi : sous l'épispore opaque, l'endospore, mince et non stratifiée au début (à gauche), devient plus épaisse et stratifiée (au milieu).

A droite : *Pluteus rimulosus*. Sous l'épispore opaque (noire), l'endospore montre trois feuillettes, dont le moyen, bien que mince, est facilement reconnaissable à son opacité beaucoup plus grande que celle des deux feuillettes qui l'enserrent.

Fig. 119. — Partie inférieure de la spore de trois espèces de *Pluteales*, telle que vue en microscopie électronique.

On distingue deux parties fondamentales dans le bouchon qui obture l'appendice apiculaire, à savoir le *bouchon primaire*, plus ou moins transparent, situé à son extrémité, et le *bouchon secondaire* opaque. En photonique, le bouchon primaire est beaucoup plus frappant, car d'une réfringence particulièrement élevée.

Sur les deux lignes supérieures : schémas exécutés d'après des clichés de CAPELLANO. En haut et à gauche : un *Pluteus*. En haut et à droite : *Macrocyctidia cucumis*. Plus bas : un *Pluteus* à endospore stratifiée ; remarquer que, des deux couches épaisses de l'endospore, l'une embrasse le tronçon opaque du bouchon apiculaire, alors que l'autre en tapisse la face interne (ici supérieure), enveloppant de ce fait complètement le contenu de la spore : nous disons la première primaire, la seconde secondaire.



En comparant ce cliché de Rhodophylle à celui de *Clitopilus prunulus* donné par CLÉMENÇON (1974), on est facilement conduit à l'idée que le bouchon apiculaire est construit sur le même modèle dans ces deux genres, malgré des différences apparentes, dues sans doute uniquement à la transparence beaucoup plus grande du cliché de CLÉMENÇON. Sur ce dernier, le tronçon du bouchon apiculaire le plus proche de la cavité de la spore, tronçon qui est seul opaque, se présente comme un disque ; c'est ce tronçon que CLÉMENÇON appelle **couvercle** (Deckel) et dont il précise qu'il est la seule partie cyanophile de tout l'ensemble qui remplit l'appendice apiculaire ; en raison de la faible épaisseur de ce couvercle et du fait que sa face tournée du côté du hile est plane, il est probable que ce couvercle ne correspond qu'à la partie du bouchon secondaire de BESSON-ANTOINE la plus éloignée du bouchon primaire. En raison de la très grande opacité du cliché de cet auteur, il est impossible d'y distinguer le couvercle du reste du bouchon secondaire, celui-ci paraissant uniformément très opaque. Par contre, en raison de la très grande transparence du cliché de CLÉMENÇON, il est presque impossible de reconnaître la limite entre bouchon primaire et bouchon secondaire, la partie de ce dernier, autre que le couvercle, étant pratiquement aussi transparente que le bouchon primaire.

L'ensemble qui remplit l'appendice apiculaire est très sensible au traitement potassique, à l'exception du bouchon primaire qui se présente, en photomicrographie, après un tel traitement, comme une cupule très brillante-réfringente.

Sur l'un des clichés d'électronique que CAPELLANO (1976) a consacrés à *Macrocystidia cucumis* (Fig. 2 b), la différence entre bouchon primaire transparent et bouchon secondaire très opaque est encore très frappante, bien que ces deux bouchons paraissent séparés par une zone d'opacité intermédiaire ; sur un autre cliché de la même espèce, le bouchon secondaire se distingue mal du primaire, n'étant guère plus opaque que lui.

Un bouchon secondaire opaque est également visible sur les clichés de plusieurs *Pluteus* (CAPELLANO et KÜHNER, 1975) et il s'y présente exactement avec la même forme que chez *Macrocystidia cucumis*, sa face interne, c'est-à-dire celle tournée du côté de la cavité de la spore, étant régulièrement bombée-convexe.

c. Rapports entre le bouchon apiculaire et l'endospore.

Un cliché de CAPELLANO, relatif à *Macrocystidia cucumis* (1976, fig. 2 b), montre clairement que la couche endosporique se poursuit, en s'amincissant, autour du bouchon secondaire qu'elle gaine (Fig. 119, en haut, à droite) ; sur ce cliché, cette couche endosporique se montre limitée intérieurement par une fine pellicule opaque qui s'insère sur le pourtour de la face du bouchon apiculaire secondaire tournée vers la cavité de la spore ; cette pellicule n'est pas visible sur la belle fig. 1 c, consacrée à la même espèce ; sans doute ne se forme-t-elle que tardivement.

Une fine pellicule opaque, ayant exactement mêmes rapports morphologiques avec le bouchon secondaire que chez les *Macrocystidia*, est visible sur plusieurs clichés de *Pluteus*, notamment Pl. V, fig. 2 et 4, du mémoire de CAPELLANO et KÜHNER (1975), qui l'ont considérée comme représentant la couche endosporique e2.

Si *Macrocystidia cucumis* n'élabore qu'une couche endosporique (e1) ou au maximum deux (e1 et e2), nous avons vu que plusieurs *Pluteus* élaborent en outre une troisième couche endosporique e3. La fig. 2 de la Pl. VI du mémoire de CAPELLANO et KÜHNER (ici Fig. 119, croquis du milieu) montre que cette couche

e3, au lieu de gagner le bouchon secondaire comme le fait la couche e1, en tapisse la face tournée vers la cavité de la spore ; contrairement à la couche e1, cette couche constitue donc une enveloppe fermée de toutes parts, même du côté de l'apicule. Une couche de la paroi sporique qui se comporte ainsi, c'est-à-dire qui se forme après que le bouchon secondaire ait achevé son édification, a été qualifiée par nous (1973) de *secondaire*, par opposition aux couches qui gagnent le bouchon apiculaire secondaire, qui se sont donc formées avant que celui-ci n'achève son développement, et que nous qualifions de *primaires*.

Il est probable que, chez tous les *Pluteus* qui différencient deux couches endosporiques principales e1 et e3, e1 est une couche primaire, e3 une couche secondaire.

CLÉMENÇON a bien remarqué (1974), chez *Clitopilus*, une endospore transparente aux électrons, de caractère secondaire, puisque tapissant nettement la face interne du couvercle opaque. Avant lui, BESSON-ANTOINE et KÜHNER (1972) ont publié un cliché de Rhodophylle, montrant une endospore secondaire particulièrement épaisse (Fig. 119, en bas).

A la suite de nos observations en photonique après traitement potassique (BESSON-ANTOINE et KÜHNER, 1972), nous croyons pouvoir affirmer que tous les Rhodophylles forment une endospore secondaire, mais il est difficile de dire si elle correspond seulement à la couche e3 des *Pluteus*, car, chez les Rhodophylles dont l'endospore a trois couches, celles-ci semblent souvent se confondre en une seule à l'approche du bouchon apiculaire.

Sur des spores immatures de Rhodophylles dont le bouchon secondaire n'est pas encore édifié, on voit clairement que l'endospore primaire e1, considérablement amincie dans la région apiculaire, se poursuit jusqu'au bouchon apiculaire primaire avec lequel elle se confond (BESSON-ANTOINE et KÜHNER, 1972, Pl. III, fig. 6 et 7). Sur des spores de *Pluteus* dont le bouchon secondaire est complètement édifié, on peut distinguer une fine gaine claire autour de ce bouchon opaque (CAPELLANO et KÜHNER, 1975, Pl. V, fig. 4) (ici Fig. 119, en haut et à gauche).

Dans nombre de *Rhodophyllaceae*, le feuillet endosporique primaire est si ténu qu'il est invisible en photonique après traitement potassique ayant gonflé ou éliminé l'épispore ; son existence est cependant démontrée par le fait que l'enveloppe endosporique secondaire est toujours accompagnée, à une distance définie, par le bouchon apiculaire primaire qui ne peut échapper, à cause de sa réfringence alors particulièrement élevée, qui le fait apparaître comme un point très brillant (Fig. 117 et 120 a).

d. *L'épicorium*.

Cette couche, qui n'existe que chez les *Rhodophyllaceae*, et qui se situe entre l'épispore et l'endospore, est beaucoup plus proche, par les caractères de son matériau constitutif, de l'endospore que de l'épispore. Des observations d'ordres divers le prouvent.

Tout d'abord, la résistance aux traitements potassiques des ornements épioriaux est beaucoup plus proche de celle de l'endospore que de celle de l'épispore, puisque les ornements épioriaux peuvent subsister sur l'endospore après qu'un traitement potassique convenable ait éliminé l'épispore.

Ensuite, l'affinité pour certaines teintures (Rouge Congo ammoniacal ; GIEMSA) peut être la même pour les ornements épioriaux et pour l'endospore, bien qu'elle ne se manifeste pas forcément au même stade.

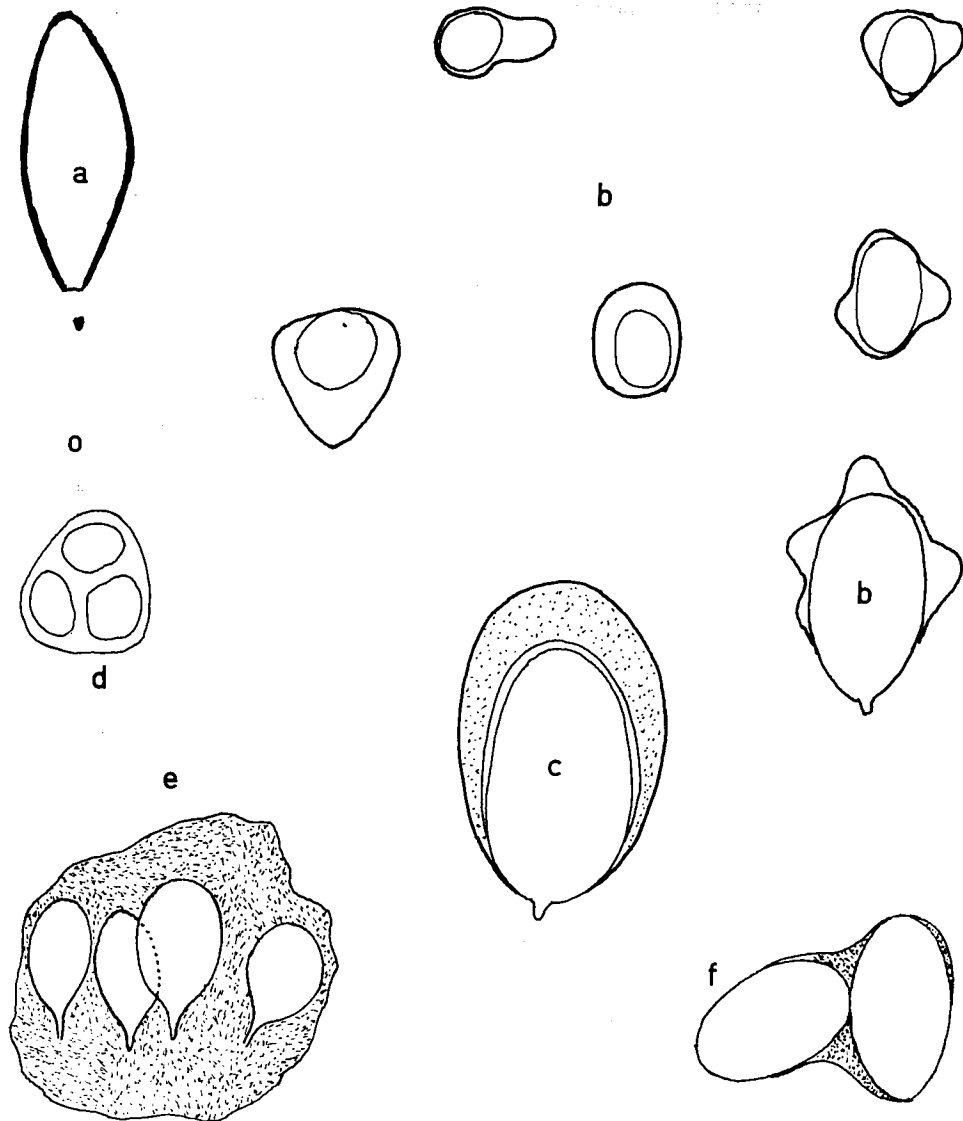


Fig. 120. — Aspect de spores de *Pluteales*, autres que des *Rhodophyllus*, après traitement par une lessive de KOH (à 5 % pendant 24 h à 60° C, pour la spore (a), à 2 ou 5 % pendant 30 min. à 120° C, pour les autres), suivi par une coloration dans la solution ammoniacale de Rouge Congo.

En (a) : spore de *Clitopilus prunulus*, dont l'épispore a été éliminée ; on reconnaît, au bas du croquis, le bouchon apical primaire, dont les liens avec le corps de la spore ne sont plus visibles.

En (b), (c), (d) : spores de divers *Pluteus*. En (e) et (f) : spores de *Volvaria speciosa*. Les 6 fig. (b) montrent que, du fait de son augmentation de surface, l'épispore se décolle de l'endospore, mais que le décollement peut ne pas se produire en même temps sur toute la surface de la spore. Sur la spore (c), on avait l'impression, qu'entre l'épispore largement décollée et l'endospore, se trouvait une sorte de gelée à peine visible (ici en pointillé), dont la limite interne se présentait comme une ligne subtile (infiniment moins évidente qu'elle ne l'est sur le croquis).

Enfin, en électronique, sur coupes ultrafines, s'il est toujours facile de distinguer l'épicorium de l'épispore, cette dernière étant généralement bien plus opaque, la délimitation de l'épicorium du côté de l'endospore peut être plus délicate, car ces deux couches peuvent avoir des transparences voisines. Les clichés de CLÉMENÇON (1974) relatifs à *Clitopilus prunulus*, illustrent bien la difficulté de cette délimitation puisque, sur certains de ses clichés, cet auteur a éprouvé le besoin de souligner par un alignement de points la limite de l'épicorium vis-à-vis de l'endospore.

Selon CLÉMENÇON (1970 et 1974), l'épicorium des Rhodophylles et des *Clitopilus* n'est jamais aussi transparent que l'est parfois l'endospore car, sur un fond transparent, se détachent de très fines veines feutrées (Fig. 114, ligne 2 et 123, en bas). Un cliché inédit de CAPELLANO, relatif à un Rhodophylle exotique dont les spores géantes ont une paroi sporique particulièrement épaisse, montre d'une façon aussi spectaculaire que certains clichés de CLÉMENÇON, que l'épicorium est parcouru par des microfibrilles opaques enchevêtrées.

L'infrastructure de l'épicorium peut être exactement la même dans le genre *Rhodocybe*, comme on peut le voir sur des clichés d'électronique consacrés à *R. stangliana*, illustrant un mémoire de RIOUSSET, JOSSERAND et CAPELLANO (1977) (Fig. 123, en haut). L'épicorium de cette espèce s'y présente comme une masse spongieuse-spumeuse, où un réseau de trabécules opaques emprisonne des mailles transparentes ; tantôt les trabécules opaques sont enchevêtrés de façon absolument irrégulière (Pl. II, fig. 2), tantôt ils montrent une nette tendance à s'orienter parallèlement à la surface du sporocyste et donc à stratifier l'épicorium (Pl. I, fig. 2). Un cliché d'électronique de BESSON (1969), relatif à *Rhodocybe truncata*, montrait encore plus nettement un empilement régulier de nombreux feuillets plans, au niveau de verrues épicroiales opaques (Fig. 123, au milieu) mais, chez cette espèce, la couche épicroiale située entre les verrues est beaucoup plus transparente qu'au niveau de celles-ci et présente la structure subtilement spongieuse caractéristique de l'épicorium au sens de CLÉMENÇON.

Une hétérogénéité de l'épicorium dans le sens latéral est encore visible sur des clichés d'autres *Rhodocybe* publiés par BESSON (1969, *R. fallax*) et par BESSON-ANTOINE et KÜHNER (1972, *R. nitellina*) ; dans ces deux espèces, les verrues épicroiales situées sous les saillies épisporiques, peuvent être nettement plus opaques que la partie de l'épicorium située entre ces verrues.

Pour CLÉMENÇON, dans les épicroiums de structure spongieuse-spumeuse, les trabécules opaques seraient formés du même matériau que l'épispore (sa tunica) et les mailles transparentes du même matériau qu'une endospore parfaitement transparente (son corium).

Dans cette optique, l'épicorium ne doit pas être considéré comme une enveloppe, au même titre que l'épispore (ou tunica) et l'endospore (ou corium), mais comme une couche de transition entre ces deux enveloppes, ce qu'a fait remarquer CLÉMENÇON.

En (d), (e), et (f) : 2 à 4 endospores englobées dans un mucilage commun ; ce mucilage, gonflé dans la solution alcaline en (e), se contracte dans une solution d'acide acétique en (f). On ne peut s'empêcher de comparer de telles images, qui sont tout à fait exceptionnelles, à celles représentées dans notre Fig. 15, relative à l'*Agaricale Coprinus narcoticus* ; on comprend qu'une telle comparaison nous ait conduit à l'idée que le mucilage enrobant plusieurs enveloppes sporiques, qui, chez le Coprin, est évidemment formé par la confluence de couches extérieures à l'épispore, l'est aussi chez les *Pluteales* ; nous pensons aujourd'hui que, dans cet ordre, il est formé par des confluences de couches épisporiques, confluences qui sont infiniment plus rares.

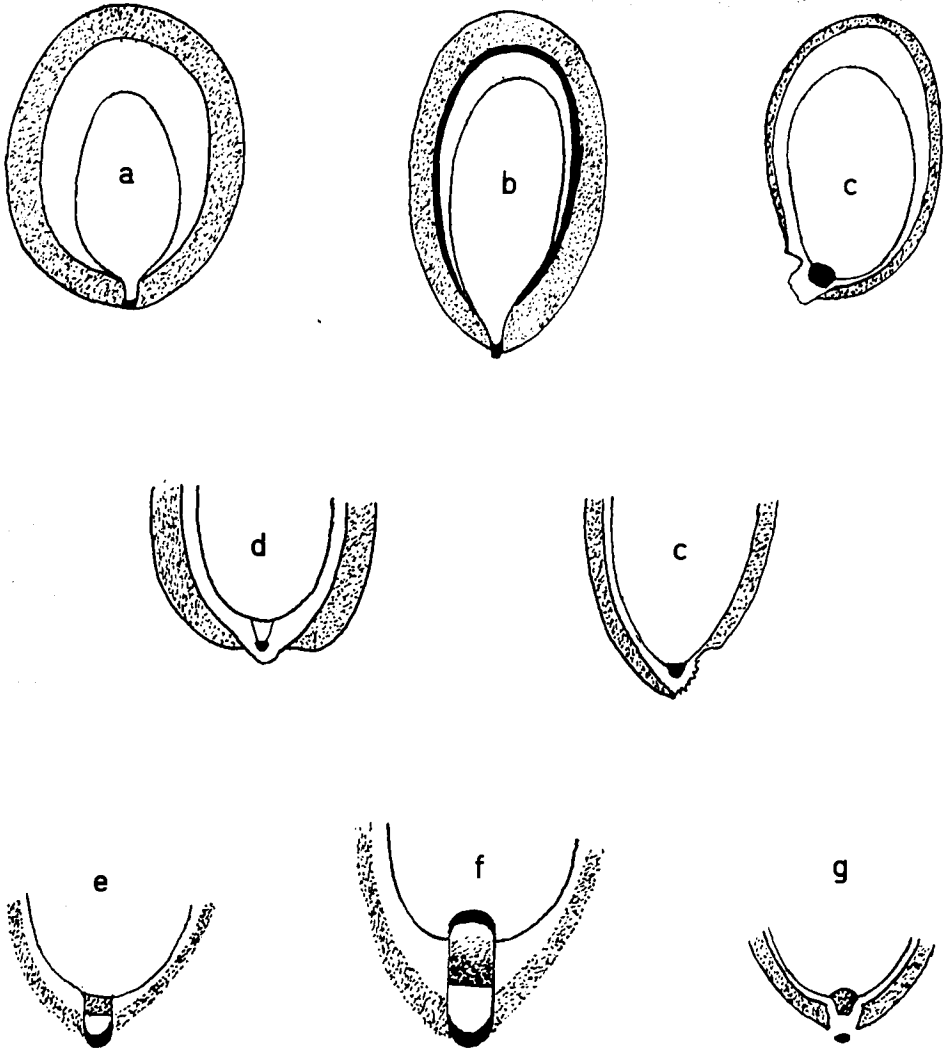


Fig. 121. — Spores de *Volvaria bombycina* (a), (b), (d) et de *Volvaria speciosa* (c), (e), (f), (g), ayant subi un traitement par une solution de KOH à 2 %, très prolongé ou à haute température (30 min. à 120° C pour *V. speciosa*), puis une coloration par une solution ammoniacale de Rouge Congo.

Chez les deux espèces, l'endospore est simple et mince; elle est représentée ici par une simple ligne noire. L'épispore, figurée ici en pointillé, est plus ou moins décollée de l'endospore, sauf parfois dans la région apiculaire; après gonflement potassique, l'épispore de *V. bombycina* montre souvent un feuillet interne plus réfringent (trait noir épais sur la fig. (b)).

Sur les deux fig. (c), qui représentent des spores vues de profil, on voit parfaitement, vers la base de la spore, une dépression correspondant au « punctum lacrymans », emplacement ainsi nommé parce que, avant la projection de la spore, il est le siège de la formation d'une gouttelette, ceci chez tous les *Hyménomycètes*.

Sur les fig. (e) à (g), où seule la base de la spore est représentée, on reconnaît clairement la complexité du bouchon apiculaire. Au-dessus du bouchon primaire (ici en noir), qui obture l'interruption de l'épispore au niveau de la rupture apicule/ stérigmate,

e. *L'épispore.*

Comme nous l'avons vu dans les généralités sur les *Agaricales*, CLÉMENÇON a montré que, chez plusieurs espèces de cet ordre, le matériau constitutif de l'épispore n'est pas homogène ; il est constitué par une suspension très dense de minuscules particules opaques aux électrons dans une matrice transparente ; une telle épispore est ce qu'il appelle une *coriotunica*.

Selon CLÉMENÇON, l'épispore des *Clitopilus* et des *Rhodophylles* serait au contraire constituée par un matériau homogène, uniformément opaque en électronique (Fig. 114, les deux clichés supérieurs) ; il l'appelle *tunica*. Il semble bien, d'après les observations de CAPELLANO et KÜHNER (1975), que l'épispore des *Pluteaceae* soit tout à fait comparable à celle des *Rhodophyllaceae*, que ce soit donc une *tunica* au sens de CLÉMENÇON.

Vis-à-vis des lessives de potasse et des solutions d'acide acétique, l'épispore se comporte exactement de la même manière chez toutes les *Pluteales* : *Pluteaceae*, *Rhodophyllaceae* et *Macrocytidia*.

Nous avons évoqué plus haut le gonflement de l'épispore ayant subi un traitement potassique, gonflement qui peut conduire à la lyse de cette enveloppe. Le gonflement de l'épispore se traduit, non seulement par une augmentation d'épaisseur, mais aussi par une augmentation de surface, qui fait que l'enveloppe épisporique se décolle de l'enveloppe endosporique (Fig. 117, (a) à (e) et 121). L'augmentation de surface de l'épispore est particulièrement frappante lorsque le décollement qu'elle provoque ne se produit pas en même temps tout autour de la spore (Fig. 120, b). Pour un traitement potassique suffisant, l'augmentation de surface de l'enveloppe épisporique peut être tellement importante que son extrémité hilare dépasse le niveau du bouchon apical primaire (Fig. 117, e).

Le gonflement de l'épispore sous l'action de la lessive de potasse est parfaitement réversible ; il suffit de transférer les spores qui l'ont subi, dans une solution diluée d'acide acétique, pour voir l'épispore se dégonfler aussitôt, reprendre sa forte réfringence, et se recoller étroitement contre l'endospore.

Chez les *Agaricales*, on observe fréquemment un gonflement de l'épispore en présence de lessives de bases fortes, mais il est rarement aussi spectaculaire, et l'épispore ne se décolle jamais de l'endospore ; en outre, si, chez certaines *Agaricales*, l'acide acétique diminue le gonflement alcalin de l'épispore, chez d'autres il l'augmente plus ou moins.

Il n'est pas très rare que, dans une même préparation de Rhodophylle ayant subi un traitement potassique prolongé (par exemple 48 heures à 60° C, dans une solution de KOH à 3 %), on rencontre, à côté de spores dont l'épispore a été entièrement lysée, dégageant parfaitement l'ensemble endospore + épiorium (Fig. 117, (f) à (j)), des spores où ces dernières couches sont plus ou moins masquées par un encroûtement de plaques ou de grains saillants, très fortement réfringents (Fig. 116, a). Ces grains, qui ne fixent pas le Rouge Congo en solution ammoniacale, fixent par contre d'une manière extraordinairement intense le Bleu Coton en solution dans l'acide lactique dilué (Fig. 116, b) ; cette cyanophilie intense montre qu'il s'agit de résidus épisporiques. L'épispore des *Pluteales* est en effet cyanophile, bien que cette propriété s'atténue souvent ou même disparaisse complètement, au fur et à mesure que la maturation s'acplit.

le bouchon secondaire comprend deux tronçons, dont seul le plus proche du corps de la spore (ici en pointillé) est congophile ; en (f) il est surmonté, à la base du corps de la spore, par une couche qui l'est encore plus (ici en noir).

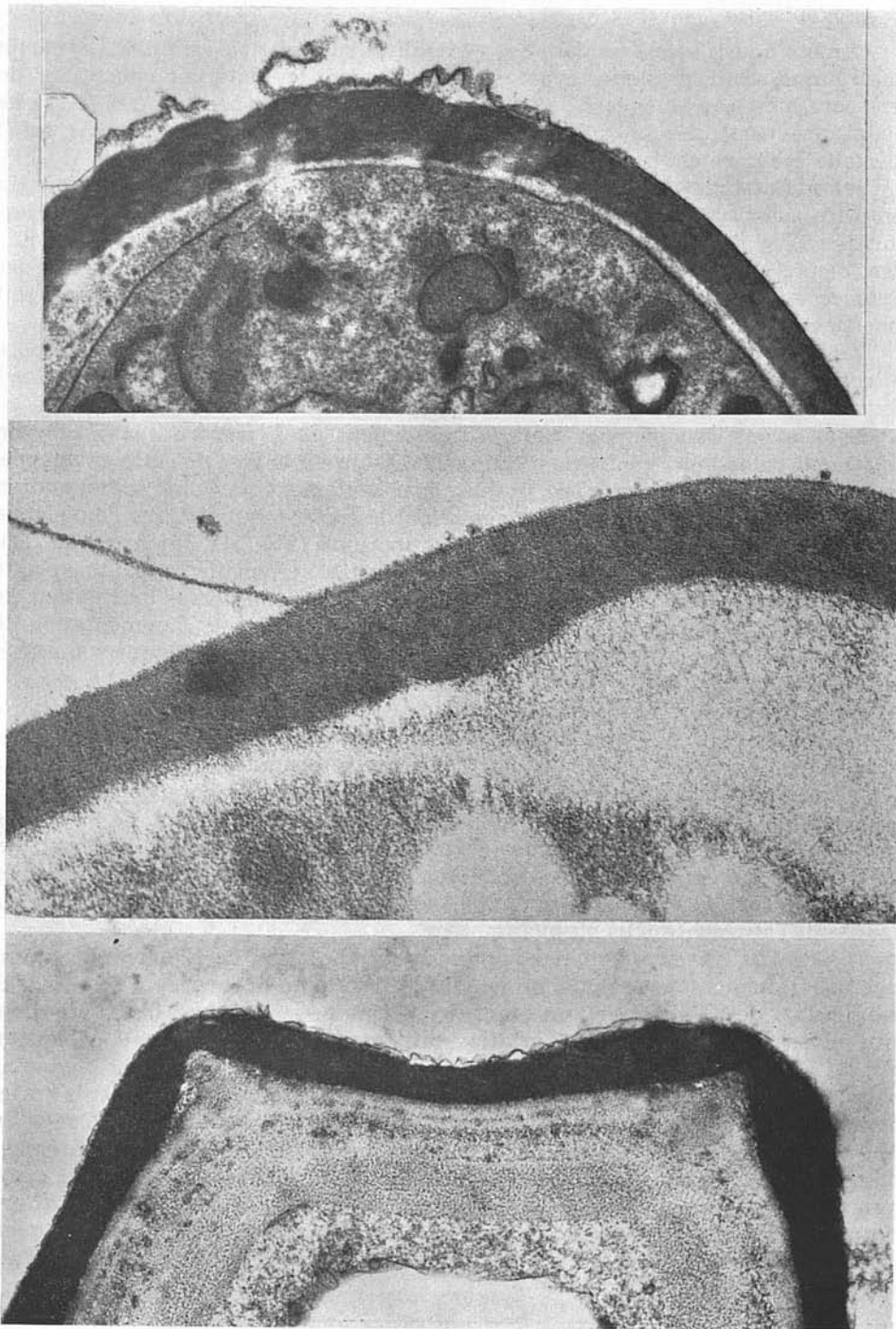


Fig. 122. — Paroi sporique de trois espèces de *Pluteales*, telle que vue en électronique, pour montrer qu'à la surface de l'épispore opaque (tunica pour CLÉMENTÇON) se

On ne saurait invoquer la cyanophilie de l'épispore pour justifier le rapprochement, dans un même ordre *Pluteales*, des *Pluteaceae*, *Macrocystidiaceae* et *Rhodophyllaceae*, car l'épispore des *Agaricales sensu stricto* présente cette même propriété. Il semble que la paroi sporique soit cyanophile chez tous les Champignons lamellés où elle est naturellement pigmentée, de quelque couleur que ce soit ; si cette cyanophilie disparaît souvent à maturité, on peut la faire réapparaître en soumettant la spore à un traitement potassique atténuant ou éliminant la pigmentation naturelle.

CLÉMENÇON a fait remarquer que l'épispore de *Clitopilus prunulus* fixe l'acide carminique à chaud, avec coloration brun-violet sombre, mais seulement lorsqu'elle a été mordancée par une solution d'un métal lourd, comme le fer. C'est donc la fixation du métal lourd qui provoque la fixation de l'acide carminique ; c'est pourquoi CLÉMENÇON qualifie de sidérophile cette épispore que l'on pourrait être tenté de dire carminophile.

Utilisant le carmin acétoferrique pour mettre en évidence les noyaux des spores, nous avons reconnu la sidérophilie de la paroi sporique de *Rhodocybe nitellina* et d'un *Entoloma*.

f. Les parties superficielles de la paroi sporique.

L'épispore est limitée extérieurement par une pellicule beaucoup plus mince qu'elle, mais également opaque aux électrons (Fig. 122).

Sur un cliché d'électronique d'une spore de *Rhodophylle* traitée par une lessive de KOH à l'autoclave avant inclusion dans la résine, cliché publié par BESSON-ANTOINE et KÜHNER (1972), l'existence de cette pellicule ne peut être mise en doute, car elle est localement décollée de l'épispore (Fig. 122, en bas). Sur un cliché d'électronique consacré par CLÉMENÇON (1974) à *Clitopilus prunulus*, on voit également cette fine pellicule superficielle décollée de l'épispore (Fig. 122, au milieu). Une fine pellicule superficielle localement très décollée de l'épispore est encore frappante sur un cliché d'électronique de *Pluteus* publié par CAPELLANO et KÜHNER (1975) (Fig. 122, en haut). CAPELLANO et KÜHNER ont appelé **leptotunica** cette pellicule, pour rappeler, d'une part qu'elle est opaque aux électrons comme la tunica (de CLÉMENÇON) sous-jacente, d'autre part qu'elle est beaucoup plus mince qu'elle.

Même lorsque la leptotunica n'est pas décollée de l'épispore, il n'est pas rare qu'on l'en distingue, car si son opacité est toujours très grande, celle de l'épispore qu'elle revêt peut l'être moins. Grâce à cette particularité, la leptotunica a pu être reconnue par CAPELLANO chez quelques *Rhodocybe* (1977) et chez *Macrocystidia cucumis* (1976). Il est donc certain que, chez toutes les *Pluteales*, l'épispore est revêtue d'une leptotunica.

Chez *Clitopilus prunulus*, CLÉMENÇON a clairement montré que cette pellicule n'est pas, à l'origine, la partie superficielle de la spore ; la partie superficielle

trouve une très fine pellicule d'opacité au moins égale, la leptotunica de CAPELLANO et KÜHNER, pellicule que, souvent, on ne distingue bien que là où elle s'est décollée de l'épispore.

En haut : *Pluteus cervinus* (Cliché CAPELLANO).

Au milieu : *Clitopilus prunulus* (Cliché H. CLÉMENÇON).

En bas : *Rhodophyllus cetratus* (Cliché BESSON).

Remarquer, sur le cliché du milieu, l'infrastructure finement spongieuse-spumeuse de l'épicorium, situé sous l'épispore opaque et, sur celui du bas, la stratification de l'endospore et son hétérogénéité électronique, des particules opaques étant suspendues dans une matrice qui l'est beaucoup moins.

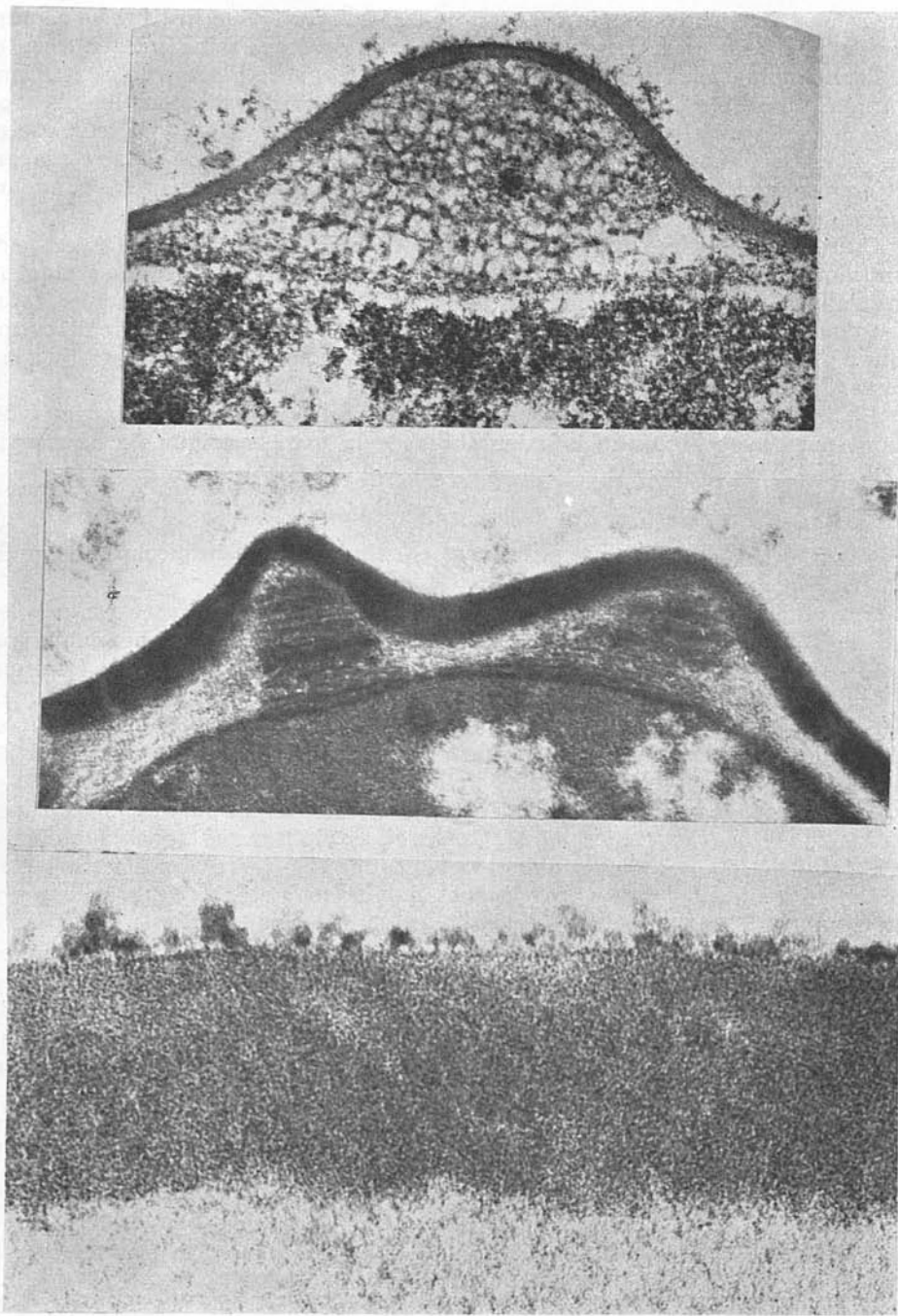


Fig. 123. — Parties de la paroi sporique de trois espèces de *Rhodophyllaceae*, telle que vue en électronique.

En haut: *Rhodocybe stangliana* (Bres. et Pfaff) Rioussset et Joss. (Cliché CAPELLANO).

Au milieu: *Rhodocybe truncata* (Cliché BESSON).

est constituée par une mince enveloppe d'aspect floconneux (Fig. 123, en bas) sans doute artéfactuel (coagulation d'un mucilage ?), qui s'élimine très facilement et qui, de ce fait, peut passer inaperçue.

Il est probable que cette enveloppe superficielle, d'aspect floconneux en électronique, se retrouvera chez toutes les *Pluteales*, puisqu'elle est évidente sur certains des clichés consacrés à des *Pluteus* par CAPELLANO et KÜHNER (1976) et à *Macrocystidia cucumis* par CAPELLANO (1976) (Fig. 114, en bas).

CAPELLANO et KÜHNER ont fait remarquer que la paroi sporique de *Hypholoma udum*, telle que vue en électronique sur coupe ultramince (BESSON-ANTOINE et KÜHNER, 1972 a), ressemble beaucoup à celle des *Pluteaceae* par la présence d'une endospore bien distincte d'une épispore opaque, limitée extérieurement par une leptotunica qui l'est encore plus ; ils en ont conclu que l'enveloppe des *Pluteales* qui se trouve à l'extérieur de la leptotunica ne peut être que celle que BESSON-ANTOINE et KÜHNER ont rapportée à la périspore chez *Hypholoma udum*.

Il est important de noter que la périspore des *Pluteales* n'est jamais génératrice d'ornements ; chez celles des *Pluteales* dont la spore est ornée, l'ornementation n'est due qu'à l'ensemble épispore + épícorium.

Ces faits éloignent les *Pluteales*, et des *Agaricales*, et des *Tricholomatales* car, chez les espèces de ces deux derniers ordres dont la spore n'est pas gibbeuse, c'est au contraire la périspore qui est à l'origine des ornements, que ceux-ci correspondent à des épaissements localisés de la périspore, comme chez diverses *Tricholomatales*, ou à des différenciations se produisant au sein d'une couche périsporique d'épaisseur uniforme, comme nous l'avons vu chez plusieurs *Agaricales*.

On notera enfin que, chez aucune *Pluteale*, n'a été repérée d'ectosspore en forme de feuillet bien individualisé et cohérent.

3°. EVOLUTION DE NOS OPINIONS CONCERNANT L'ARCHITECTURE DE LA PAROI SPORIQUE DES RHODOPHYLLACEAE.

L'interprétation que nous venons de donner des diverses parties de la paroi sporique des *Rhodophyllaceae* est celle à laquelle nous nous sommes arrêté en 1975, interprétation qui est fort différente de celle que nous avons donnée en 1972-1973, à la suite des recherches de BESSON-ANTOINE en électronique et des nôtres en photonique.

En bas : *Clitopilus prunulus* (Cliché H. CLÉMENÇON).

Les deux clichés supérieurs sont destinés à montrer que l'infrastructure de l'épícorium peut varier d'une espèce à une autre, voire, dans une espèce donnée, d'un endroit à un autre d'une même spore. Alors que le cliché supérieur montre un épícorium particulièrement typique par sa structure spongieuse - spumeuse, le cliché du milieu montre, sous les saillies épísporiques, un épícorium de structure feuilletée, nettement différente de celle qu'il présente sous les dépressions de l'épispore.

Le cliché inférieur, exécuté à grossissement bien plus considérable que les deux précédents, montre que l'aspect spongieux - spumeux de l'épícorium semble dû au fait que la substance opaque de l'épispore (substance tunical de CLÉMENÇON) se poursuit, sous forme d'un subtil feutrage de fibrilles, dans une matrice absolument transparente (formée de substance coriale selon CLÉMENÇON).

Ce cliché est en outre destiné à montrer que, ni l'épispore, ni même la leptotunica (que l'on distingue mal de l'épispore) ne se trouve à la surface de la spore ; celle-ci est occupée par une couche d'aspect floconneux (sans doute artéfactuel), rarement bien conservée, de nature typiquement myxosporiale pour nous, et qui est l'ectosporothecium de CLÉMENÇON (qui appelle ici endosporothecium, ce que nous appelons leptotunica).

La clé de l'interprétation que nous croyons aujourd'hui correcte de l'architecture de la paroi sporique des *Rhodophyllaceae* a été fournie par les recherches d'électronique de CLÉMENÇON (1974) sur *Clitopilus prunulus*, et surtout par celles de CAPELLANO (CAPELLANO et KÜHNER, 1975) sur la paroi sporique de ces autres champignons lamellés à spores roses que sont les espèces à spores elliptiques et lisses qui constituent les genres *Pluteus* et *Volvaria*.

Dans les lignes qui suivent, nous croyons bon de rappeler brièvement l'évolution de nos idées personnelles concernant l'architecture de la paroi sporique des *Rhodophyllaceae*.

En 1948, nous avons considéré, comme nous le faisons aujourd'hui, que l'enveloppe des *Rhodophyllaceae* qui porte les ornements épícoriaux est l'endospore, et que celle qui les tapisse extérieurement est l'épispore.

La ressemblance entre une spore de *Rhodophyllaceae* dont l'épispore a été éliminée par la potasse et une spore intacte de *Lepista* ou de *Lactarius* devait cependant nous troubler rapidement, d'autant que, comme l'a fait remarquer BESSON (1969), les verrues épícoriales d'un *Rhodocybe* dont l'épispore a été éliminée par traitement potassique se colorent par le Bleu Coton lactique, exactement comme les verrues d'une spore intacte de *Lepista*. Comme, chez *Lepista*, la couche qui porte les ornements est l'épispore, ceci nous conduisait à nous demander si la couche qui porte les ornements épícoriaux des *Rhodophyllaceae* est bien l'endospore, comme nous l'avions supposé en 1948.

La découverte que nous avons faite, en photonique, de la stratification de cette soi-disant endospore, semblait d'ailleurs parler contre cette manière de voir. Comme nous l'avons vu plus haut, dans d'assez nombreuses *Rhodophyllaceae*, l'ensemble qui porte les ornements épícoriaux se montre, en photonique, après traitement potassique, constitué de trois couches ou feuillettes (e1, e2, e3), e2 étant moins réfringent que e1 et e2 qui l'enserrent. Il était tentant d'homologuer cette structure à celle que montre en photonique, chez de nombreuses *Agaricales*, la paroi sporique ayant subi le traitement potassique, éventuellement suivi d'une observation dans l'acide acétique dilué. S'il y avait réellement homologie, ce que nous avons initialement pris pour une endospore chez les *Rhodophyllaceae* serait constitué par l'ensemble d'une endospore e3, d'une épispore e2 et d'une partie, e1, de la périspore. L'hétérogénéité électronique de type coriotunica, reconnue dans une partie au moins de l'ensemble e1, e2, e3 (Fig. 122, en bas), parlait d'ailleurs en faveur de la manière de voir, selon laquelle cet ensemble est, au moins en partie, constitué par l'épispore.

Dans une telle hypothèse, les ornements épícoriaux des *Rhodophyllaceae* seraient donc à l'extérieur de l'épispore, c'est-à-dire dans la même position que les ornements périsporiges des *Agaricales* et des *Tricholomatales*, ce qui paraissait, à première vue, rassurant pour l'esprit.

Mais, dans cette hypothèse, comment interpréter ce qui se trouve à l'extérieur des ornements épícoriaux ?, plus précisément cette épaisse couche très opaque aux électrons que nous appelons ici épispore ?

Tant que l'on a cru que cette dernière couche occupe la surface même de la spore, on pouvait la considérer comme représentant une ectospore, il est vrai d'une épaisseur tout à fait inhabituelle. La découverte, à sa limite externe, de cette fine pellicule opaque que nous appelons ici leptotunica (Fig. 122), a d'abord conduit à considérer cette dernière comme représentant seule l'ectospore, l'épaisse couche qu'elle tapisse (notre actuelle épispore) étant une différenciation myxosporiale propre aux *Rhodophyllaceae*. Un argument, qu'en 1973, nous considérions comme décisif en faveur de cette manière de voir, résidait dans le fait

que nous avons observé, de façon très exceptionnelle il est vrai, chez de rares *Pluteaceae*, deux, trois ou quatre enveloppes sporiques noyées dans un mucilage commun (Fig. 120, d, e, f), gonflé dans la lessive de KOH (Fig. e), se contractant fortement à la suite d'un transfert dans une solution d'acide acétique (Fig. f). Ce mucilage commun évoquait évidemment, par ce comportement, celui qui enrobe parfois plusieurs épispores de *Coprinus marcoticus* (Fig. 15) et qui, lui, est indiscutablement d'origine myxosporiale. En 1973, nous n'imaginions pas la possibilité de confluences entre enveloppes épisporiques. Lorsque CLÉMENÇON découvrit, en 1974, que notre leptotunica (qu'il appelait ici endosporothecium) n'est pas originellement à la surface de la spore, mais qu'elle est initialement recouverte par une couche d'aspect floconneux en électronique (qu'il appelait ici ectosporothecium) (Fig. 123, en bas), il fallut bien admettre que cette couche est une partie caractéristique du véritable myxosporium.

Remarquons, au passage, que le rattachement au sporothecium des deux couches dont l'ensemble forme la partie la plus externe de la paroi sporique des *Clitopilus*, est en désaccord avec le fait, signalé par CLÉMENÇON en 1970, que lorsqu'un sporothecium a deux feuillettes, seul le feuillet externe est opaque, l'interne étant au contraire un feuillet transparent.

En résumé, les principaux points qui ont rendu délicate l'interprétation de l'architecture de la paroi sporique des *Rhodophyllaceae* sont :

avant tout la présence d'une enveloppe inconnue chez d'autres champignons lamellés, l'épicorium, générateur d'ornements particuliers,

ensuite la fréquence d'une stratification de l'endospore, car, chez celles des *Agaricales* chromosporées à spores non roses qui possèdent une endospore, celle-ci est en général simple, comme l'avait remarqué PERREAU (1967),

enfin l'absence d'ectospore cohérente.

4°. LE STOCK NUCLEAIRE DE LA SPORE DES PLUTEALES.

Dans certaines espèces, les spores sont uninucléées, alors que dans d'autres elles sont binucléées ; nous apporterons plus de précisions sur ce point à propos de l'étude de chacune des familles ; disons seulement ici que le stock nucléaire de la spore est souvent beaucoup plus difficile à déterminer chez les rhodosporées que sont les *Pluteales*, que chez les *Hyménomycètes* leucosporés. Chez ces derniers, l'utilisation de la méthode de GIEMSA permet fréquemment cette détermination, même sur du matériel d'herbier vieux de plusieurs années. C'est rarement le cas chez les *Pluteales*, soit à cause de la fixation trop intense du colorant par l'endospore, soit à cause de l'imperméabilité relativement grande de l'ensemble de la paroi de la spore. Même sur des coupes au microtome de matériel fixé et inclus dans la paraffine, cette détermination n'est pas toujours aisée ; on a fréquemment l'impression que le contenu de la spore est mal fixé, sans doute à cause de l'imperméabilité de la paroi.

B. DEVELOPPEMENT DU CARPOPHORE DES PLUTEALES.

1°. PRESENCE OU ABSENCE DE VOILES. ORDRE D'APPARITION DES DIFFÉRENTES PARTIES DU CARPOPHORE.

Alors que la présence d'un voile sous-tendu, anneau ou cortine, est chose courante chez les *Agaricales sensu stricto*, elle est très exceptionnelle chez les *Pluteales*, si bien qu'à l'époque d'*Epicr.* et de *Monogr.*, FRIES n'avait rencontré aucune *Hyporhodii* présentant un tel voile, ce qu'il n'avait pas manqué de souligner. Le fait que *Ag. cucumis* soit absolument dépourvu de cortine, comme l'immense majorité des *Pluteales*, vient à l'appui du transfert de cette espèce, des *Agaricales* dans les *Pluteales*.

a. *Pluteaceae*.

= Présence ou absence de voile universel.

+ *Volvariella*.

On sait que ce sont les seules *Pluteales* qui présentent une volve, d'ailleurs toujours remarquablement individualisée.

D'après REIJNDERS (1952 et 1963), les *Volvariella* sont des champignons piléocarpes, c'est-à-dire que le chapeau s'ébauche avant les lames et le stipe. Dans ses premiers stades, le chapeau se présente comme un hémisphère noyé à l'intérieur d'une masse ellipsoïde ou globuleuse, hémisphère qui se distingue facilement des tissus environnants à sa très forte chromophilie (Fig. 124, c). Ce début d'individualisation du chapeau est très précoce puisque, chez *V. gloiocephala*, il est déjà manifeste alors que la masse dans laquelle il s'individualise n'a encore que 2 mm de long. Il est évident que tout ce qui se trouve au-dessus et sur les côtés de l'hémisphère piléique donnera la volve.

Chez *V. gloiocephala*, il y a d'abord continuité entre le tissu piléique et le tissu volvaire plus lâche ; c'est seulement quand se gélifie le revêtement piléique que la volve devient indépendante du chapeau, comme chez les Amanites. Chez *V. bombycina*, volve et surface piléique seraient indépendantes dès l'origine ; dans la partie supérieure d'une masse ellipsoïde, ayant environ 4 mm de long, apparaît une cavité, et c'est dans cette cavité, à partir de son plancher, que naissent chapeau et stipe, alors que la masse ellipsoïde initiale n'a encore atteint que 5 à 7 mm de long (Fig. 124 d).

+ *Pluteus*.

Étant donnée l'étroite affinité entre les genres *Volvariella* et *Pluteus*, il est étonnant que REIJNDERS n'ait décelé aucune trace de voile universel chez ces derniers. Il est vrai que le mode de développement de *V. bombycina* peut laisser supposer que la volve des *Volvariella* n'est pas un voile universel comparable à celui de nombreuses *Agaricales*, c'est-à-dire une formation faisant initialement partie du carpophore ; chez cette espèce, la volve ne serait qu'une formation issue d'un « bulbe primordial », à l'intérieur duquel s'est développé le primordium du carpophore. C'était l'opinion de REIJNDERS, qui a écrit que, dans ce champignon, « la volve est une partie du bulbe primordial ; elle ne représente pas un voile universel au sens propre ».

= Présence ou absence de voile partiel.

Sur des bulbes primordiaux de *V. gloiocephala* encore très jeunes (longueur totale 7 mm), REIJNDERS a remarqué que la moitié inférieure du stipe est chausmée par un tissu qui se distingue bien du tissu pédiculaire par le fait qu'il est plus lâche et moins colorable ; l'épaisseur de ce tissu, plus grande dans la région inférieure, où il est en continuité avec la volve, diminue progressivement jusqu'à s'annuler lorsque l'on s'élève sur le stipe ; REIJNDERS pense qu'il s'agit de lipsanenchyme.

Chez les *V. bombycina* et *parvula*, cet auteur n'a pas vu de voile unissant la marge du chapeau au stipe. Cependant, il pense pouvoir affirmer que, sur des primordiums de *Pluteus granulatus* n'ayant que 0.3 mm de large, la marge piléique est encore réunie au stipe, que des hyphes de la surface du stipe passent dans la marge piléique ; il dit par suite cette espèce paravélangiocarpe. Il pense que, par contre, *P. cervinus* est gymnocarpe, mais il ne décrit le développement de cette espèce qu'avec une certaine réserve, n'ayant disposé que d'un nombre restreint de primordiums ; il fait d'ailleurs remarquer que le stipe de *P. cervinus*

naît de la partie supérieure, assez brusquement tronquée, d'un bulbe qui fait penser au bulbe primordial, à l'intérieur duquel apparaissent chapeau, stipe et lames chez les *Volvariella*.

Les rares espèces pour lesquelles on a créé le genre *Chamaeota*, semblant ne différer des *Pluteus* que par la présence d'un anneau sur le stipe, il serait du plus haut intérêt de rechercher, sur de jeunes primordiums, quelle est l'origine de leur anneau.

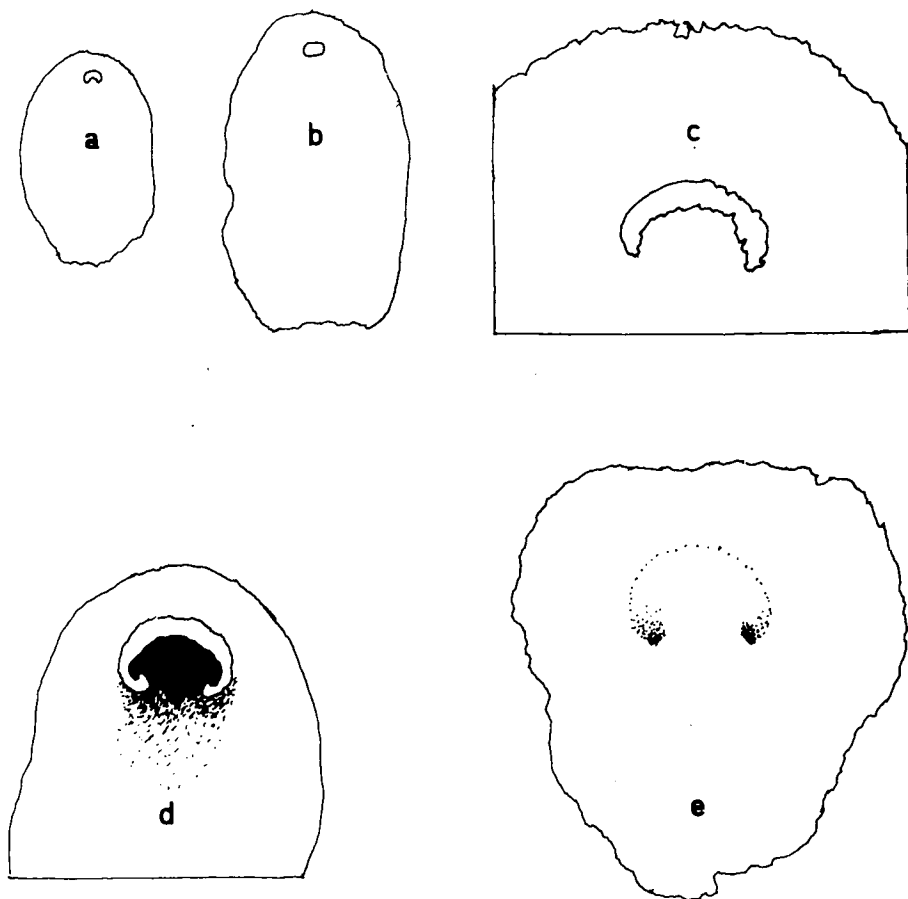


Fig. 124. — Premiers stades du développement des Volvaires, tels que vus sur des coupes axiales de bulbes primordiaux (d'après REIJNDERS).

De (a) à (d) : *V. bombycina*. Alors que la largeur du bulbe primordial n'atteint pas encore ou dépasse à peine 3 mm (a, b, c), on voit apparaître une petite cavité dans sa partie supérieure; le primordium du carpophore se présente tout au plus comme une bosse née du plancher de cette cavité (c). Sur un bulbe primordial de 5 mm de largeur (d), chapeau et stipe sont déjà parfaitement reconnaissables et il n'y a toujours pas de rapports entre la partie supérieure du primordium et le plafond de la cavité, du plancher de laquelle il est né.

En (e) : *V. gloiocephala*. La coupe axiale du bulbe primordial, qui ne mesure que $2 \times 1,8$ mm, montre déjà nettement, à son intérieur, l'ébauche du carpophore, mais rien n'indique qu'elle soit née dans une cavité. La surface qui limite le carpophore, en haut et sur les côtés, qui est figurée ici par une ligne de points, n'est pas une limite brutale; il y a continuité entre le tissu du chapeau et celui de la partie supérieure du bulbe primordial.

b. *Rhodophyllaceae*.

Comme l'on sait, dans l'immense majorité des *Rhodophyllaceae*, on ne trouve aucune trace de voile sous-tendu, anneau ou cortine, sur le jeune adulte.

Rhodophyllus araneosus Quélet, d'Europe, et *R. velatus* (Hesler), d'Amérique, constituent certainement de rares exceptions, avec leur cortine aranéuse, évanescente.

D'après les recherches de BLIZZARD (1917) sur un *Rhodocybe*, et de DOUGLAS (1918) sur 3 *Rhodophyllus*, aucune trace d'un tel voile n'est visible chez ces espèces, même sur le primordium du carpophore. Autrement dit, il s'agit de champignons réellement gymnocarpes. REIJNDERS conclue des travaux de ces auteurs que, chez les champignons étudiés, le stipe est la première partie du carpophore à se différencier, autrement dit qu'il s'agit d'espèces stipitocarpes.

2°. ORIGINE DES LAMES.

Selon REIJNDERS, les lames se forment par plissement (type *lévhyménien*) chez toutes les *Pluteales* étudiées. Sur des coupes transversales d'un jeune chapeau encore fermé de *Pluteus cervinus*, dans lequel les pleurocystides étaient encore simplement claviformes, pas nettement épaissies, et dépourvues de crochets apicaux, nous avons cependant noté que les lames étaient ouvertes sur l'arête, où se trouvait un « tissu » franchement collapsé-gélifié.

3°. DEVELOPPEMENT DE L'HYMENIUM.

BULLER dit avoir vainement recherché un développement de l'hyménium par plages, c'est-à-dire un développement de type *Panaeolus*, chez un *Pluteus*, un *Entoloma* et un *Nolanea*, et il pense qu'à cet égard les *Hyporhodii* sont plus proches de la plupart des *Leucospori* que des autres Chomosporés.

4°. CONCLUSION.

Par plusieurs particularités du développement, et notamment par la fréquence probable de la gymnocarpie, les *Pluteales* s'écartent des *Agaricales*, au sens étroit où cet ordre est ici conçu, pour se rapprocher des *Tricholomatales*.

C. LA PIGMENTATION DU CARPOPHORE DES PLUTEALES.

En 1934, nous avons fait remarquer que les champignons lamellés à spores roses s'écartent nettement des autres chromosporés par la grande fréquence des colorations vacuolaires, aussi bien chez les *Rhodophyllus* que chez les *Pluteaceae*. Chez les *Pluteaceae*, nous n'avions même rencontré que des pigmentations de ce type, alors que, chez certains *Rhodophyllus*, nous avons également observé une pigmentation incrustant la paroi des hyphes.

Aujourd'hui, nous pouvons ajouter que les pigmentations incrustantes, si répandues dans la plupart des familles d'*Agaricales*, sont souvent de teinte différente de celle qui domine chez les *Pluteales*; chez les *Agaricales*, les pigmentations incrustantes, si fréquentes à la surface du chapeau ou dans son voisinage, sont fréquemment jaunes ou d'un brun rouillé. Chez les *Pluteales*, dominant, dans le revêtement du chapeau, les couleurs brun-gris ou bistrées, qu'elles soient le résultat de pigmentations incrustantes ou vacuolaires.

D. POSSIBILITE DE CULTURE DES PLUTEALES.

Il est facile d'obtenir des mycéliums en culture pure, sur milieux gélosés classiques, à partir de fragments de feuillet, pour *Macrocyttidia cucumis* et souvent aussi pour nombre d'espèces de *Pluteaceae* et de *Rhodophyllaceae*. En utilisant cette technique, Oudoux (1957) en a obtenu pour une trentaine d'espèces de *Pluteales*.

Par contre, il ne semble pas que, pour la plupart des *Pluteales*, on soit parvenu à obtenir la germination des spores, puisque les listes publiées, concernant la polarité des *Hyménomycètes*, ne mentionnent guère d'espèces de cet ordre. Les seules *Pluteales*, pour lesquelles cette germination ait été signalée, sont quelques espèces du genre *Clitopilus*, au sens large de la « Flore analytique », espèces qui sont ou semblent homothalles.

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

Dans la liste ci-dessous, qui rassemble les résultats obtenus par PIROARD (1956) et par VIALE (1961), nous avons adopté les mêmes abréviations et conventions que celles dont nous avons précisé le sens dans la partie de cet ouvrage consacrée à l'ordre *Agaricales* (p. 157).

Clitopilus.

Ag. 5 *prunulus* — 4.5 *giovaneliae* — 3.5 *omphaliformis* — 3 *pinsitus*.

G. 4 *giovaneliae* — 0.5 *omphaliformis* — 0 *pinsitus*, *prunulus*.

T. 0.2 *giovaneliae* — 0 *omphaliformis*, *pinsitus*, *prunulus*.

P. 0 pour les 4 espèces citées ci-dessus.

Macrocystidia.

Ag. 5 *cucumis*.

G. 5 *cucumis*.

T. 0.5 *cucumis*.

P. 0 *cucumis*.

Pluteus (h).

Ag. 4 *atromarginatus* — 3 *umbrosus*.

G. 4 *atromarginatus* — 2.5 *umbrosus*.

T. 4 *atromarginatus* — 0 *umbrosus*.

P. F *atromarginatus* — L *umbrosus*.

Rhodocybe.

Ag. 5 *truncata* — 3.5 *fallax*.

G. 5 *truncata* — 4 *fallax*.

T. 0.5 *truncata* — 0 *fallax*.

Rhodophyllus.

Ag. 4 *cetratus*, *mammosus* — 2.5 *byssisedus* — 2 *infula*, *nitidus*, *undatus* — 1 (h) ou 0 *vernus*.

G. 4 *cetratus* — 3 *infula*, *mammosus*, *undatus* — 2 *nitidus*, *vernus* (h).

T. 4 *undatus* — 0 *byssisedus*, *cetratus*, *infula*, *mammosus*, *nitidus*, *vernus*.

P. F *undatus* — 0 *byssisedus*, *cetratus*, *infula*, *mammosus*, *nitidus*, *vernus*.

Volvaria.

Ag. 2 *parvula* — 0.5 *speciosa*.

G. 4 *speciosa* — 3 *parvula*.

T et P. 0 pour les 2 espèces citées ci-dessus.

PLUTEACEAE Kotlaba et Pouzar, 1972.

Famille *Plutéinées* Roze, 1876, non sensu ROZE.

Comme il a été rappelé plus haut, cet ensemble, l'un des plus naturels et des plus brutalement délimités qui soient, a été parfaitement reconnu et macroscopiquement défini par FRIES, l'auteur des deux principaux genres qui le constituent, les genres *Pluteus* et *Volvaria* (actuellement *Volvariella*).

FAYOD a été le premier (1889) à lui avoir donné un nom ; c'est sa tribu *Pluteideae*. En 1927, VAN OVEREEM l'a présenté comme famille, sous l'étiquette *Volvariaceae*, que nous avons adoptée dans la « Flore analytique ».

Considérant que *Volvariaceae* van Overeem est *nomen nudum*, SINGER (1975) remplace cette étiquette par *Pluteaceae* Kotl. et Pouz. (1972).

Si notre préférence va aujourd'hui à *Pluteaceae* plutôt qu'à *Volvariaceae*, c'est avant tout parce que l'ensemble en question correspond à la tribu *Pluteideae* de FAYOD.

En remontant au travail publié par ROZE en 1876, nous trouvons un autre argument en faveur de cette manière de voir. Cet auteur, qui n'avait pas la moindre idée de ce que peut être une classification « naturelle », a rangé les genres *Pluteus* et *Volvaria* dans deux ensembles différents : *Plutéinées* et *Volvariées*, qu'il appelait familles. Ces deux familles de ROZE sont remarquablement hétérogènes, puisque la famille *Volvariées* comprenait aussi celles des Amanites qui n'ont pas d'anneau, à l'exclusion des autres, et que la famille *Plutéinées* comprenait, à côté des *Pluteus*, sous l'étiquette *Pluteolus*, des espèces dont les seules qui soient citées par ROZE sont des *Inocybe* !

La famille *Plutéinées*, figurant dans l'ouvrage de ROZE avant la famille *Volvariées*, c'est *Plutéinées* qui a la priorité sur *Volvariées*.

I. CARACTERES DU CARPOPHORE.

A. DISPOSITION DES HYPHES DES LAMES ET DU CHAPEAU ; DIMENSIONS ET FORME DE LEURS ARTICLES ; LEUR CONTENU NUCLEAIRE.

1°. DISPOSITION DES HYPHES FONDAMENTALES DE LA TRAME DES LAMES ET DE LA CHAIR.

a. TRAME DES LAMES.

Entre les deux sous-hyméniums, très généralement celluloux, la trame proprement dite est toujours inversée chez l'adulte.

Il est curieux que, pas plus que FAYOD, SINGER ne mentionne le caractère très généralement celluloux du sous-hyménium. Il est vrai que le caractère inversé de la trame proprement dite est une particularité bien plus différentielle des *Pluteaceae*, ce qui a pu faire négliger l'allure du sous-hyménium.

Dans la définition donnée par FAYOD de sa tribu *Plutéidés*, on relève : « Trame souvent renversée ». A ce sujet, deux remarques sont à faire : tout d'abord, dans les généralités de son mémoire, FAYOD parlait de trame inversée et non renversée ; ensuite, nos observations relatées en 1926, comme celles de tous les auteurs modernes, conduisent à l'idée que la trame de ces champignons est toujours inversée chez l'adulte, et non souvent ; les indications que donne FAYOD, concernant certaines de ses sections du genre *Pluteus*, où la trame est dite parfois régulière, subrégulière ou peu régulière, sont donc sûrement erronées, du moins en ce qui concerne le champignon adulte.

Il est d'autant plus important de préciser les caractères de la trame inversée que celle-ci paraît absolument caractéristique des *Pluteaceae*. Il s'agit d'un type de trame que FAYOD disait, avec raison, fort extraordinaire, les éléments de la trame du champignon adulte obliquant du sous-hyménium vers le plan de

symétrie et la tranche du feuillet. Sur le dessin que donne FAYOD (Fig. 125), on voit fort bien l'extrémité libre de ces longues cellules dans le plan de symétrie du feuillet.

Il est évident qu'une telle structure ne peut être originelle. FAYOD a prétendu que, chez *Pluteus umbrosus*, la trame est d'abord régulière, c'est-à-dire d'un type tout à fait banal ; « ce n'est que plus tard, que croissent les hyphés de la trame inversée des cellules du sous-hyménium, tandis que ceux de la trame primitive semblent non seulement ne pas augmenter, mais se gélifier complètement ». REIJNDERS (1952 et 1963) pense que si, tout au début du développement des lames, alors que celles-ci sont encore pliciformes et même un peu après, la trame des lames est constituée d'hyphes nettement divergentes, elle prend bientôt un aspect plus régulier ou quelquefois un peu emmêlé dans sa région moyenne, qui constitue un médiostrate, flanqué de chaque côté par le sous-hyménium.

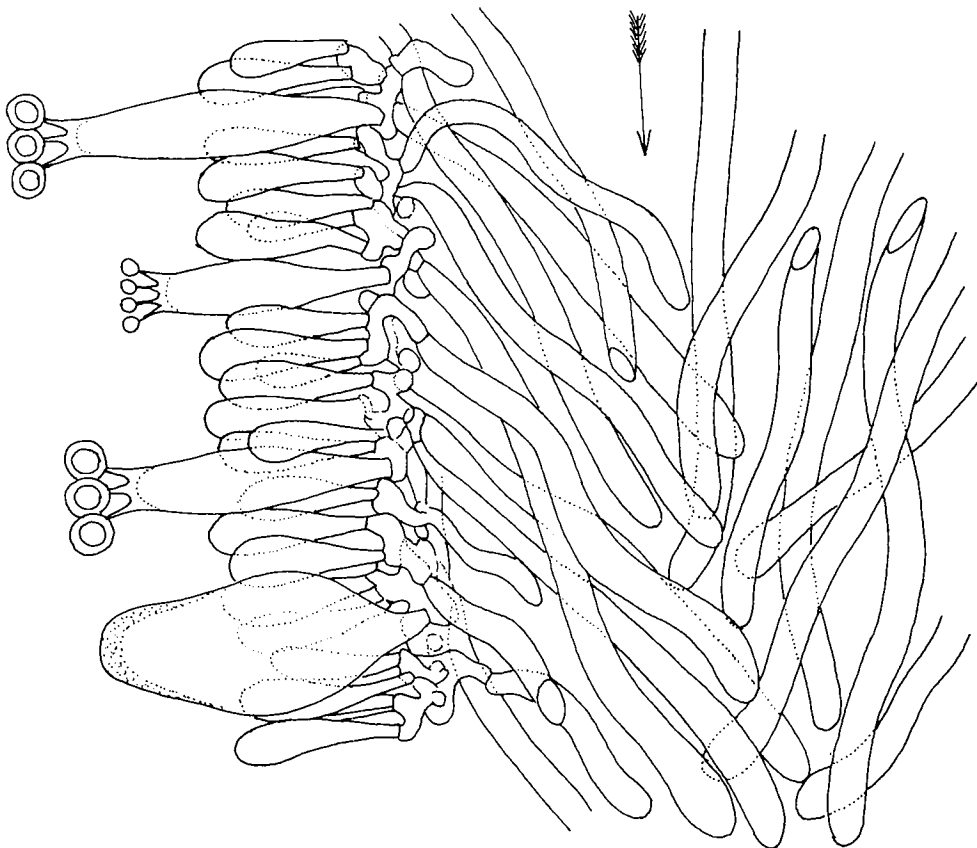


Fig. 125. — Portion de coupe transversale dans une lame de *Pluteus nanus* (d'après FAYOD).

La pointe de la flèche est dirigée vers l'arête de la lame.

Remarquer l'orientation des articles fondamentaux de la trame des lames qui rendent celle-ci *inversée*. Noter que chacun d'eux a une extrémité libre, dans le plan de symétrie de la lame ou dans son voisinage.

Outre des basidioles ou des pseudoparaphyses, l'hyménium montre une cystide ventrue (en bas) et 3 basides portant des spores. Remarquer que les basides sont fusiformes et que celle dont les spores sont encore à l'état de petites ébauches est plus courte que les deux basides dont les spores sont déjà volumineuses.

Contrairement à FAYOD, et plus tard (1919) à WALKER, qui voyaient les grosses hyphes de la trame inversée naître du sous-hyménium, REIJNDERS les voit naître comme des ramifications, à extrémité arrondie, d'hyphes du médiostate ; alors qu'initialement, les hyphes du médiostate sont toutes étroites, les ramifications auxquelles elles donnent naissance se renflent ; les hyphes renflées seraient d'abord parallèles aux hyphes du médiostate qui leur ont donné naissance ; ce ne serait qu'ultérieurement que ces grosses hyphes se déjetteraient vers le plan de symétrie de la lame, donnant alors la structure inversée. REIJNDERS ajoute que l'on perçoit parfois, entre la partie inversée de la trame et le sous-hyménium, les restes du médiostate initial, qui, complètement écartelé, forme alors une espèce d'hyménopode. D'après nos observations inédites sur des carpophores adultes de *Pluteus cervinus*, il est certain que les grosses hyphes de la partie inversée de la trame des lames ne naissent pas du sous-hyménium celluleux ; elles naissent d'hyphes particulièrement grêles (Fig. 126), qui représentent vraisemblablement les restes du médiostate initialement régulier, de ce que REIJNDERS appelle ici l'hyménopode.

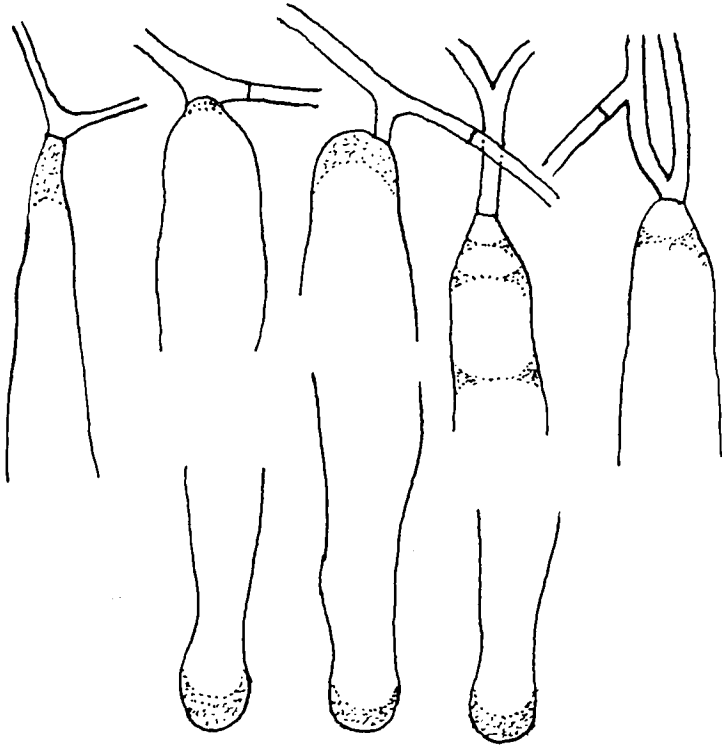


Fig. 126. — Hyphes de la trame des lames de *Pluteus cervinus*.

Des gros articles fondamentaux qui rendent la *trame inversée*, on n'a figuré que l'extrémité libre (en bas) et l'extrémité opposée, pour montrer que chacun de ces articles ne naît pas du sous-hyménium celluleux (non figuré), mais qu'il est un rameau d'une hyphes connective grêle.

Il est fort possible que, chez d'autres espèces de *Pluteaceae*, l'origine des hyphes fondamentales de la trame inversée soit différente ; c'est ce que suggère la Fig. 125, reproduction d'un dessin de FAYOD, dont la fidélité semble attestée par l'étroite correspondance entre sa figuration de l'hyménium d'un *Pluteus* et celle donnée beaucoup plus tard par BULLER (Fig. 127).

(à suivre).

(suite de la page 80)

Prostomium arrondi dont la hauteur atteint en moyenne 66 % de la largeur basale (fig. 5 a).

Epiderme hérissé de papilles incrustées de particules étrangères (« papillae of secretion ») dont le nombre, la taille et la forme varient notablement d'un individu à l'autre et d'une région à l'autre d'un même individu. Vues de profil, ces papilles possèdent un contour ovale, cônique, losangique, cylindrique ou cylindro-cônique (aspect de bulbe, de carafe, de massue, de cigare, de croissant, etc...) ; les plus grandes atteignent jusqu'à 15 μ de long, leur largeur peut varier de 1 à 10 μ (fig. 5 c). Celles de la région postérieure de l'animal sont en règle générale de plus grande taille et d'aspect plus hétérogène que dans la moitié antérieure du corps.

Ces papilles sont disposées en anneaux autour de l'épiderme. Entre deux séries successives de faisceaux sétigères, on peut compter jusqu'à une trentaine d'anneaux, chacun étant séparé des anneaux contigus de 2 à 5 μ en moyenne (fig. 5 b). L'annulation s'estompe en certaines régions du corps, en particulier à l'aplomb de la zone d'implantation des soies. Ces papilles sont accompagnées de papilles sensorielles disposées en 2 rangées par métamère, à l'aplomb de la zone d'insertion des soies et dans l'intervalle entre les faisceaux sétigères. Vues de face, leur contour dessine un ovale dont le plus grand axe ne dépasse pas celui des plus grosses papilles décrites précédemment. Ces papilles sensorielles sont de teinte plus claire que les précédentes et les anneaux matérialisés par les autres papilles cutanées s'estompent à leur niveau.

Formule sétale :

I, (II), 1	I, 1	I, 1	I, (II), 1
1, 2, 3	I	I	1, 2, 3, (4)

Faisceaux dorsaux comprenant 1, exceptionnellement 2 soies capillaires. Les plus longues d'entre elles, mesurées dans la région antérieure de l'animal, atteignent 125 à 320 μ . Ces soies sont accompagnées d'une soie pectinée de 42 à 66 μ de longueur et de 2 μ de diamètre (soit sensiblement de même diamètre que la base des soies capillaires), à nodule distal, à hampe peu incurvée et dont l'extrémité distale est ornée de 3 à 4 denticules intermédiaires disposés en éventail (fig. 6 a). Faisceaux ventraux comportant généralement 2, plus rarement 1 ou 3, exceptionnellement 4 crochets bidentés à hampe sigmoïde, à nodule submédian, à dent supérieure de même épaisseur mais 2 fois à 2,5 fois plus longue que l'inférieure (fig. 6 b) ; la longueur de ces crochets atteint 42 à 56 μ et leur diamètre est d'environ 3 μ .

En X et XI, ces crochets bifides sont remplacés par des soies génitales chez les individus sexuellement mûrs. Pores des spermathèques en X, situés dans l'alignement des soies ventrales et accompagnés chacun d'une soie génitale à hampe recourbée en crosse proximale, à nodule médian et à extrémité distale élargie et excavée en forme de style (fig. 6 c). Ces soies atteignent une longueur de 60 μ et leur diamètre atteint 3 μ .

Orifices σ en XI accompagnés chacun d'une soie génitale de même aspect général que les soies des spermatopores mais plus grêles (longueur : 70 μ ; diamètre maximum : 2,5 μ , fig. 6 d).

3 - 2. Appareil digestif et appareil génital.

Tube digestif recouvert de tissu chloragène à compter du 6^e métamère.