

BULLETIN MENSUEL
DE LA
SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON
FONDEE EN 1822

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

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

TRESORERIE :

T A R I F

	1980
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

VIAL P. — Sur la présence d' <i>Isognomostoma holosericea</i> (Studer) dans les Alpes de Haute-Provence	462
RAYMOND H.-L. — Répartition écologique des <i>Tabanidae</i> (Diptera) adultes du département des Hautes-Alpes (suite)	464
KÜHNER R. — Les grandes lignes de la classification des Agaricales, Plutéales, Tricholomatales (suite)	465
ELOUARD P. — Climats, biogéographie et géodynamique	I
GALZOT A. — Excursion géologique en Mont d'Or lyonnais	X

Nous avons vérifié que l'aspect pailleté est dû à la présence d'aiguilles ou de lames cristallines, car nettement biréfringentes. Dès 1901, TOPIN pensait que ce n'est que sur la fin de l'existence des cystides des Russules que leur contenu se charge souvent de cristaux; il avait, en effet, remarqué que le contenu de ces cystides est d'abord à peine granuleux puis qu'il se charge de gouttelettes. Nous pensons que lorsque la macrocystide présente un contenu d'aspect aiguillé ou pailleté, c'est le signe qu'elle est morte. Le contenu de la macrocystide vivante est tout différent, comme nous l'avons rappelé en 1976; il comporte d'innombrables gouttelettes brillantes. Nous avons vérifié depuis, sur *Lactarius torminosus*, que ces gouttelettes minuscules (0.5 μm), sont noires après imprégnation osmique, ce qui est en accord avec l'assertion de ROMAGNESI, selon qui le contenu des macrocystides des *Russulaceae* présente une forte affinité pour des colorants des lipides (Ecarlate Cerol BX; Bleu BZL Ciba, etc...). Ces gouttelettes sont solubles dans l'alcool fort, qui ne laisse plus subsister, dans le contenu des cystides, qu'un résidu protoplasmique très finement floconneux-spongieux.

Dans les revêtements piléique et pédiculaire de nombreuses espèces de Russules, notamment de Russules rouges et âcres, on trouve, parmi des hyphes d'allure banale, des éléments qui ressemblent tout à fait aux cystides des lames par l'aspect de leur contenu, et qu'on ne peut faire autrement que de considérer également comme des cystides; pour les distinguer des cystides hyméniales, on les appelle « **dermatocystides** »; les cystides piléiques sont dites « **piléocystides** », les cystides pédiculaires « **caulocystides** ». Les vacuoles étant souvent plus développées dans les piléocystides (où il arrive qu'elles soient colorées en rose) que dans les cystides des lames, il est plus facile d'y reconnaître que la localisation des gouttelettes sécrétées est strictement cytoplasmique; elles se trouvent uniquement dans la couche de cytoplasme pariétal et dans les travées de cytoplasme qui traversent les vacuoles ou qui les séparent les unes des autres.

Dès 1907, ARNOULD et GORIS avaient signalé que, si le contenu de nombreux laticifères de *Russulaceae* se colore en bleu en présence d'acide sulfurique et de vanilline, il en est de même du contenu de nombreuses cystides d'espèces de la même famille, cystides qui tranchent alors sur les basides ou autres articles environnants, que ce mélange colore en rouge. Lorsque le contenu d'une cystide bleuit en présence du réactif sulfovanillique, il se colore aussi, en présence d'acide sulfurique mélangé à plusieurs autres aldéhydes; c'est pourquoi on le dit sulfoaldéhyde + (ou par abréviation, sulfo +), par opposition au contenu d'une cystide qui ne réagit pas ainsi et que l'on dit sulfoaldéhyde - (ou sulfo -). Les cystides sulfo + sont aussi appelées **sulfo**cystides.

Au niveau de la détermination des espèces, cette caractéristique n'est pas négligeable; en effet, comme l'avaient déjà reconnu ARNOULD et GORIS, quelques espèces de *Russulaceae* se distinguent de la majorité des représentants de cette famille par le fait que les cystides y sont sulfo -, soit toutes les cystides, soit seulement les piléocystides.

Les aldéhydes qui, en présence d'acide sulfurique, colorent les cystides sulfo +, peuvent être classées en deux catégories, selon qu'elles communiquent ou non une coloration (différente) aux basides. Le formol, qui, en présence d'acide sulfurique, colore en brun le contenu des cystides et laticifères sulfo +, ne colore pas les basides, alors que la vanilline ou le pipéronal les colore en rouge.

Parmi les aldéhydes dont BORDIN a préconisé l'emploi, parce qu'elles donnent au contenu des cystides sulfo + des colorations plus foncées que la vanilline ou le formol, nous avons surtout retenu le pipéronal.

Le pipéronal présente les mêmes avantages que la vanilline, en ce sens qu'il est solide (cristallisé), ce qui n'est pas négligeable pour des Mycologues voyageurs, et aussi qu'il colore en rouge le contenu des basides, ce qui permet de s'assurer, avant d'examiner les cystides, qu'aucune faute technique n'a été commise ; nous préférons le pipéronal à la vanilline parce qu'il donne des colorations plus intenses, plus sombres, du contenu des cystides sulfo + et qu'il ne dégage pas la forte odeur de la vanilline, qui peut perturber les qualités olfactives du spécificateur. Son mode d'emploi est fort simple : sur une lame de verre de la future préparation microscopique, on dépose une goutte d'acide sulfurique ; on y place un minuscule cristal de pipéronal et l'on attend qu'il disparaisse et qu'il ait coloré l'acide en jaune ; il suffit ensuite de placer la coupe de matériel vivant de la *Russulaceae* étudiée dans la goutte jaune, de recouvrir d'une lamelle et d'observer aussitôt que la coupe a rougi.

Le contenu des macrocystides est très instable du point de vue de sa morphologie. En substituant à l'eau dans laquelle était initialement montée une coupe de lame d'une Russule âcre, une solution diluée d'acide acétique, nous avons vu le contenu, à l'origine très densément et très finement guttulé-granuleux, devenir farci de lamelles cristallines biréfringentes. Un excès d'hydratation suffit à provoquer une altération de la structure du contenu de la macrocystide, comme on peut le constater en conservant quelque temps, dans l'eau, une coupe fraîchement exécutée dans une lame de cette Russule âcre ; petit à petit, on voit le contenu s'altérer, à partir de l'extrémité libre de la cystide, où il prend un aspect homogène, comme huileux-réfringent. Le contenu des macrocystides est instable, non seulement du point de vue de sa structure morphologique, mais encore du point de vue de son comportement vis-à-vis des réactifs sulfoaldéhydiques. Il faut, à cet égard, se défier particulièrement des piléocystides, qui, en raison de leur exposition directe à la pluie et au rayonnement solaire, sont plus facilement altérables ; lorsque le contenu de ces piléocystides est devenu pailleté, il peut fort bien avoir perdu la réactivité différentielle aux sulfoaldéhydes qu'il possédait du vivant des cystides. ROMAGNESI a attiré l'attention sur le fait qu'il ne faut étudier que des échantillons bien frais, n'ayant pas subi le moindre commencement de dessiccation.

6°. CONTINUÏTE OU HOMOLOGIE ENTRE DIFFERENCIATIONS CELLULAIRES PRESENTES DANS L'HYMENIUM ET DIFFERENCIATIONS CELLULAIRES DE LA TRAME DES LAMES ET DE LA CHAIR.

La partie terminale d'un laticifère de la trame des lames des *Lentinellus* se relève brusquement, au voisinage de l'hyménium, pour venir se glisser entre les basides, comme le ferait une cystide. PATOULLARD, qui avait reconnu cette particularité, avait indiqué que ces différenciations hyméniennes ne sont pas « assimilables aux cystides, dont l'origine est toute différente » ; en 1926, les évoquant chez *Lentinellus omphalodes*, nous les avons appelées « **pseudo-cystides** ».

A la même époque, nous avons remarqué l'existence, dans la trame des lames de *Hygrophorus ovinus*, d'hyphes vasculaires, tranchant sur le tissu environnant par l'uniformité de leur calibre, l'absence de cloisons sur une grande longueur, leur contenu parfois finement granuleux, et nous avons noté que l'extrémité redressée de ces hyphes se faufile entre les basides pour y former de fausses cystides non ou peu saillantes.

Ce sont là des cas relativement exceptionnels ; dans nombre de champignons qui présentent des laticifères dans leur trame, on trouve, dans l'hyménium, des cystides ayant un contenu exactement semblable à celui des laticifères, mais qui en sont totalement indépendantes. Il est vrai que plusieurs anciens auteurs ont dit avoir vu une connexion entre leurs laticifères et leurs cystides, particulièrement chez des *Russulaceae*. En 1967, ROMAGNESI ne conteste pas qu'il en soit ainsi quelquefois chez certaines espèces de cette famille, mais il affirme que, chez les Russules, ce n'est jamais constamment et que « la chose est même franchement rare dans l'ensemble ». Il est particulièrement facile de s'assurer que les pleurocystides des *Russulaceae* sont généralement des formations indépendantes des laticifères chez les espèces dont le contenu cellulaire est sulfoaldéhyde +, à la fois dans les cystides et dans les laticifères.

On peut également reconnaître cette indépendance chez des espèces qui ne présentent aucun élément sulfoaldéhyde positif, non seulement chez certains Lactaires, mais aussi chez des Mycènes, par exemple *M. erubescens* (= *fellea*). Le contenu des cystides de cette espèce est farci de nombreuses gouttelettes réfringentes, qui se colorent vitalement par le rouge neutre, comme des vacuoles ordinaires, dont elles ne diffèrent que par la réfringence élevée de leur contenu ; dans l'alcool, ce contenu perd sa réfringence, vraisemblablement parce que le matériau qui en était responsable a été extrait par ce solvant ; dans l'alcool, on ne distingue plus que le réseau de cytoplasme, dans lequel étaient encastrées ces vacuoles ; il n'est donc pas étonnant que les gouttelettes réfringentes des cystides ne se colorent pas dans une solution alcoolique de Rouge Soudan, colorant des lipides ; il est plus intéressant d'apprendre qu'elles ne sont pas osmiréductrices.

Les laticifères de *M. erubescens* sont des laticifères typiques, puisqu'ils ne sont pas cloisonnés et qu'ils laissent écouler, à la section de carpophores bien frais, un latex sensiblement laiteux, bien que beaucoup moins opaque que celui de *M. galopus* ; ils renferment d'ailleurs de très nombreux noyaux dans un réseau cytoplasmique abondant. Le contenu de ces laticifères ressemble par ailleurs en tous points à celui des cystides, étant « sur le frais, fragmenté en une multitude de gouttelettes réfringentes, de nature vacuolaire, puisqu'on peut les colorer vitalement par le rouge neutre ».

Malgré ces étroites ressemblances entre contenu des cystides et contenu des laticifères, cystides et laticifères de *M. erubescens* sont morphologiquement indépendants.

Si, sur matériel frais de plusieurs *Tricholomatales* et surtout d'*Asterosporales*, on peut relever des ressemblances frappantes entre le contenu des hyphes spécialisées que sont les laticifères et celui des cystides, on retrouve, chez les mêmes espèces, des ressemblances non moins frappantes sur coupes colorées de matériel inclus à la paraffine après fixation. Dès 1902, R. MAIRE étudiait la cystide de *Russula lepida*, sur du matériel fixé, inclus à la paraffine, coupé au microtome et coloré. Il a donné une excellente figure de cette cystide, dans laquelle on voit deux noyaux plongés dans un cytoplasme d'aspect très particulier ; il forme en effet un réseau remarquable par sa densité, par la régularité et par les dimensions faibles et uniformes de ses mailles, réseau remplissant entièrement la cystide.

En 1925, nous avons publié une figure des cystides de *Mycena erubescens* (= *fellea*), fixé par un liquide chromosmique, montrant un cytoplasme se

présentant également comme un dense réseau, à mailles petites et égales. En 1926, nous avons reconnu et figuré ce même aspect réticulé du contenu, aux laticifères de la même espèce et à ceux de *Lentinellus ursinus*.

Il est donc probable que le fait de constater, sur des coupes colorées de matériel inclus à la paraffine après fixation, que certaines hyphes ont un cytoplasme abondant, mais finement et également réticulé-alvéolé, dans lequel des noyaux sont facilement mis en évidence par des colorations convenables, permette d'affirmer qu'il s'agit de laticifères et non d'oléifères. Toutefois, si les alvéoles de ce cytoplasme correspondent aux gouttelettes réfringentes repérées sur le vivant et dont le matériau, soluble dans l'alcool, a été éliminé par les solvants utilisés pour l'inclusion dans la paraffine, il est possible que cette caractéristique ne soit valable que pour ceux des laticifères qui montrent de telles gouttelettes sur le frais.

Quoiqu'il en soit, si l'on ne peut s'empêcher de comparer certaines cystides, les macrocystides notamment, aux laticifères, on ne peut davantage s'empêcher de comparer les chrysocystides devenues jaunes de diverses *Pholiotae* à leurs hyphes oléifères, qui peuvent le devenir également. C'est avec raison que SINGER a prétendu, dès 1949, que, par leur contenu, les chrysocystides jaunes de plusieurs *Pholiotae* sont les éléments vicariants, dans l'hyménium, des hyphes oléifères, également jaunes, du contexte ; à partir de 1962 cet auteur a même proposé la dénomination « **chrysovessels** » pour désigner des hyphes oléifères dont le contenu est devenu jaune comme celui des chrysocystides, exprimant ainsi, dans la terminologie, une homologie peu discutable.

En somme, si, par leur contenu, certains laticifères ressemblent beaucoup à certaines cystides, les macrocystides de ROMAGNESI, certaines hyphes oléifères ressemblent beaucoup, par leur contenu, à certaines chrysocystides. Si donc, on décide de grouper laticifères et hyphes oléifères sous la même étiquette « hyphes vasculaires », on peut être tenté de grouper, sous une autre étiquette, les macrocystides et les chrysocystides de ROMAGNESI ; en 1962, SINGER n'a pu résister à cette tentation. A sa manière de voir nous ferons deux objections :

1°. Si, en raison des difficultés que l'on peut rencontrer à décider si une hyphe doit être appelée laticifère ou hyphe oléifère, il est encore utile de posséder la dénomination plus vague « hyphe vasculaire », englobant ces deux types de formations, nous ne voyons pas quel avantage il y aurait à rassembler, sous une étiquette commune, les macrocystides et les chrysocystides de ROMAGNESI, puisqu'il est toujours facile de distinguer, l'une de l'autre, ces deux catégories de cystides.

2°. La dénomination « **pseudocystide** » adoptée par SINGER, dès 1962, pour désigner des cystides qui ressemblent par leur contenu à des hyphes vasculaires, nous paraît particulièrement malheureuse, car génératrice de confusions, puisqu'elle englobe également les éléments qui ne sont que la terminaison d'hyphes vasculaires dans l'hyménium, comme ceux des *Lentinellus* et qui, pour nous, sont les seuls qui méritent d'être appelés « pseudocystides ». D'ailleurs, si l'on suit SINGER, on ne possède plus aucun terme pour désigner, sans ambiguïté, ce dernier type d'éléments.

On peut, en outre, se demander pourquoi SINGER n'a pas englobé, sous l'étiquette pseudocystide, des cystides qui ressemblent à des hyphes du contexte, non par des caractères de leur contenu, mais par des caractères de leur paroi ; il est évident, par exemple, que, par l'épaisseur que prend leur paroi, certaines cystides font penser aux hyphes squelettiques.

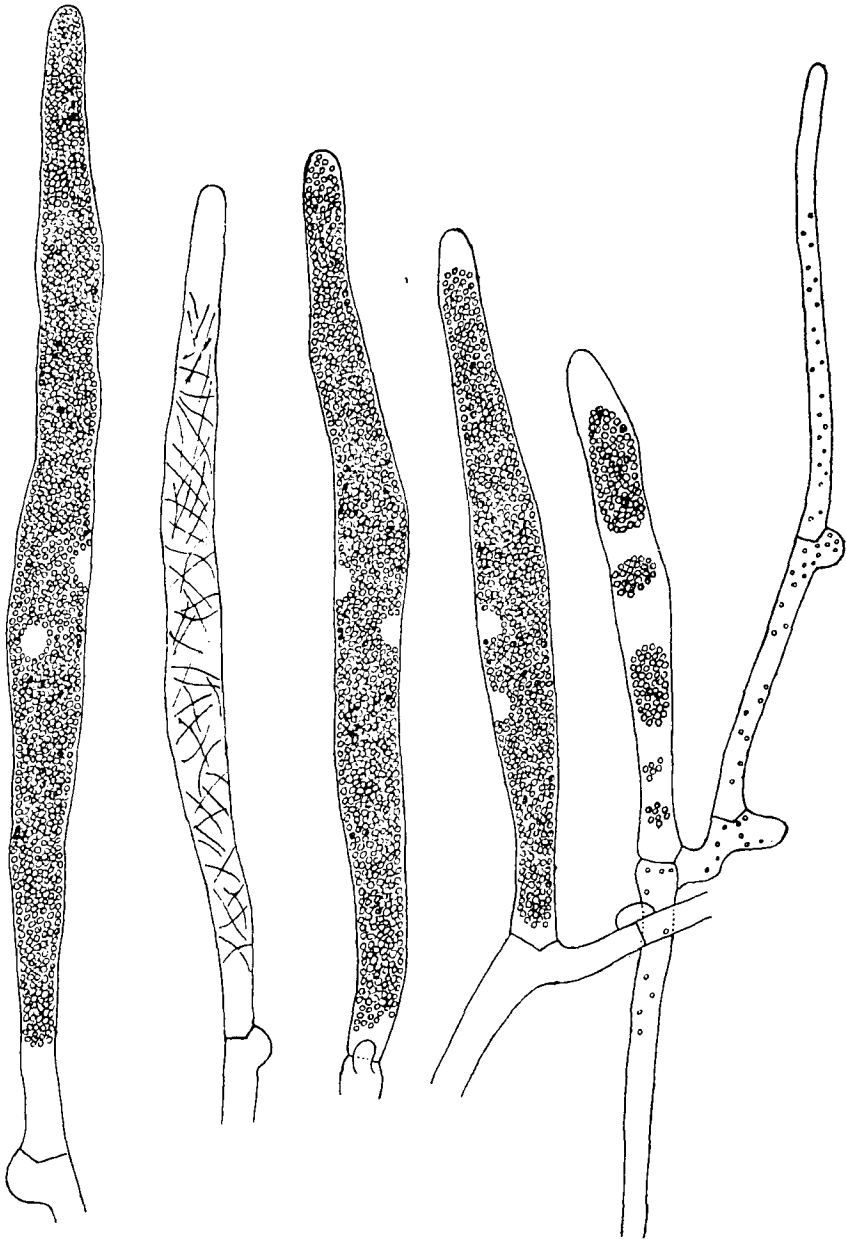


Fig. 169. — Articles mycéliens à contenu sulfoaldéhyde + de *Lentinellus castoreus*, tels que vus sur matériel vivant examiné dans l'eau.

Remarquer les fines gouttelettes (réfringentes) dont ces articles sont bourrés lorsqu'ils sont vivants; les deux taches sans gouttelettes, visibles vers le milieu de la longueur de chacun de ces articles, correspondent aux deux noyaux.

Le deuxième article, à partir de la gauche, est mort; les gouttelettes de l'article vivant ont fait place à des aiguilles cristallines enchevêtrées.

En résumé, à notre avis, appliquer la dénomination pseudocystide à autre chose qu'à de simples extrémités, redressées dans l'hyménium, d'hyphes différenciées de la trame, ne peut être que source d'ambiguïtés.

7°. DIFFERENCIATIONS CELLULAIRES AU NIVEAU DU MYCELIUM EN CULTURE PURE SUR MILIEUX GELOSES. (Fig. 169).

Les **fibres**, articles mycéliens terminaux, très allongés et grêles, voire effilés, à paroi épaissie et congophile, sont évidemment comparables aux hyphes squelettiques des carpophores, mais il est à noter que la présence de fibres mycéliennes n'est pas liée à la présence d'hyphes squelettiques dans le carpophore. Nous avons déjà signalé, plus haut, la présence de fibres mycéliennes chez plusieurs *Agaricales* chromosporées; or cet ensemble ne comprend que des espèces monomitiques.

Des **cystides** semblables aux cheilocystides s'observent parfois sur les hyphes du mycélium aérien, par exemple chez les *Hohenbuehelia*.

Dans le mycélium des *Lentinellus* se rencontrent couramment des articles terminaux allongés, ayant même contenu sulfoaldéhyde + que les **laticifères** des carpophores. Par contre, les laticifères du carpophore des *Mycena crocata*, *haematopus* et *sanguinolenta*, facilement reconnaissables à la forte coloration de leur contenu, n'ont pas d'équivalent dans leur mycélium en culture, qui reste toujours blanc.

E. DEVELOPPEMENT DU CARPOPHORE.

L'exposé qui suit est en majeure partie basé sur l'excellente mise au point de REIJNDERS (1963).

1°. DE LA GYMNOCARPIE A L'ANGIOCARPIE. (Fig. 170 à 175).

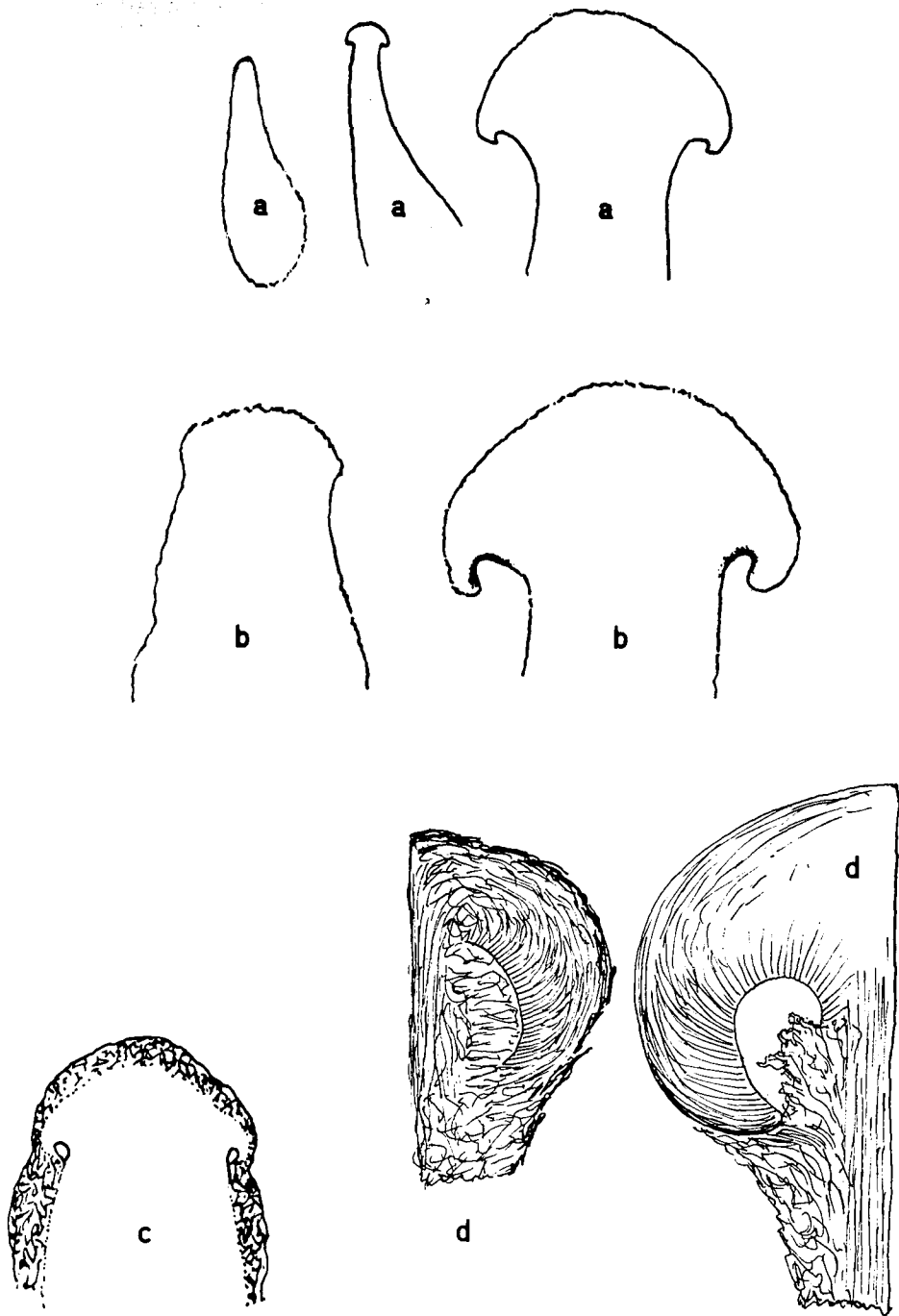
Les genres dont aucune espèce européenne ne montre, à l'œil nu ou à la loupe, de traces de voile sous-tendu aux lames de carpophores sur le point de s'épanouir sont bien plus nombreux dans l'ensemble *Asterosporales* + *Tricholomatales* que dans l'ordre *Agaricales*, au sens étroit où nous avons ici conçu ce dernier ordre. Sont dans ce cas, non seulement les genres d'*Asterosporales* *Lactarius* et *Russula*, mais aussi de nombreux genres de *Tricholomatales*, par exemple les genres *Camarophyllus*, *Clitocybe*, *Collybia*, *Hygrocybe*, *Laccaria*, *Lentinellus*, *Lepista*, *Leucopaxillus*, *Marasmius*, *Melanoleuca*, *Mycena*, *Nyctalis*, *Omphalina*, *Strobilurus*, *Tricholomopsis*, *Xeromphalina*. L'effectif en espèces des genres de *Tricholomatales* qui sont dans ce cas ne représente pas loin de 60 % de l'effectif total de l'ordre.

Dans quelques genres de *Tricholomatales*, tels que *Hygrophorus* (= *Lima-cium*), *Lentinus*, *Lyophyllum*, *Pleurotus* au sens large et *Tricholoma*, on rencontre, à la fois, des espèces évidemment voilées et d'autres qui ne montrent aucune trace de voile sous-tendu visible à l'œil nu ou à la loupe sur le jeune adulte, mais ces dernières y sont généralement en minorité.

Seuls, dans l'ensemble des *Tricholomatales*, ne renferment que des espèces qui, déjà à première vue, sont évidemment voilées, les genres *Amanita*, *Lima-cella* et *Squamanita*, auxquels il faut ajouter les genres monospécifiques *Armillaria* au sens de SINGER, *Biannularia* et *Tectella*.

Fig. 170. — *Gymnocarpie* et *angiocarpie* primaire chez des *Tricholomatales*. Coupes axiales de primordiums.

En haut: deux espèces *gymnocarpes*. *Clitocybe clavipes* (a) et *Megacollybia platyphyla* (b).



En bas : deux espèces angiocarpes. *Tricholoma cingulatum*, espèce monovélangiocarpe selon REIJNDERS (c) et *Delicatula integrella* (d).

(a), (b), et (c) : croquis exécutés d'après des photographies de REIJNDERS.

Pour connaître le mode exact de développement, on ne saurait se contenter d'examiner des carpophores en voie d'épanouissement, l'expérience ayant montré que des champignons qui présentent un voile sous-tendu dans la très jeune ébauche du carpophore appelée primordium, peuvent n'en montrer aucune trace sur le jeune adulte.

Comme on l'a vu plus haut, chez les *Agaricales*, le type fondamental de développement est l'«**angiocarpie primaire**», c'est-à-dire que la région qui produira les lames, l'hyménophore au sens de REIJNDERS, commence à s'ébaucher *dans la profondeur* du carpophore, alors que celui-ci est encore minuscule, qu'il est ce que l'on appelle un primordium.

Si l'angiocarpie primaire est également connue chez plusieurs *Tricholomatales*, c'est la **gymnocarpie** que nous montrent de très nombreuses espèces de cet ordre ; ce mode de développement est caractérisé par le fait que l'hyménophore s'ébauche *à la surface même* du primordium. Chez celles de ces *Tricholomatales* qui possèdent un stipe inséré à la face inférieure du chapeau, l'hyménophore s'ébauche à la surface d'un sillon annulaire d'abord largement ouvert, et qui se situe à la limite stipe/chapeau. (Fig. 170, 171).

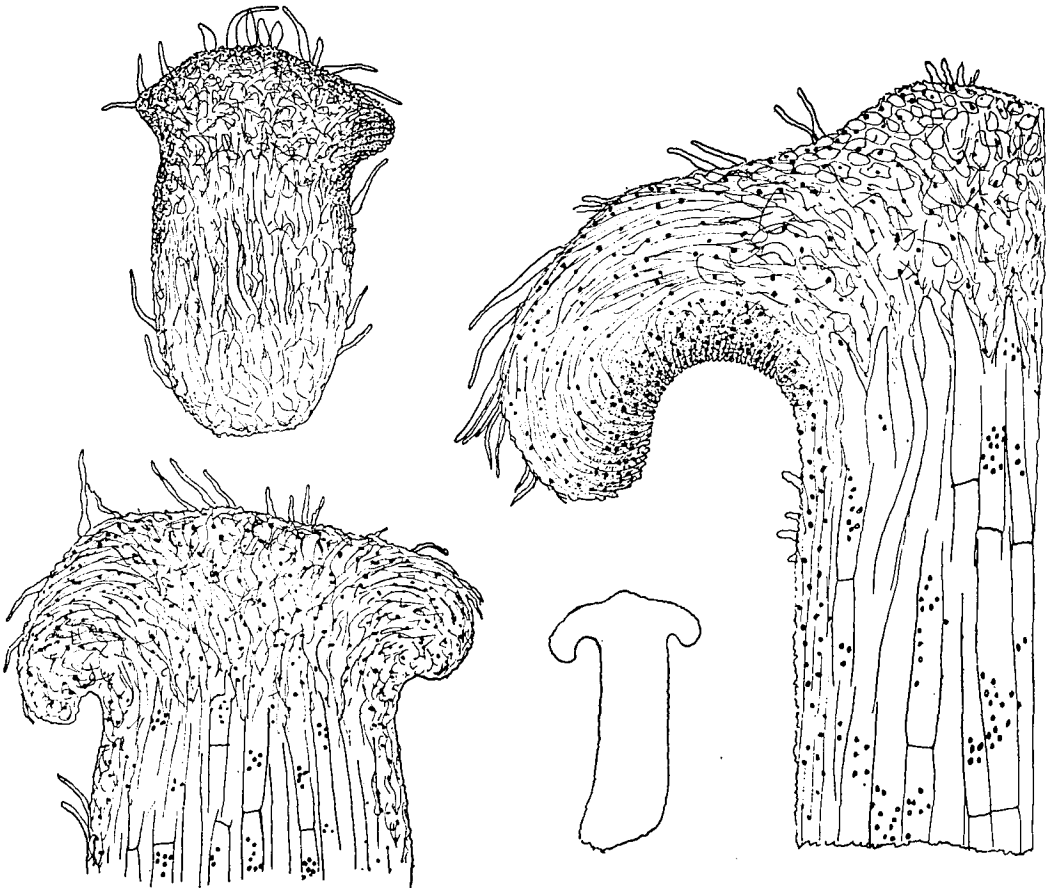


Fig. 171. — *Gymnocarpie* de *Mycena mauretunica* (Maire). Coupes axiales de primordiums.

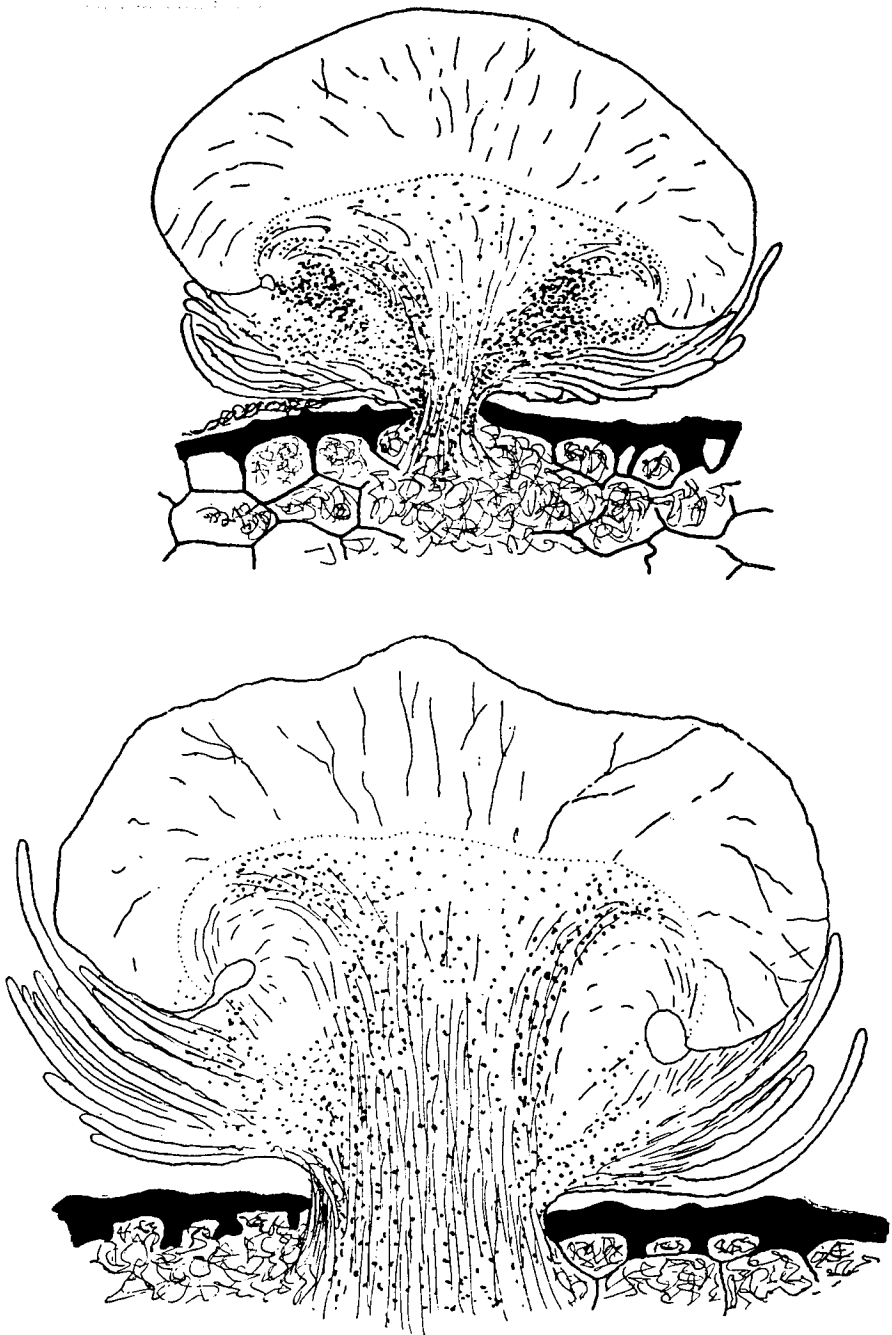


Fig. 172. — *Stipitangiocarpie* de *Mycena bulbosa*. Coupes axiales de primordiums.
Il ne s'agit que d'une variante de la gymnocarpie, dans laquelle le stipe participe à la protection du sillon hyménial, ici par les hyphes rayonnantes qui constituent son disque basilaire.

Par l'étude de primordiums, on a reconnu l'existence de types réellement gymnocarpes dans de nombreux genres d'*Hyménomycètes* leucosporés. Dans la liste ci-dessous, ces genres sont disposés dans l'ordre alphabétique et le nom de chacun d'eux est suivi d'un chiffre correspondant au nombre d'espèces où ce caractère a été reconnu, chiffre éventuellement suivi, après le signe /, du nombre d'espèces dont les primordiums ont été étudiés.

ASTEROSPORALES.

Lactarius (1/1). *Russula* (2/2).

TRICHOLOMATALES.

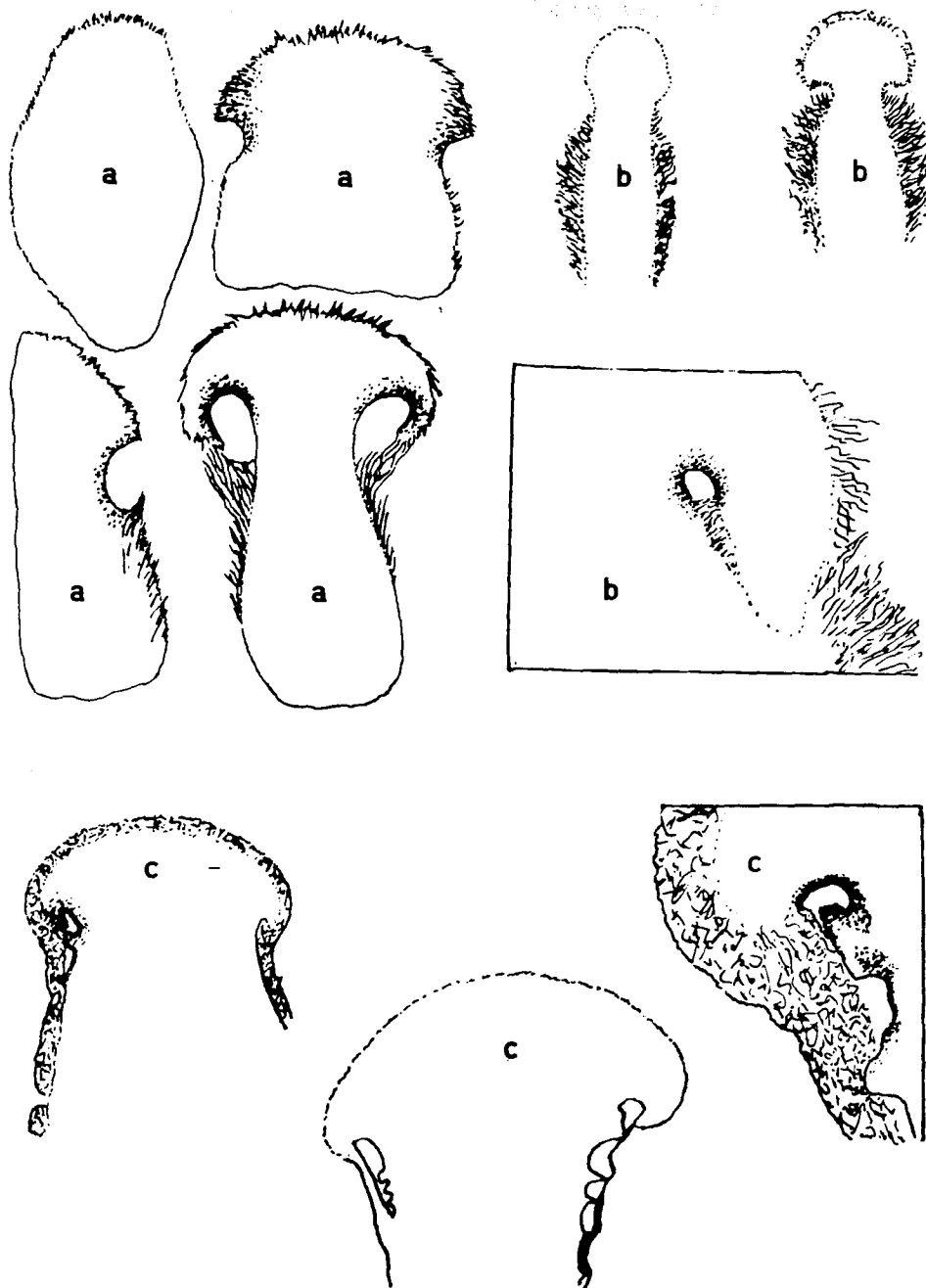
Camarophyllus (1/1). *Cantharellula* (1/1). *Clitocybe* (3/4). *Collybia* (3/4). *Geopetalum* (1/1). *Hygrocybe* (2/2). *Hygrophorus* (= *Limacium*) (3/6). *Lentinellus* (1/1). *Lepista* (1/1). *Leucopaxillus* (1/1). *Lyophyllum* (1/1). *Mycena* divers. *Nyctalis* (2/2). *Omphalia*, (*Delicatula* exclus) (1/1). *Panellus* (*Tectella* exclus) (1/1). *Panus* (1/1). *Phyllotopsis* (1/1). *Pleurotus* (1/2). *Resupinatus* (1/1). *Schizophyllum* (1/1). *Xeromphalina* (1/1).

Chez plusieurs espèces gymnocarpes, certains dispositifs protègent la future surface hyménifère aussi efficacement que le ferait un voile sous-tendu. Chacun sait que, chez les *Mycena*, la marge piléique s'applique de bonne heure sur le stipe, protégeant ainsi les jeunes lames. Le disque basilaire que possèdent quelques espèces de ce genre assure une protection encore plus précoce de l'ébauche de la future surface hyménifère. REIJNDERS qualifie ces dernières de « **stipitangiocarpes** », parce que c'est une partie du stipe qui concourt à la protection. Dans d'autres genres, l'incurvation, voire l'enroulement de la marge piléique est également un mode de protection de cette surface ; cette protection est particulièrement efficace chez les espèces, telles que *Lactarius torminosus*, où cette marge est barbue. Déjà FRIES (*Monogr.*) écrivait, à propos du genre *Lactarius* ; « *Velum nullum, at in quibusdam margo barbatus vel pubescens veli vicibus fungitur* ». REIJNDERS appelle « **pilangiocarpes** » les espèces dépourvues de voile sous-tendu qui développent, à la marge de leur chapeau, des productions qui concourent à la protection de la jeune surface hyménifère.

Entre la gymnocarpie et l'angiocarpie primaire se situent les modes de développement que nous avons décrits en 1925 et 1926 et groupés sous l'étiquette « **pseudoangiocarpie** ». La pseudoangiocarpie, bien connue chez plusieurs Bolets à anneau, semble rare chez les *Tricholomatales* puisque nous ne l'y connaissons avec certitude que chez deux espèces : *Lentinus tigrinus* (KÜHNER, 1925) et *Hygrophorus dichrous* (REIJNDERS, 1963). (Fig. 173).

On sait qu'au sommet du stipe de *Lentinus tigrinus* peut s'observer un anneau ; il résulte de la rupture d'un important voile sous-tendu cachant les lames des carpophores qui sont sur le point de s'épanouir ; à ce stade ce champignon semble donc typiquement angiocarpe. Mais si l'on examine de très jeunes primordiums (4 ou 5 mm de haut par exemple), on constate qu'un sillon largement ouvert sépare le chapeau du stipe ; c'est de la surface de ce sillon que naîtra l'hyménophore ; à ce stade *Lentinus tigrinus* peut passer pour gymnocarpe. Mais on remarque déjà, sur le stipe, au pied du sillon, un léger rebord à peine saillant ; dans les stades ultérieurs, ce rebord annulaire devient de plus en plus proéminent par suite de l'allongement des hyphes piliformes qui en naissent et qui croissent rapidement et obliquement de bas en haut ; ces hyphes

Fig. 173. — *Pseudoangiocarpie* chez des *Tricholomatales*. Coupes axiales de primordiums.



En haut : deux espèces pseudoangiocarpes, à divers stades de développement du voile, *Lentinus tigrinus* (a) et *Hygrophorus dichrous* (b).

En bas : *Pleurotus dryinus* (c). Le développement de cette espèce n'est qu'incomplètement connu, mais, aux stades figurés, le primordium évoque celui d'un *Suillus* (Boletus) à anneau, c'est-à-dire d'une espèce pseudoangiocarpe.

(b) et (c) : croquis exécutés d'après des photographies de REIJNDERS.

finissent par rejoindre les hyphes issues de la marge piléique qui s'est incurvée à leur rencontre, le résultat de cette jonction étant le voile sous-tendu aux lames, si évident sur les carpophores sur le point de s'épanouir. L'angiocarpie de *Lentinus tigrinus* n'est donc qu'une **angiocarpie secondaire**, pour employer l'expression de REIJNDERS.

Les types pseudoangiocarpes dans lesquels le voile résulte de la rencontre d'hyphes issues de la marge piléique et d'hyphes issues du stipe sont appelés « **mixangiocarpes** » par REIJNDERS.

Est également mixangiocarpe, selon cet auteur, *Hygrophorus dichrous*, champignon à chapeau visqueux, brun-olive, dont le stipe est blanc et poudré-floconneux au sommet, au-dessus d'une zone circulaire correspondant à l'attache d'une cortine fibrilleuse-glutineuse, manifeste chez les jeunes, et qui délimite brusquement le reste de la surface du stipe, qui est visqueuse et chinée de brun-olive. Un primordium dont le chapeau n'a encore que 0.5 mm de large se présente un peu comme une épingle, dont la tête serait le chapeau. A ce stade le stipe est déjà gainé d'un voile très développé d'hyphes poussant obliquement vers le haut. Très tôt, la marge piléique s'individualise davantage et la surface du chapeau se montre revêtue par un voile qui rappelle, en beaucoup plus mince, celui du stipe. Avant que la largeur du chapeau n'ait atteint 1 mm, le voile piléique et le voile pédiculaire se sont rejoints, obturant parfaitement le sillon dans lequel se formeront plus tard les lames. Sur un carpophore dont le chapeau n'a que 1.5 mm de largeur, l'orientation des hyphes permet encore de reconnaître que le voile qui obture ce sillon est formé, en partie d'hyphes provenant du voile piléique, en partie d'hyphes issues du voile pédiculaire.

Il est probable que c'est à FAYOD que revient le mérite d'avoir découvert la pseudoangiocarpie de certains Hygrophores puisqu'il écrivait (1889), à propos de ce genre : « D'après les auteurs, plusieurs..... seraient pourvus d'un voile. Je ne me prononcerai pas à cet égard, mais je ferai remarquer seulement que tous les Hygrophores que j'ai étudiés jusqu'ici se sont trouvés être gymnocarpes, même l'*Agaricus olivaceo-albus*, qui est considéré comme en possédant un.

Quant aux *H. Bresadolae* Q., *H. hypothejus*, etc..., où le voile doit être très manifeste, il reste à savoir... ce que ce voile représente. Il se pourrait que le voile dérive ici du tissu péripédiculaire et que, malgré cela, ces espèces soient gymnocarpes ».

Quoiqu'il en soit, chez *Lentinus tigrinus* et *Hygrophorus dichrous*, voile piléique et voile pédiculaire sont des voiles que REIJNDERS qualifie d'« **émanés** », c'est-à-dire des voiles qui naissent de la surface du chapeau et (ou) du stipe déjà bien individualisés l'un par rapport à l'autre ; dans beaucoup de voiles émanés les hyphes sont dirigées perpendiculairement ou obliquement par rapport à la surface d'où elles sont nées, comme c'est le cas chez *Hygrophorus dichrous*.

Des voiles émanés de ce type ont été décrits et figurés par REIJNDERS chez des *Bolétales* du genre *Gomphidius*, mais, selon cet auteur, chez les *Gomphidius*, ces voiles émanés refoulent vers l'extérieur un mince voile qui recouvrait à l'origine l'ensemble du primordium, un voile donc universel, que REIJNDERS qualifie d'« **inné** ». Selon REIJNDERS, les hyphes des voiles innés sont le plus souvent parallèles aux surfaces qu'elles recouvrent, du moins du côté intérieur de ces voiles. En raison de l'existence d'un voile inné, recouvrant initialement tout le primordium, REIJNDERS dit les Gomphides « **métavélangiocarpes** » et non pas « mixangiocarpes ». L'angiocarpie des métavélangiocarpes serait une angio-

carpie primaire (par le voile universel inné) et non une angiocarpie secondaire, comme l'est la mixangiocarpie pure de *Hygrophorus dichrous*.

D'après REIJNDERS, serait métavelangiocarpe comme les Gomphides la *Tricholomatale Pleurotus dryinus*, dont on sait qu'elle présente, avant l'épanouissement, un voile sous-tendu manifeste, qui se déchire par la suite. Au voile émané qui recouvre la surface du chapeau fait suite un voile qui gaine le stipe et qui est soulevé par les saillies de l'hyménophore qui s'élèvent à la surface du stipe. Rien ne permet de croire, dans les clichés de cet auteur, que la partie émanée, qui constitue l'essentiel de ce voile, ait une origine mixte, comme chez *Lentinus tigrinus* ou *Hygrophorus dichrous*. REIJNDERS écrivant que « Le développement du *Pleurotus dryinus* présente des analogies surprenantes avec celui d'espèces du genre *Boletus* (*Ixocomus*) », on peut supposer qu'il pensait que la partie du voile du Pleurote qui guêtre le stipe est une prolifération de la marge piléique, comme chez *Suillus* (*Boletus*) *aeruginascens* (= *viscidus*) et *S. grevillei* (= *elegans*).

REIJNDERS hésite à décider si *Armillaria mellea* doit être considéré comme métavelangiocarpe ou comme bivélangiocarpe ; il est tenté de le dire métavelangiocarpe parce que, pour lui, le voile universel de cette espèce est en grande partie émané, et bivélangiocarpe parce qu'il présente un lipsanenchyme, il est vrai relativement peu développé.

Sont typiquement **bivélangiocarpes** des champignons comme les Amanites, qui présentent, à la fois, un voile universel (volve) et un voile partiel (anneau), très distincts l'un de l'autre par leur situation dans le jeune carpophore sur le point de s'épanouir, et *Catathelasma imperiale*, dont l'anneau double est, en partie un voile partiel, et en partie un voile universel.

Concernant les *Tricholomatales* qui, à l'état adulte, présentent un anneau sur le stipe, mais ne montrent en cet état aucun reste de voile universel sur le chapeau ou sur le stipe, comme *Oudemansiella mucida* ou *Limacella guttata* (= *lenticularis*), il ne peut être possible de les classer parmi les bivélangiocarpes, comme l'a fait REIJNDERS, qu'après étude de minuscules primordiums.

FISCHER (1909) puis REIJNDERS (1952) ont reconnu l'existence d'un voile universel au-dessus du revêtement piléique chez *Oudemansiella mucida*, mais ce voile universel est extrêmement fugace puisque, selon REIJNDERS, sur un primordium dont le chapeau n'a encore que 0.5 mm de large, il a déjà disparu au niveau du disque : il subsiste plus longtemps sur la marge piléique.

En 1926, nous avons indiqué que, sur des primordiums de *Limacella guttata* n'ayant que 2.5 mm de large, le « voile général — nous dirions aujourd'hui le voile universel — n'est guère visible, sauf sur les bords du pileus sur lesquels remontent les hyphes du bulbe, mais sur le disque il a déjà disparu à peu près complètement ». REIJNDERS a confirmé l'existence d'un voile universel fugace sur le chapeau de ce champignon.

Si, chez *Oudemansiella mucida* et *Limacella guttata*, le voile universel est relativement facile à distinguer du revêtement piléique, c'est que les articles ou les hyphes qui constituent ce dernier sont, chez les espèces en question, dressés perpendiculairement à la surface du chapeau, ce qui n'est pas le cas pour les hyphes du voile universel. Le développement n'a pas été étudié chez *Limacella illinita*, espèce dont le voile universel visqueux-gluant recouvre le chapeau et guêtre étroitement le stipe et qui, par la direction de ses hyphes, perpendiculaires aux surfaces, ne peut être qu'un voile émané. Le revêtement piléique visqueux de *Limacella guttata* est évidemment, par sa constitution et par la direction de ses hyphes, l'homologue de la partie piléique du voile

universel de *Limacella illinita* ; c'est donc aussi un voile émané, et le voile universel qui a été reconnu au-dessus de lui sur les primordiums ne peut être qu'un voile universel inné.

Chez ceux des champignons pourvus d'un anneau dont le revêtement piléique n'est pas formé d'articles ou d'hyphes dressés, il peut être plus délicat de dire s'il y a ou non un voile universel.

Sur les coupes axiales de très jeunes carpophores (chapeau de 0.7 mm de large) de *Tricholoma cingulatum*, la cuticule piléique proprement dite, reconnaissable à sa densité et à sa colorabilité, se montre recouverte par un tissu plus lâche et moins colorable qui, selon REIJNDERS, n'est qu'une partie du voile universel ; ce tissu se poursuit en effet, avec les mêmes caractères, sur le stipe qu'il chausse ; dans sa partie péripédiculaire supérieure ce voile s'épaissit un peu ; c'est cette partie qui donnera l'anneau de l'adulte. Il n'y a pas de lipsanenchyme distinct de ce voile ; l'espèce est donc **monovélangiocarpe**.

Sur les coupes axiales de primordiums de *Tricholoma focale*, la partie la plus dense et la plus colorable de toute l'épaisseur du chapeau se trouve au contraire à la surface même. REIJNDERS en conclue qu'il n'y a pas de voile universel chez cette espèce, qui serait donc paravélangiocarpe.

On sait que, dans plusieurs genres de Tricholomatales, comme *Oudemansiella*, *Armillaria* et *Tricholoma*, on trouve à la fois des espèces pourvues d'un anneau ou au moins d'un voile sous-tendu manifeste sur le jeune adulte et des espèces affines qui passent pour totalement dépourvues d'un tel voile. On ne saurait s'étonner d'apprendre que l'étude des primordiums ait souvent permis de reconnaître l'angiocarpie primaire chez celles-ci comme chez celles-là, montrant simplement que le ou les voiles sont beaucoup plus réduits, qu'ils cessent de bonne heure de s'accroître chez les espèces qui ne présentent aucune trace d'anneau ou de cortine chez l'adulte.

C'est ainsi que REIJNDERS a démontré l'angiocarpie primaire de deux ex *Collybia* à revêtement piléique hyméniforme, actuellement rangés dans le genre *Oudemansiella* : *O. radicata* (R., 1952) et *O. longipes* (R., 1963). REIJNDERS, qui classe *O. radicata* parmi les **paravélangiocarpes**, écrit que *O. longipes* est probablement bivélangiocarpe parce qu'il considère que les longues soies qui hérissent les revêtements du chapeau et du stipe de cette espèce sont un voile universel transformé ; il le fait parce que ces longues soies « existent déjà à la surface du primordium avant qu'aucune autre différenciation interne ne soit visible », ce qui ne nous paraît pas être une raison suffisante. D'après les clichés de REIJNDERS, nous pensons que cette espèce est paravélangiocarpe, comme *O. radicata*.

Armillaria tabescens, espèce dépourvue de toute trace d'anneau, mais dont l'affinité avec l'espèce annelée *A. mellea* ne saurait être mise en doute, s'est révélée monovélangiocarpe entre les mains de REIJNDERS. Selon cet auteur, à des stades « où la marge piléique n'est pas encore étendue, on voit à la loupe des filaments qui passent de la marge piléique au stipe » ; ce voile est certainement le témoignage d'une angiocarpie primaire car REIJNDERS l'a parfaitement reconnu sur des coupes de primordiums dont le chapeau n'avait encore que 0.5 mm de large ; il y était d'ailleurs réduit à des filaments « fins et grêles comme une toile d'araignée ». A ce stade, le chapeau est revêtu d'un voile de texture lâche, comparable au voile qui chausse le stipe ; on comprend que REIJNDERS ait classé *A. tabescens* parmi les espèces monovélangiocarpes. Au vu de l'aspect hérissé de la surface piléique de l'adulte, nous aurions plutôt classé *A. tabescens* dans les métavélangiocarpes.

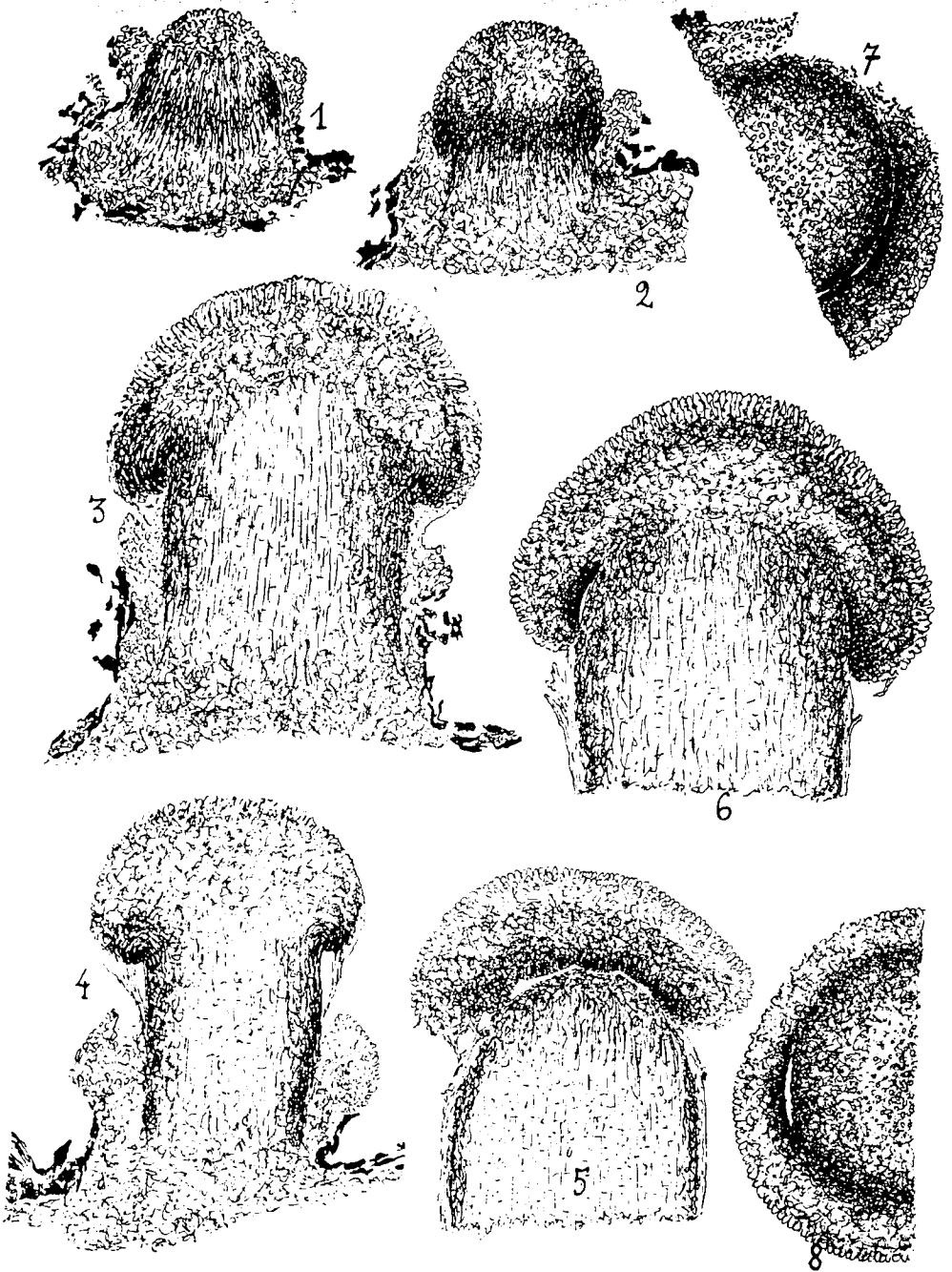


Fig. 174. — *Angiocarpie primaire de Marasmius rotula*. Coupes de primordiums.

Sur la Fig. 4, on voit nettement le voile cortiniforme et, autour de la base du stipe, un bourrelet, déjà bien visible à des stades antérieurs (Fig. 1 ou 2 par exemple), et dont la présence suggère que l'angiocarpie en question est ici une *endocarpie* (Comparer avec la Fig. 176).

Tricholoma terreum, espèce dépourvue de toute trace d'anneau, mais dont l'affinité avec l'espèce annelée *T. cingulatum* ne saurait être mise en doute, est, selon REIJNDERS, monovélangiocarpe comme elle. *Tricholoma sciodes* est sans doute dans le même cas ; cependant REIJNDERS hésite à le classer dans les mono- ou dans les paravélangiocarpes car si le voile est évident sur le stipe, il est presque insensible sur le chapeau. Selon le même auteur, *T. ustale* ne possède qu'un voile, qui est un voile universel, car partout sur le primordium on peut en découvrir des traces, mais ce voile est si peu développé que l'angiocarpie de cette espèce peut être qualifiée de rudimentaire. REIJNDERS appelle « **hypovélangiocarpie** », une telle « monovélangiocarpie » caractérisée par le fait que le voile est très peu développé. Chez *Tricholoma rutilans*, actuellement détaché du genre *Tricholoma* et placé dans un genre indépendant *Tricholomopsis*, l'angiocarpie (paravélangiocarpie) serait, selon REIJNDERS, tout à fait rudimentaire.

L'étude du développement, à partir de minuscules primordiums, a montré que, même dans les genres où n'avait été signalée aucune espèce possédant un anneau ou une cortine, l'angiocarpie primaire peut exister. C'est le cas pour des espèces qui ont été ou sont classées dans les genres *Marasmius*, *Collybia*, *Delicatula*, *Laccaria*, *Clitocybe* et *Ripartites*.

Le type d'angiocarpie primaire est naturellement plus facile à déterminer chez les espèces dont le revêtement piléique est formé d'hyphes ou d'articles dressés, car il est plus facile de dire s'il y a ou non un voile universel.

REIJNDERS conclue du travail de MOSS (1923), que *Flammulina* (*Collybia*) *velutipes*, dont le revêtement piléique visqueux est formé d'éléments dressés, est paravélangiocarpe, le voile étant restreint à une étroite bande de protenchyme sous l'hyménophore.

En 1933, nous avons démontré l'angiocarpie primaire de *Marasmius rotula*, espèce dont le revêtement piléique est hyméniforme. REIJNDERS, qui a repris l'étude du développement de cette espèce, pense avec raison qu'il s'agit d'une paravélangiocarpie. En 1963, il a retrouvé la paravélangiocarpie chez *M. bulliardii*, espèce très voisine de *M. rotula*, et chez deux *Marasmes* dont le revêtement piléique n'est pas formé d'articles dressés : *M. ramealis* et *M. perforans*.

En 1926, nous avons reconnu l'angiocarpie primaire chez *Delicatula integrella*. Un primordium qui n'a pas 0.5 mm de haut est une masse subglobuleuse dans laquelle l'hyménophore est déjà bien différencié, mais à surface encore lisse, appliquée contre les éléments superficiels du stipe, qui sont renflés-celluleux. « L'angiocarpie est très marquée car on voit que les hyphes marginales du chapeau se confondent avec celles de la base du stipe. De plus on remarque un voile général (nous dirions aujourd'hui universel) bien différencié, à articles fortement renflés en massue, presque cellulieux et à parois épaisses qui recouvre toute la plante ». A un stade plus avancé (primordium de 2/3 mm de haut), « nous voyons que la face inférieure de l'hyménophore, qui était précédemment à peu près plane, tend à s'incurver de plus en plus ; en même temps, les hyphes superficielles du stipe que nous avons déjà pu distinguer au stade précédent, se dressent en poils serrés assez volumineux..... formant un véritable voile partiel qui reste en contact avec la surface hyméniale (c'est là un simple contact, non une soudure) de sorte que, même à cet âge avancé, nous n'avons pas encore de chambre annulaire. Ce n'est que plus tard que, l'incurvation des

Fig. 175. — Angiocarpie primaire de *Marasmius rotula*. Portions de coupes axiales de primordiums, à des grossissements plus forts que Fig. 174.

Remarquer les hyphes de la cortine (h. c.) et le bourrelet volviforme basilaire (b. v.).



bords du chapeau s'accroissant, il se produit un vide où se développent les feuillets»; «chez l'adulte..... le voile général est encore facile à déceler à l'aide du microscope; quant au voile partiel, il ne peut pas former d'anneau à cause de sa structure même et se réduit à une légère villosité de la surface du pied». (Fig. 170, d).

REIJNDERS, qui a repris l'étude du développement de cette espèce, hésite beaucoup à la classer dans son système des types de développement. En effet, à la fin de la description du développement de *Delicatula integrella*, il écrit que cette espèce «est plutôt monovélangiocarpe que mixangiocarpe», alors que, dans le tableau où il récapitule les résultats obtenus pour l'ensemble des *Agaricales* sensu lato, il écrit «Monovélangiocarpe ou bivélangiocarpe (lipsanenchyme émané)».

REIJNDERS conclue des observations de BEER (1911) sur *Laccaria laccata*, que ce champignon est monovélangiocarpe (hypovélangiocarpe), le voile étant faible sur le chapeau, un peu plus développé sur le stipe.

REIJNDERS a reconnu l'angiocarpie primaire de *Clitocybe geotropa* et *Ripartites tricholoma* (1963); il pense qu'il s'agit, pour ces deux espèces à revêtement piléique peu différencié, de **gymnangiocarpie**.

2°. L'ENDOCARPIE. (Fig. 176).

Pour FAYOD, les Amanites diffèrent de la plupart des autres *Hyménomycètes* agaricoïdes dont l'angiocarpie est primaire par le fait que sont endogènes, non seulement la partie du primordium qui donnera les lames, mais le primordium lui-même; celui-ci naîtrait, en effet, à l'intérieur d'un bulbe, que FAYOD appelait «bulbe primordial». Ce fait caractérise le mode de développement que cet auteur appelait «**endocarpe**».

Les Fig. 8 à 10, Pl. 7, de son mémoire de 1889, relatives à *Amanita excelsa* (forma *pantherina* Secret.) illustrent bien ce mode de développement. Il est également illustré par les Fig. 1 à 5, Pl. 55, relatives à *A. rubescens*, du mémoire de REIJNDERS (1963), de sorte que l'on peut s'étonner que cet auteur n'ait pas reconnu l'endocarpe comme mode particulier de développement.

Surtout caractéristiques de l'endocarpe sont la Fig. 10 de FAYOD et la Fig. 4 de REIJNDERS, qui montrent le primordium au moment où il se dégage du bulbe primordial, son chapeau étant revêtu par une épaisse calyptra riche en cellules globuleuses, calyptra encore continue, qui ne se rompra que plus tard, de manière à former les verrues de la surface piléique de l'adulte.

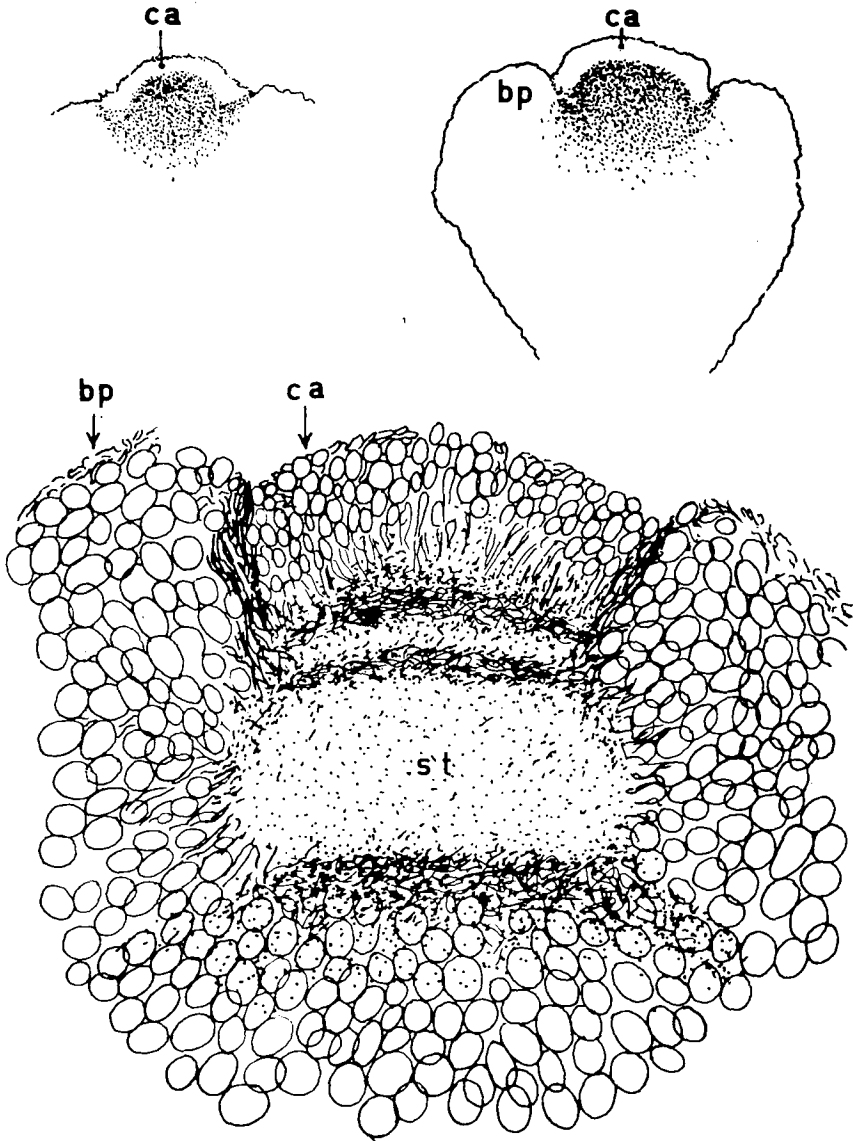
L'émergence du primordium crée, autour de sa base, un rebord obtus, formé par le bulbe primordial, lui-même très riche en cellules globuleuses, rebord qui est à l'origine du rebord du bulbe du stipe de l'adulte.

Selon FAYOD, à l'origine, alors que le bulbe primordial est encore minuscule (par exemple 1 ou 2 mm), il est formé «d'un tissu composé de fins éléments filiformes... et de cellules globuleuses», qui «deviennent très volumineuses dans la suite». C'est dans la partie supérieure (FAYOD disait zénitale) du bulbe que naît le véritable primordium qui, au début «n'est composé que de hyphés filiformes très fins».

FAYOD croyait que, chez les Amanites à volve en sac, le primordium se forme «à peu près au centre du bulbe primordial. Il s'ensuit que la volve est

Fig. 176. — *Endocarpe* des Amanites. Coupes axiales de bulbes primordiaux.

Aux stades figurés, le primordium commence à se dégager du bulbe primordial à l'intérieur duquel il est né.



En haut : *Amanita rubescens* (d'après des photographies de REIJNDERS). En bas : *Amanita excelsa* (d'après un dessin de FAYOD).

En bas, remarquer l'abondance de sphérocytes dans le bulbe primordial (bp), à l'intérieur duquel s'est édifié le primordium qui commence à s'en dégager. Les articles du stipe (st) et du chapeau qui le surmonte sont encore trop petits pour avoir été figurés. Par contre, la structure celluleuse de la calyptra (ca), que l'accroissement du chapeau en surface rompra plus tard en verrues séparées, est déjà bien visible. Noter que la calyptra se présente, sur ce croquis, comme un voile émané de la surface du chapeau du primordium et qu'elle ne semble donc pas avoir même origine que la bordure du bulbe de l'adulte, dont la structure est également en grande partie celluleuse, mais qui, elle, est issue du bulbe primordial. Ce serait donc à tort qu'à la suite de FRIES, on a considéré ces deux parties comme des restes d'un même voile, dit universel.

L'examen des croquis supérieurs de la Figure conduit à la même conclusion.

fort épaisse, car elle est renforcée extérieurement par le tissu du bulbe lui-même ».

3°. LE MODE DE FORMATION DES LAMES.

Chez pratiquement toutes les espèces de *Tricholomatales* les lames se forment par plissement progressif d'une zone annulaire d'abord unie (type **lévhyménien**). On ne connaît en fait qu'un genre faisant exception à cette règle, le genre *Amanita*, où les lames se forment suivant le mode que REIJNDERS a appelé « **schizohyménien** », mode qui était déjà connu de DE BARY et WORONIN (1886) comme de BREFELD (1877) ; son étude a été reprise, en 1914, par ATKINSON et, en 1963, par REIJNDERS.

A un stade convenable du développement, on constate que la trame des lames est unie au lipsanenchyme qui couvre le stipe, comme dans le type rupthyménien, mais alors que, dans ce dernier type, les ébauches des lames sont initialement très basses, dans le type schizohyménien elles sont d'emblée élevées et les fentes qui les séparent forcément aussi. Si l'on s'adresse à des stades suffisamment jeunes, on constate que ces fentes sont alors virtuelles, les faces des lames adjacentes étant en contact si étroit par la couche palissadique qui les revêt, qu'on n'observe que çà et là la délimitation des deux lames. Au moment où cette délimitation devient plus nette on observe parfois un peu de tissu dégénéré entre les lames adjacentes, surtout aux abords de la future tranche des lames. Selon REIJNDERS « Il n'a pas encore été établi où exactement, ces hyphes dégénérées prennent naissance, ni si leur présence constitue un indice spécifique ».

L'anneau des Amanites est formé par le tissu coincé entre les lames et le stipe, ce qui explique qu'il pende du sommet de ce dernier (anneau supère) et que sa face supérieure soit striée comme l'est le sommet du stipe ; les stries rappellent que l'arête des lames faisait initialement corps avec la couche superficielle du stipe qui donne l'anneau.

Il est curieux que le mode schizohyménien de développement des lames soit si spécial aux Amanites qu'on ne le retrouve pas même dans le genre voisin *Limacella*. On peut déjà le déduire du fait que, chez celles des espèces de ce dernier genre qui présentent un anneau pendant de la partie supérieure du stipe, comme *L. guttata* (= *lenticularis*), il n'y a de stries, ni au sommet du stipe, ni à la face supérieure de l'anneau.

En 1926, n'ayant pu étudier qu'un seul primordium de *L. guttata*, de 2.5 mm de large, il nous avait été impossible de préciser le mode de développement des feuillettes ; cependant, écrivions-nous, « ce qui se passe est à cent lieues de ce qu'on a décrit chez les vraies Amanites, mais nous paraît aussi éloigné de ce qu'on connaît pour les Agarics où les feuillettes proviennent d'un plissement progressif ». En effet, nous avons remarqué « une vaste chambre lamellaire annulaire dans laquelle se développent les feuillettes, dont l'arête est distante du stipe », et, ce qui nous avait particulièrement intrigué, le fait qu'à ce stade la coupe transversale de ces feuillettes montrait « qu'ils sont plus épais vers l'arête que vers la base ». REIJNDERS, qui a confirmé, en 1963, que les lames de cette espèce se forment au plafond d'une cavité annulaire, a également été frappé par un mode particulier de développement des lames ; à ce sujet, il écrivait : « généralement il y a d'abord une couche continue et unie d'hyphes palissadiques ; ensuite seulement commence la formation des plis », alors que, chez *L. guttata*, « on dirait que les hyphes palissadiques s'élaborent... en même temps que celle-ci ». Sur le cliché de REIJNDERS, les plis, encore très bas, sont

très fortement chromophiles, comme la trame qui unit leur arête à la chair piléique ; les espaces entre les plis sont beaucoup plus clairs ; ils correspondent, d'après REIJNDERS, aux jeunes palissades « surtout visibles dans les courbes entre les plis ».

Comme nous l'avons vu, les recherches sur le développement du carpophore à partir de minuscules primordiums ont conduit à l'idée que, chez toutes les *Tricholomatales* autres que les *Amanitaceae*, les lames se forment par plissement d'une zone annulaire d'abord unie ; autrement dit, avant d'être de véritables lames, les ornements hyménifères sont d'abord des plis comparables à ceux des plus typiques des *Cantharellus* friesiens.

N'étudiant pas les primordiums, FRIES ne s'était aperçu de ce fait que pour une espèce dépourvue de voiles, chez laquelle les ornements hyméniens ne s'élargissent que sur des carpophores déjà grands ; il s'agit du champignon qu'il appelait *Xerotus degener* Fr., qui, selon QUÉLET, ne serait autre que *Cantharellus* (*Geopetalum*) *carbonarius*, que FRIES croyait n'avoir jamais rencontré. Il écrivait, au sujet de *Xerotus degener* : « Hymenium juvenile costis obtusis, adultum lamellis acie acutis insigne ».

Il ne faut pas confondre *Xerotus degener* Fr. avec un champignon bien plus grand, *Lentinus degener* Kalchbr. apud Fr., que FRIES n'avait pas rencontré et que l'on considère comme un état relativement jeune de *Ag. cyathiformis* Schaeff., que FRIES n'avait vu que sec, et qu'il rangeait dans son genre *Panus*. Sous sa forme jeune, *Ag. cyathiformis* a des lames très étroites, d'abord presque réduites à des veines, ce qui explique que SCHULZER (mscr.) ait pensé en faire un *Cantharellus*, qu'il appelait *C. variabilis*.

En 1928, nous avons précisé le mécanisme de l'accroissement en largeur des feuillettes de *Lentinus degener*. Après avoir indiqué que l'hyménium montre, à côté des basides, des poils très saillants, particulièrement abondants vers l'arête des lames, nous écrivions : « pendant que les premières basides sporulent vers la base des lamelles, où l'hyménium forme une couche palissadique bien caractérisée, les feuillettes s'accroissent lentement de largeur par leur tranche, qui fonctionne à la manière d'une ligne végétative ; les poils que nous venons d'y signaler ne sont pas du tout comparables à ceux qu'on observe chez beaucoup d'espèces supérieures d'agarics (dont l'arête est dite hétéromorphe) ; au lieu de former des cheilocystides définitivement différenciées et incapables de se diviser, ils se divisent activement, comme l'atteste la présence de nombreuses mitoses conjuguées, et contribuent à l'élargissement du feuillet ; Il découle de cette organisation que, si l'on se déplace de l'arête vers la base d'une lame, on assiste à des transitions très ménagées entre l'arête, stérile encore, formée d'hyphes filamenteuses indifférenciées, et l'hyménium bien typique, en passant, au voisinage de la tranche, par une région où les basides, encore très jeunes, sont presque couchées dans la direction des hyphes sous-hyméniales, leur sommet seul se redressant perpendiculairement à la surface du feuillet ».

4°. ORDRE D'APPARITION DES DIFFÉRENTES PARTIES DU CARPOPHORE.

Les *Amanita* et *Limacella* sont piléocarpes. Chez les *Oudemansiella*, une tendance à l'isocarpie est plus ou moins marquée. Seraient piléostipitocarpes, des Russules, des Marasmes, de nombreux *Mycena* et *Delicatula integrilla*. Mais les espèces stipitocarpes sont les plus nombreuses dans l'ensemble des *Tricholomatales*, puisqu'on en a signalé dans plus de 20 genres.

Du fait de l'individualisation précoce du stipe, les primordiums des espèces stipitocarpes sont plus ou moins élancés, en forme de colonnette ou de cône,

à extrémité arrondie ou pointue ; ceux des espèces piléostipitocarpes sont généralement plus courts, plus trapus, parfois même très courts. Quant aux bulbes primordiaux des champignons piléocarpes que sont les Amanites et les *Lima-cella*, ils sont en général plus ou moins globuleux, plus rarement ovoïdes.

F. QUELQUES DONNEES RELATIVES AUX SUBSTANCES CARACTERISTIQUES DES LATEX ET AUX PIGMENTS : STRUCTURES CHIMIQUES ET PRINCIPALES PROPRIETES.

Bien que les données que nous possédons actuellement sur les pigments des *Asterosporales* et *Tricholomatales* soient assez nombreuses et que plusieurs aient un grand intérêt taxinomique, elles sont souvent trop fragmentaires encore pour que nous ayons jugé utile de demander à un Spécialiste des problèmes de Biochimie de les exposer. Nous nous sommes efforcé de les présenter sous une forme sommaire et aussi accessible que possible pour tous. A. N. ARPIN, qui a mis à notre disposition une précieuse mise au point manuscrite sur les substances caractéristiques des latex, qui a bien voulu relire et éventuellement critiquer notre projet initial de texte relatif aux pigments et à qui nous devons les figures qui illustrent l'exposé qui suit, nous adressons nos vifs remerciements.

1°. SUBSTANCES CARACTERISTIQUES DES LATEX.

La structure chimique de ceux des composés des laticifères des Lactaires qui sont caractéristiques de leur contenu, et notamment de ceux qui réagissent positivement, c'est-à-dire en bleu, au réactif sulfovanillique, est restée longtemps imprécise. DANIEWSKI (1972), MAGNUSSON et Coll. (1972-1973), VIDORI, de BERNADI et Coll. (1975-1979) se sont efforcés de combler cette lacune.

Cette entreprise est hérissée de difficultés dont la principale est l'instabilité des composés en question, qui fait que les molécules analysées ne sont souvent que des artéfacts.

Nous avons vu, en effet, que dans le latex écoulé hors du carpophore à la suite d'une section, des modifications de l'allure de l'émulsion initiale peuvent survenir très rapidement, aboutissant à la formation de cristaux ; le fait que, lorsqu'il est exposé à l'air, le latex de certaines espèces se colore ou change de couleur pouvait déjà faire soupçonner l'instabilité des composés du latex.

Néanmoins, il semble que l'on connaisse bien actuellement la structure chimique de plusieurs molécules déjà présentes dans le carpophore intact, de composés que l'on dit « natifs » pour cette raison.

A ce jour, les structures d'une douzaine de molécules sont publiées et la connaissance précise de nombreux autres composés provenant des laticifères sera par la suite susceptible d'applications taxinomiques.

Les variations structurales observées s'inscrivent toutes dans un même cadre : il s'agit de *sesquiterpènes* (C_{15}), avec comme structure de base le squelette « lactarane » (Fig. 177).

Les sesquiterpènes appartiennent à la grande classe des *terpénoïdes*, qui comprend des milliers de substances, dont les unes ne comprennent que des C et H, alors que d'autres se sont oxydées et présentent des fonctions alcools, aldéhydes, cétones, acides... Tous les terpénoïdes sont à base d'unités en C_5 , mais ils peuvent différer considérablement les uns des autres par le nombre de ces unités constituant la molécule ; ainsi, à côté des monoterpènes, en C_{10} , se trouvent des diterpènes en C_{20} , des triterpènes en C_{30} , des tetraterpènes en C_{40} et enfin des terpénoïdes à nombre de C encore plus élevé.

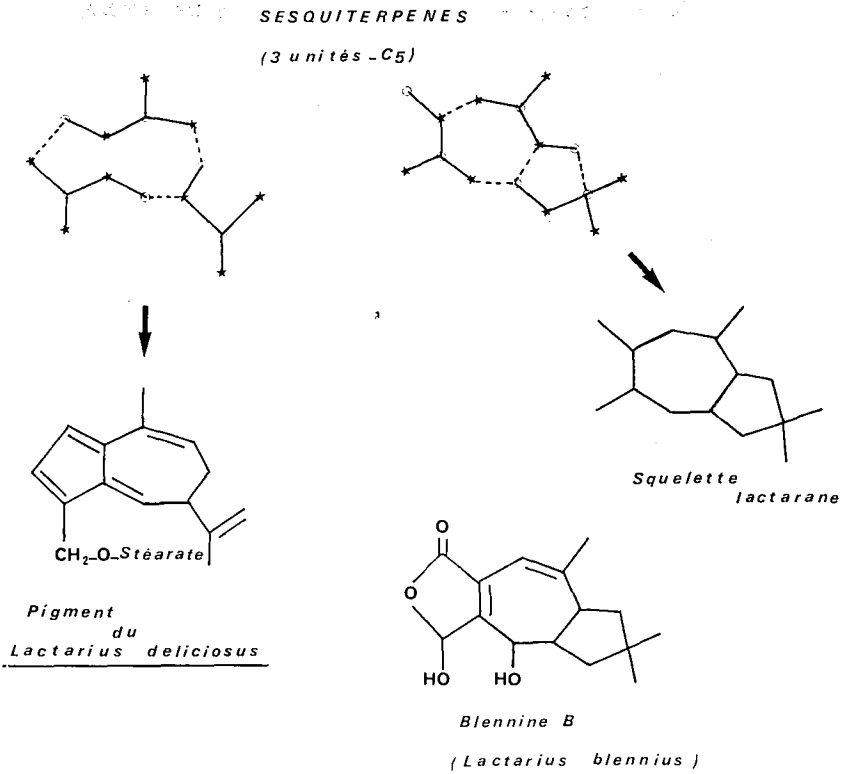


Fig. 177. — Sesquiterpènes du latex des Lactaires.

C'est dans les substances vulgairement appelées essences, résines ou cires, que l'on trouve les moins complexes des terpénoïdes. Les *essences* sont à base de molécules en C_{10} , substances volatiles et, de ce fait, souvent odorantes : le menthol, par exemple, est un monoterpène. Dans les autres terpénoïdes, la volatilité diminue au fur et à mesure qu'augmente le nombre de C de la molécule. Les *résines* sont riches en molécules avec 20 C, les *cires* sont essentiellement des C_{25} .

Les sesquiterpènes, composés en C_{15} , sont donc intermédiaires par rapport aux monoterpènes (C_{10}) des essences et aux diterpènes (C_{20}) des résines.

Bien plus largement répandus que les composés en C_{10} , C_{15} , C_{20} , C_{25} des essences, des résines ou des cires sont les composés en C_{30} et leurs dérivés en C_{27-28} : ils constituent, en effet, l'ensemble des *stéroïdes*.

Si la plupart des sesquiterpènes isolés des Lactaires sont incolores, les substances qui colorent le latex des Lactaires de la section *Dapetes* (groupe de *L. deliciosus*) sont chimiquement très proches des sesquiterpènes incolores ; leur coloration résulte de la présence de doubles liaisons conjuguées à l'intérieur de deux cycles.

2°. PIGMENTS AUTRES QUE CEUX DES LATEX.

Le Mycologue systématique qui se propose d'utiliser les pigments pour reconnaître le caractère naturel ou artificiel de taxons hiérarchiquement supé-

rieurs à l'espèce (sous-genres, genres, tribus ou familles par exemple), ne doit jamais se limiter à l'étude des carpophores pour avoir une idée des aptitudes biosynthétiques; en effet, l'expérience a montré, notamment avec plusieurs *Boletales* et champignons affines, que des pigments qui n'ont pu être mis en évidence dans les carpophores d'une espèce sont parfois synthétisés par le mycélium en culture pure.

Lorsque deux unités systématiques d'ordre supérieur diffèrent par la nature des pigments de leurs représentants, il est nécessaire de connaître l'origine biosynthétique de ces pigments si l'on veut savoir de quel poids doit peser cette différence dans l'estimation de la distance séparant ces deux unités sur l'échelle des affinités. Il est évident qu'à ce point de vue, la distance qui les sépare sera plus faible si les pigments qui différencient l'une de l'autre ces deux unités ont même origine biosynthétique que s'ils ont des origines différentes. C'est pour faciliter une telle estimation que, dans les lignes qui suivent, nous avons, pour chaque famille chimique, fait allusion à l'origine biosynthétique.

a. PIGMENTS NON AZOTES.

Caroténoïdes.

Il s'agit de pigments liposolubles, non fluorescents, généralement jaunes, orangés ou rouges.

Ce type de pigments, universellement répandu chez les plantes vertes, n'est pas rare chez divers *Ascomycètes*, Pézizes par exemple, et divers *Basidiomycètes* non agaricoïdes, comme les Rouilles, champignons ne formant pas de carpophores comparables à ceux des *Hyménomycètes* typiques, les *Dacrymycetaceae*, dont les carpophores, de consistance gélatineuse, sont souvent plus ou moins clavarioïdes ou les *Cantharellus* et *Craterellus*, qui diffèrent des *Hyménomycètes* typiquement agaricoïdes par le fait que leur surface hyménifère n'est ornée que de plis obtus à la place de vraies lames ou est même plus ou moins unie. Par contre, chez les *Hyménomycètes* typiquement agaricoïdes, on ne connaît encore que trois espèces qui doivent leur couleur à des pigments caroténoïdes: *Clitocybe venustissima* (ARPIN, 1966); *Omphalia chrysophylla* (J. L. FIASSON, 1968) et *Phyllotopsis nidulans* (J. L. FIASSON, 1969).

Toujours intracellulaires, les pigments caroténoïdes ne peuvent, en raison de leur liposolubilité, se trouver en dissolution dans le suc vacuolaire. On les rencontre toujours dans le cytoplasme. Chez *Omphalia chrysophylla*, on peut voir qu'ils sont dissous dans de minuscules gouttelettes, probablement lipidiques, suspendues dans le cytoplasme. Il est vraisemblable que, lorsque l'ensemble du cytoplasme apparaît coloré en jaune ou orangé de façon diffuse, ce qui n'est pas rare, c'est parce que les dimensions des gouttelettes auxquelles il vient d'être fait allusion sont trop faibles pour que ces éléments figurés soient discernables en photonique.

La coloration du carpophore de *Cantharellus friesii* étant à la fois vive et intense, orange à orange-feu, il est particulièrement facile de reconnaître, notamment au niveau des hyphes des revêtements, que les vacuoles sont incolores, la coloration jaune doré à doré-orangé n'affectant que les ponts transversaux de cytoplasme qui séparent ces vacuoles. Mais, dans la chair piléique de *Cantharellus tubaeformis*, on reconnaît aussi, au moins à proximité des lames, qu'un protoplasme jaune doré délimite de grandes vacuoles incolores.

Lorsque des pigments jaunes ou orangés ont la localisation cytologique qui vient d'être indiquée, il y a de fortes chances pour qu'il s'agisse de pigments caroténoïdes, ce que seule l'analyse chimique permet cependant d'affirmer.

Les caroténoïdes appartiennent à la même famille chimique que les substances incolores caractéristiques des essences ou des résines, la famille des terpénoïdes, dont tous les membres sont à base d'unités en C5 (*unités isoprényles*). De tous les terpénoïdes, les caroténoïdes sont ceux dont la molécule a le plus grand volume ; ils sont, en effet, en C40. (Fig. 178).

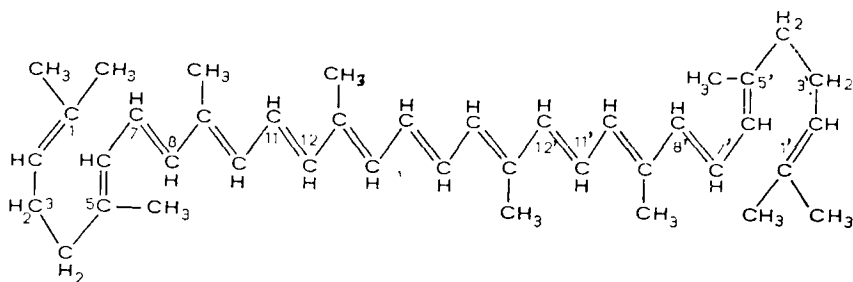


Fig. 178. — Formule développée du *lycopène*, comme exemple d'un caroténoïde acyclique. Il n'y a pas de cycles fermés aux extrémités de la chaîne.

On appelle *carotènes* ceux des caroténoïdes qui sont des hydrocarbures et *xanthophylles* ceux dont la molécule renferme, en outre, de l'oxygène.

On peut classer les caroténoïdes en *bicycliques* (ex. β -carotène), *monocycliques* (ex. γ -carotène) et *acycliques*, dits aussi *aliphatiques* (ex. lycopène ; Fig. 178), selon que leur longue chaîne présente un cycle fermé à chacune de ses extrémités ou bien un cycle fermé à une seule de celles-ci, ou encore n'en présente aucun.

Comme l'ont fait ressortir FIASSON, LEBRETON et ARPIN (1968), alors que le contenu caroténoïdique des tissus chlorophylliens montre une uniformité remarquable, avec prédominance de β -carotène et d'une xanthophylle, la lutéine, au sein d'un mélange toujours complexe, « les champignons peuvent n'accumuler qu'un seul pigment ; ce peut être le β -carotène..... mais aussi bien le γ -carotène..... ou le lycopène..... Ce caractère les rapproche des parties *non* chlorophylliennes des plantes vertes, fleurs et fruits en particulier..... Mais c'est surtout par la nature des pigments formés que les champignons se caractérisent. L'extrême rareté des xanthophylles des Phanérogames — la lutéine, en particulier, n'y a jamais été rencontrée — a été remarquée depuis longtemps chez les champignons ; en fait, les caroténoïdes oxygénés n'y sont pas rares, mais leur métabolisme est engagé dans des voies différentes et quelquefois originales ».

Anthraquinonoïdes.

Parmi les *Hyménomycètes* agaricoïdes à paroi sporique incolore, des pigments de cette famille n'ont jusqu'ici été rencontrés que chez quelques *Tricholoma* (GLUCHOFF et STEGLICH, 1974. GLUCHOFF-FIASSON, 1979) et chez un *Leucopaxillus* (BESL et BRESINSKY, 1977).

Au cours de l'étude que N. ARPIN a faite de cette famille chimique, à propos des *Hyménomycètes* chromosporés que sont les Cortinaires (p. 206), nous avons vu qu'il s'agit de substances dont la plupart sont fluorescentes, que l'on peut classer en monomères et dimères.

Rappelons que ceux des monomères qui sont des anthraquinones vraies ont une couleur qui va du jaune au pourpre, et qu'ils virent au rouge ou au violacé en présence d'ammoniaque ou d'acétate de magnésium, alors que les dimères

sont toujours d'un jaune vif et qu'ils prennent une teinte bleu-noir en présence du réactif de MECKE (p. 204).

Rappelons aussi que si les monomères se rencontrent fréquemment dans le suc vacuolaire des cellules vivantes, car ils sont très hydrosolubles, soit du fait de la constitution même de leur molécule, soit en raison de leur liaison avec un sucre, les dimères se trouvent généralement entre les hyphes ou dans des cellules mortes.

Comme ARPIN l'a rappelé plus haut, l'origine de ces pigments est très différente de celle des pigments caroténoïdes ; ils sont à base d'unités acétyles (p. 207).

Atromentine et pigments apparentés (Fig. 179).

De tels pigments ont été repérés dans les cultures mycéliennes de *Hygrophoropsis aurantiaca* et de *Omphalotus olearius*, deux *Hyménomycètes* agaricoïdes que l'on pourrait être tenté de classer dans les *Tricholomatales*, à cause de leur paroi sporique non colorée et sans différenciation apicale, comme de la franche décurrence de leurs lames.

Des pigments de cette famille sont extrêmement répandus chez les Bolets, les Gomphides et les Paxilles, représentants typiques de l'ordre *Boletales* et, dans le travail que nous avons consacré à cet ordre, en collaboration avec ARPIN (1977), notre collaborateur en a fait une étude détaillée. Aussi ne retiendrons-nous ici que quelques points qui peuvent aider à mieux cerner l'ordre *Tricholomatales* du côté de l'ordre *Boletales*.

Comme l'a montré BACHMANN, dès 1886, la coloration brune du velours du stipe de *Paxillus atrotomentosus* est due à un pigment cristallisé, incrustant extérieurement la paroi des poils qui constituent le velours en question ; pigment que l'on a naturellement appelé atromentine.

Comme la molécule des anthraquinones simples, celle de l'atromentine présente trois cycles hexagonaux, dont le médian est deux fois quinone ; elle en diffère cependant beaucoup par le fait qu'aucun de ces cycles n'a de côté commun avec un autre.

Comme celle de l'atromentine, la molécule des substances que nous allons évoquer maintenant présente trois cycles n'ayant aucun côté commun.

L'*involutine*, substance responsable du brunissement que manifeste *Paxillus involutus* au froissement, la *gyrocyanine*, substance responsable du bleuissement que présente *Gyroporus* (*Boletus*) *cyanescens* à la coupure, et son dérivé, la *gyroporine*, sont des substances parentes de l'atromentine, mais qui en diffèrent par le fait que le cycle médian de la molécule est pentagonal et non plus hexagonal. La structure de l'involutine a été déterminée par EDWARDS et COLL. (1967), celle de la gyrocyanine par BESL et COLL. (1973).

La Fig. 179 (à droite) montre que les structures de ces trois substances sont proches. La gyroporine ne diffère de la gyrocyanine que par un OH supplémentaire. Le cycle médian de ces deux composés comporte deux groupements C = O, comme le cycle médian de l'atromentine, alors que celui de l'involutine n'en comporte qu'un.

Les pigments jaunes que nous allons examiner maintenant ont en commun avec l'involutine, la gyrocyanine et la gyroporine le fait que le cycle médian de leur molécule est pentagonal, mais ils en diffèrent, comme d'ailleurs de l'atromentine, sur deux points :

le remplacement d'un C de ce cycle par un O (différence comparable à celle qui distingue les xanthones des anthraquinones (Cf. Fig. p. 214),

l'apparition d'un groupement acide COOH, qui les rend plus hydrosolubles.

Pionnier dans la recherche des mécanismes qui font que la chair de certains Bolets bleuit à la coupure, G. BERTRAND, ayant étudié des espèces autres que *Gyroporus cyanescens*, était arrivé à la conclusion que le bleuissement est dû à une substance, le Boletol, qui bleuit en s'oxydant à l'air, l'oxydation étant catalysée par une enzyme. En 1965, Madame GABRIEL montre que deux substances des *Boletales* sont susceptibles de se comporter de cette manière ; les dénominations qu'on leur applique sont celles qui ont été proposées par les auteurs qui en ont déterminé la structure ; il s'agit de l'acide variégatique (EDWARDS et Coll., 1967) et de l'acide xérocémique (STEGELICH et Coll., 1968). Si plusieurs Bolets qui renferment l'une ou (et) l'autre des ces substances ne bleussent pas à la coupure, c'est parce qu'il leur manque les enzymes susceptibles de catalyser leur oxydation ; l'addition de jus de pomme de terre, qui les renferme, provoque en effet le bleuissement.

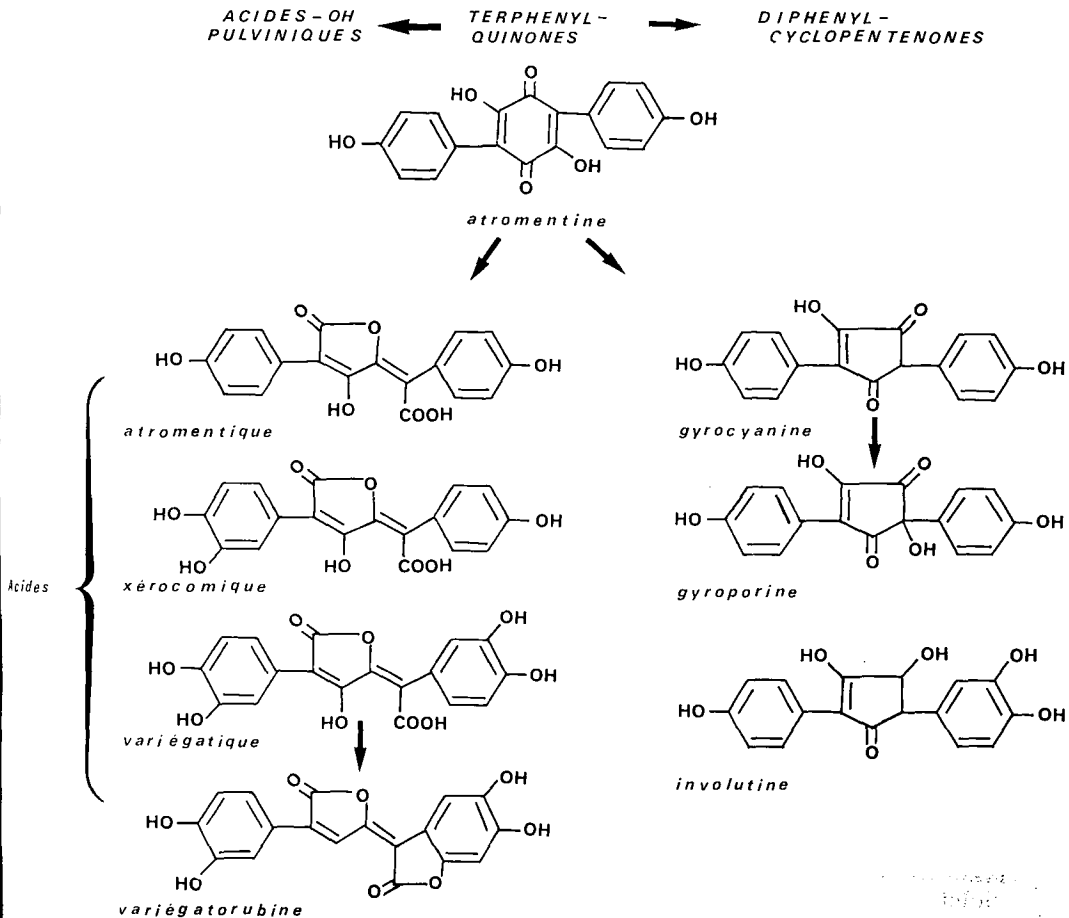


Fig. 179.

β. Riboflavine et Russuptéridines. (Fig. 181).

Ces composés sont tous hydrosolubles et peuvent donc se trouver dans le suc vacuolaire des cellules vivantes.

Ceux d'entre eux qui sont jaunes sont toujours vivement fluorescents (en jaune ou jaune-vert).

Riboflavine (= Vitamine B 2).

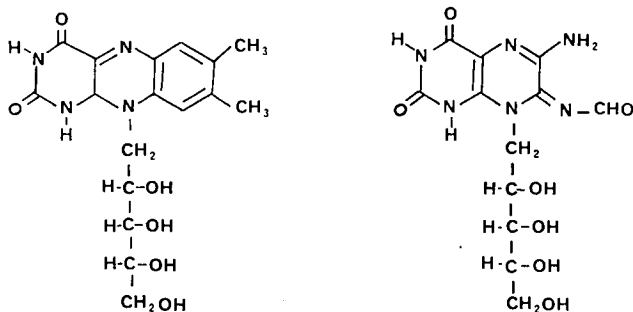
On sait que ce composé jaune, de fluorescence jaune vif, est largement répandu, des Bactéries aux Plantes supérieures. Chez nombre d'espèces, en particulier d'*Hyménomycètes*, il ne se trouve qu'à l'état de traces. Chez ces derniers, c'est seulement dans un petit nombre d'espèces que la teneur en riboflavine est suffisante pour communiquer une couleur jaune aux parties du carpophore où elle s'accumule particulièrement. La couleur jaune de *Lyophyllum* (*Calocybe*) *chrysenteron* et de quelques autres espèces de *Calocybe* est due à la riboflavine (GLUCHOFF-FIASSON, 1974), celle de *Panellus serotinus* à un dérivé méthylé de cette substance (STEGELICH et ZECHLIN, 1977).

La fluorescence « jaune d'or absolument éclatant » de la chair de *Lyophyllum* (*Calocybe*) *chrysenteron*, reconnue par JOSSERAND et NETIEN, en 1939, est évidemment due, en majeure partie, à la riboflavine.

Russuptéridines.

Substances particulières aux Russules, dont certaines sont incolores, mais de fluorescence bleue ou violette, alors que d'autres, auxquelles est due la couleur du chapeau de diverses espèces, sont, soit jaunes, de fluorescence jaune-vert intense, soit rouges, soit violettes et bleues.

Rappelons que, dès 1939, JOSSERAND et NETIEN avaient été frappés par la beauté des fluorescences fournies par nombre de Russules, fluorescences qui comptaient parmi les plus remarquables de toutes celles qu'ils avaient reconnues en examinant 175 espèces de champignons charnus. Rappelons surtout qu'ils avaient noté que l'U.V. permet de mettre en évidence une zone sous-cuticulaire hyper-lumineuse bien différenciée, qui est insoupçonnable en lumière naturelle ; ils qualifiaient de « bleu-clair-de-lune » la fluorescence de cette zone, pour exprimer qu'elle est un mélange de bleu pâle et de jaune doux ; sans doute la fluorescence bleue de cette zone sous-cuticulaire est elle due aux Russuptéridines incolores, isolées depuis par les Chimistes.



Riboflavine

Russuptéridine jaune I

Fig. 181. — Pigments dérivés de nucléotides.

Les Russuptéridines renferment de l'azote hétérocyclique et du ribose, comme l'ont reconnu les premiers (1970) GLUCHOFF et LEBRETON pour le pigment rouge majeur de certaines Russules et comme cela a été vérifié par EUGSTER et Coll. (1970, 1973, 1977), à qui revient le mérite d'avoir élucidé la structure des Russuptéridines incolores, jaunes et rouges.

Une telle constitution trahit leur origine à partir de *nucléotides*. On sait que la riboflavine a même origine. Par là, Riboflavine et Russuptéridines s'écartent de ces autres pigments, également azotés, que sont les Muscachromes et les Mélanines.

Le tableau ci-dessous classe les divers pigments dont il vient d'être question d'après leur origine.

Origine biosynthétique	Pigments	
	non azotés	azotés
Unités isoprényles	<i>caroténoïdes</i>	
Unités acétyles	<i>anthraquinonoïdes</i>	
Unités acétyles + Acide shikimique	<i>styryl-pyrones</i>	
Acide shikimique	<i>atromentine</i> et pigments apparentés	<i>mélanines</i> et <i>muscachromes</i>
Nucléotides		<i>riboflavine</i> et <i>russuptéridines</i>

*
**

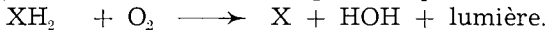
Le Mycologue qui utilise les pigments pour délimiter, pour rapprocher ou pour éloigner des taxons d'ordre supérieur à l'espèce, ne doit jamais oublier que, dans bien des cas, l'absence de coloration ne signifie pas forcément l'absence du ou des pigments responsables. Comme l'a rappelé GLUCHOFF-FIASSON (1979), elle peut simplement signifier que la teneur en pigment est trop faible pour communiquer une coloration sensible à l'œil. C'est ainsi que si *Lyophyllum* (*Calocybe gambosum* (= *georgii*)) ne présente pas la belle couleur jaune vif de *L. chrysenteron*, ce n'est pas qu'il soit dépourvu de la riboflavine responsable des brillantes couleurs de cette dernière espèce; c'est simplement que cette substance s'y trouve à une concentration beaucoup plus faible; la teneur en riboflavine, qui est de 8 à 10 % du poids sec chez *chrysenteron*, n'est que de 0.06 % chez *gambosum*. Le même auteur rappelle qu'en partant d'une centaine de grammes de carpophores secs elle a facilement mis en évidence les anthraquinoides de *Tricholoma flavovirens* (= *equestre*) responsables de ses vives couleurs jaunes (ils représentent environ 10 % du poids sec), mais qu'elle n'a pu en déceler de façon sûre chez *T. portentosum*, alors que, dans un extrait de plusieurs quintaux de fructifications fraîches de cette espèce, REGERAT (1967) avait pu mettre en évidence un pigment évoquant celui de *T. flavovirens*. Quoiqu'il en soit, il ne faut pas perdre de vue qu'un caractère négatif, comme l'absence d'un pigment, ne doit jamais être surestimé par le Systématicien.

En terminant, nous ne pouvons que souligner les énormes lacunes de nos connaissances concernant les pigments des *Tricholomatales*. Nous ne pouvons naturellement rien savoir des pigments que nous ne savons extraire, en particulier de ces pigments, souvent gris ou bruns, qui incrustent les parois des hyphes de nombre d'espèces. Nous ne savons rien de nombreux pigments dissous dans le suc vacuolaire et qui devraient donc pouvoir être extraits sans trop de difficultés, comme, par exemple, les pigments gris-bruns ou de couleurs vives des *Mycena*, des *Tricholomopsis* ou des *Calocybe*, rien non plus des pigments bruns, interhyphiques ou vacuolaires des *Melanoleuca*. Il semble que, d'une façon générale, la nature des pigments gris ou bruns soit particulièrement difficile à déterminer, à moins que la teinte terne de ces pigments n'ait guère incité à élucider leur structure. Il arrive que, même la localisation cytologique de certains pigments soit difficile à reconnaître, comme par exemple les pigments des *Laccaria*.

G. LUMINESCENCE.

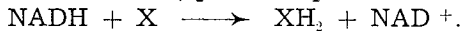
Quelques espèces d'*Hyménomycètes* agaricoïdes émettent de la lumière ; on ne s'en aperçoit naturellement que si les champignons en question sont placés à l'obscurité ; on dit qu'ils sont luminescents ; la *luminescence* peut porter sur le carpophore (lames chez *Omphalotus olearius*) ou sur le mycélium (*Armillaria mellea*, *Flammulina* (*Collybia*) *velutipes*, *Mycena polygramma*) ; la couleur de la lumière émise va du bleu-vert au jaune orangé, suivant les cas. Comme l'émission de lumière n'a lieu que sur le champignon vivant, on parle plus précisément de *bio-luminescence*.

La bioluminescence est le résultat directement visible d'une oxydation, par l'oxygène de l'air, d'un composé XH_2 sous l'action catalytique d'une enzyme.



Le corps X est ce que l'on appelle une « luciférine » et l'enzyme catalysant l'oxydation est naturellement appelée « luciférase ».

Pour que l'émission de lumière se poursuive, il est évidemment nécessaire que XH_2 soit régénéré, autrement dit que X soit réduit en XH_2 ; deux donneurs d'hydrogène ont été envisagés ; pour ne pas rendre trop technique ce bref exposé, nous les désignerons, comme on le fait d'ailleurs habituellement, par une suite de lettres qui sont les initiales de leurs constituants, soit NADH et NADPH. On aura, par exemple :



C'est une enzyme différente de la précédente qui catalyse cette réaction.

Il ne faut pas confondre la luminescence avec la *fluorescence* ; cette dernière est l'émission de radiations lumineuses par un corps (vivant ou non) soumis à une irradiation extérieure, par de l'ultraviolet par exemple. Si, après le moment où l'on fait cesser l'irradiation extérieure, le corps irradié continue à émettre de la lumière pendant un certain temps, d'autant plus long que la température est plus basse, on parle de *phosphorescence*.

L'ensemble du genre *Mycena* et des champignons pleurotoïdes à spores blanches paraît fournir, de loin, le plus fort contingent d'espèces luminescentes. Il est remarquable que, jusqu'ici, parmi les champignons agaricoïdes, la luminescence n'ait pas été signalée en dehors de l'ordre *Tricholomatales*. C'est pourquoi, jusqu'à nouvel ordre, la luminescence peut être considérée comme une caractéristique des *Tricholomatales*, ceci bien qu'elle n'ait été repérée que dans une trentaine d'espèces de cet ordre et qu'il arrive qu'une même espèce, comme *Panellus stipticus*, présente des races luminescentes et d'autres qui ne

ne le sont pas. La détection de la luminescence ne nécessitant aucun appareillage particulier, il est à souhaiter que nombre d'Amateurs recherchent systématiquement cette propriété sur toutes les espèces qu'ils récoltent.

La luminescence a été regardée comme un caractère relativement primitif, d'une part du fait que les *Tricholomatales* sont des champignons relativement primitifs par l'absence de pigmentation et de différenciation apicale de la paroi sporique, d'autre part à cause du mode de vie des champignons chez lesquels elle a été reconnue ; il s'agit en effet de champignons venant sur le bois ou sur débris végétaux variés.

H. LA CULTURE DES MYCELIUMS ET LEUR VITESSE DE CROISSANCE LINEAIRE.

1°. POSSIBILITES D'OBTENTION DE CULTURES MYCELIENNES.

Concernant la possibilité d'obtenir des cultures mycéliennes pures sur milieux gélosés, à partir de fragments de carpophores, particulièrement de lames, le travail de ODDOUX, (1955) 1957, résultant de 5 années d'investigations, était déjà suffisamment exhaustif (quelques 230 espèces de *Tricholomatales* et 70 espèces d'*Asterosporales* essayées, sur des milieux fort variés quant à la nature de leurs constituants solubles) pour permettre de tirer des conclusions générales intéressantes. Cet auteur a fait remarquer que, pour nombre d'espèces, si le tubeensemencé est maintenu à une température comprise entre 18° et 24° C, un examen à fort grossissement de la bouture et de son voisinage pratiqué deux semaines après ensemencement permet souvent de dire si le champignon en question est susceptible ou non de fournir une croissance mycélienne sur le milieu utilisé. Cependant, pour certaines espèces, un début de croissance mycélienne n'est sensible qu'au bout d'un temps plus long.

Nous résumons les résultats de ODDOUX dans le tableau qui suit, où le nombre d'espèces ou variétés testées pour chaque genre figure, entre parenthèses, à la suite du nom générique, et qui classe les genres d'après le pourcentage d'espèces dont la culture avait été obtenue à partir de fragments de carpophores.

100 % : *Mycena* (35), *Marasmius* (16), *Clitocybe* (12), *Lyophyllum* au sens de la « Flore analytique » (12), *Lepista* (= *Rhodopaxillus*) (6), *Melanoleuca* (6), *Omphalia* (6), *Cystoderma* (4), *Lentinellus* (3), *Pleurotus* (3), *Geopetalum*, au sens de la « Flore analytique » (2), *Leucopaxillus* (2), *Panellus* (2), *Armillariella* (1), *Aspropaxillus* (1), *Cantharellula* (1), *Cantharellus* (1), *Lentinus* (1), *Ripartites* (1), *Xeromphalina* (1).

90 % : *Collybia* (11).

85 % : *Tricholoma* (28).

78 % : *Hygrophorus* (au sens *Limacium*) (19).

75 % : *Amanita* (16), *Laccaria* (4).

50 % : *Lactarius* (42), *Limacella* (2).

40 % : *Tricholomopsis* (3).

15 % : *Camarophyllus* (7).

11 % : *Russula* (27).

0 % : *Hygrocybe* (13), *Catathelasma* (1).

Remarques.

Le seul des *Collybia* testés qui se soit révélé rebelle à la culture est *C. lacerata*, type du genre *Clitocybula* de SINGER, cultivé depuis.

Dans le genre *Amanita*, les seuls échecs ont été enregistrés avec trois taxons du groupe *Vaginatae* et avec *A. caesarea*; des cultures ont pu être obtenues depuis avec cette dernière espèce.

Alors que les cultures de *Clitocybe* (et de *Lepista*) montrent un abondant coton aérien, celles des *Laccaria* semblent mouillées, le mycélium ne se développant qu'au sein de la gélose; l'aspect des cultures de *Laccaria* est donc très différent de celui des cultures de *Clitocybe*.

Le bouturage de *Catathelasma imperiale* a été tenté, sans succès, sur onze milieux de culture différents.

Pour bien des espèces et des genres qui ne figurent pas dans l'inventaire de ODDOUX, divers chercheurs ont obtenu des mycéliums secondaires en culture pure; nous n'en donnons pas la liste, car elle est comprise dans celle que nous allons dresser maintenant, des *Tricholomatales* dont les mycéliums primaires ont été également cultivés avec succès.

Des mycéliums d'origine monosporique, se développant bien, ont été obtenus par divers chercheurs, avec de très nombreuses espèces de *Mycena*, de nombreux *Marasmius*, *Collybia*, *Clitocybe*, et des espèces des coupures *Baeospora*, *Cheimonophyllum*, *Flammulina*, *Geopetalum* sensu stricto, *Gerromena*, *Lentinellus*, *Lentinus*, *Lepista*, *Marasmiellus*, *Megacollybia*, *Myxomphalia*, *Omphalina*, *Oudemansiella*, *Panus*, *Phyllotopsis*, *Pleurotus*, *Pseudoclitocybe*, *Resupinatus*, *Rhodotus*, *Ripartites*, *Schizophyllum*, *Strobilurus*, *Xeromphalina*.

Parmi les genres dont aucune espèce n'a donné de bonnes cultures d'origine monosporique, figurent naturellement ceux qui se sont révélés rebelles à la culture à partir d'une bouture, c'est-à-dire les genres de *Tricholomatales*: *Catathelasma* et *Hygrocybe*, mais aussi tous ceux pour lesquels le pourcentage d'espèces ayant donné des cultures à partir d'un fragment de carpophore est inférieur à 90 %, soit les genres de *Tricholomatales*: *Amanita*, *Camarophyllum*, *Hygrophorus* (au sens *Limacium*), *Laccaria*, *Limacella*, *Tricholoma*, *Tricholomopsis*, et d'*Asterosporales*: *Lactarius* et *Russula*, auxquels il faut ajouter le genre *Cystoderma*, dont le mycélium secondaire est pourtant très facilement obtenu par bouturage.

Le type de thallie n'a donc pu être déterminé pour aucune espèce de ces genres.

On remarquera que la liste des genres dont aucune espèce n'a donné de bonnes cultures d'origine monosporique comprend tous les grands genres connus pour renfermer de nombreuses espèces susceptibles de contracter des symbioses ectomycorhiziques avec les plantes ligneuses, soit *Amanita*, *Hygrophorus* (= *Limacium*), *Tricholoma*, *Lactarius*, *Russula*, mais qu'elle comprend aussi quelques genres dont les espèces ont une biologie différente, comme, par exemple, les espèces praticoles des genres *Camarophyllum* et *Hygrocybe*.

2°. VITESSE DE CROISSANCE LINEAIRE DU MYCELIUM.

Pour toutes les espèces dont PIROARD (1956) et VIALE (1961) ont évalué les activités phénoloxidasiques du mycélium, ces auteurs ont mesuré la vitesse de croissance de ce mycélium, M. K. NOBLES ayant prétendu (1948) qu'elle peut constituer une caractéristique spécifique plus ou moins différentielle, si elle est mesurée dans les mêmes conditions pour toutes les espèces.

Le milieu utilisé est celui préconisé par NOBLES.

Eau distillée	1 000 cc.
Gélose	20 gr.
Extrait de malt Difco	12.5 gr.

UNIVERSITÄT ZÜRICH
 INSTITUT FÜR BOTANIK
 ZÜRICH
 1961

Ce milieu est coulé dans des Boîtes de PETRI de 90 mm de diamètre intérieur, et le fragment de mycélium inoculé est placé sur le bord du disque de gélose. On place à l'obscurité, à température constante (22-24° C).

Concernant la vitesse de croissance du mycélium, on convient d'utiliser les qualificatifs suivants :

Le diamètre du disque gélosé (90 mm) est couvert	Croissance
en moins d'une semaine	extrêmement rapide
entre une et deux semaines	très rapide
entre deux et trois semaines	rapide
entre trois et quatre semaines	moyenne
entre quatre et six semaines	lente

Lorsque le diamètre du disque gélosé n'est pas entièrement couvert au bout de six semaines, on distingue deux cas, suivant la longueur couverte.

Longueur couverte en six semaines	Croissance
entre 90 et 45 mm	très lente
moins de 45 mm	extrêmement lente

Dans l'ensemble des *Hyménomycètes* agaricoïdes dominent les espèces à croissance non rapide. Il n'y a pas, à cet égard, de différences significatives entre *Agaricales* et *Pluteales* d'une part, *Tricholomatales* d'autre part, comme le montre la comparaison des deux tableaux ci-dessous, dans lesquels le nombre qui suit le nom du taxon correspond au nombre d'espèces testées.

Agaricales et *Pluteales*.

a. Croissance extrêmement lente.

Cortinariaceae (11).

b. Croissance extrêmement lente à très lente suivant les espèces.

Agaricaceae (15).

c. Croissance extrêmement lente à lente en général.

Pluteales (21). Une seule espèce à croissance rapide : *Clitopilus pinsitus*.

d. Croissance extrêmement lente à rapide suivant les espèces.

Strophariaceae (55). *Coprinaceae* (8).

Si, dans tous les genres de ces deux familles, on trouve des espèces à croissance extrêmement lente à très lente, qui en constituent souvent la majorité, on rencontre, en outre, dans certains d'entre eux, quelques espèces croissant rapidement. On peut citer, parmi les *Strophariaceae* : *Pholiota lucifera*, *Flammula carbonaria*, *gummosa*, *Agrocybe aegerita*, et, parmi les *Coprinaceae* : *Psathyrella velutina* et plusieurs *Coprin*s, dont *C. disseminatus*.

Tricholomatales et *Asterosporales*.

a. Croissance extrêmement lente en général.

Tricholoma (10), *Melanoleuca* (8), *Lactarius* (2), *Hygrophorus* (= *Limacium*)

(1). Croissance moyenne seulement chez *Melanoleuca brevipes*.

b. Croissance extrêmement lente à très lente, suivant les espèces.

Amanita (4).

c. Croissance extrêmement lente à lente suivant les espèces.

Mycena (37), *Clitocybe* (14), *Lyophylleae* (11), *Omphalia* (6), *Lepista* (4), *Armillariella* (2), *Xeromphalina* (2), *Laccaria* (1), *Rhodotus* (1).

d. Croissance de vitesse moyenne.

Crinipellis stipitarius.

e. Croissance extrêmement lente ou très lente à rapide ou très rapide suivant les espèces.

Marasmius (31), *Collybia*, au sens de la « Flore analytique » (15), *Pleurotus*, au sens de la « Flore analytique » (6), *Geopetalum*, au sens de la « Flore analytique » (5), *Lentinellus* (5), *Lentinus* (4), *Panellus*, au sens de la « Flore analytique » (3).

Dans le genre *Marasmius*, les espèces à croissance extrêmement lente à lente dominant très largement ; croissance très rapide chez *M. graminum*, *candidus* et *tricolor*.

Collybia : croissance rapide chez *C. velutipes*, *radicata*, très rapide chez *C. caussei* et *mucida*.

Pleurotus : croissance très rapide chez *P. ostreatus*.

Geopetalum : croissance rapide chez *G. carbonarium*, extrêmement lente chez les autres.

Lentinellus : croissance rapide chez *L. bisus* et *ursinus*, extrêmement lente à lente chez les autres.

Lentinus : croissance très rapide chez *L. tigrinus*.

Panellus : croissance rapide chez *P. serotinus*.

f. Croissance rapide.

Schizophyllum (1).

I. THALLIE.

La liste qui suit ne comprend que des espèces dont la thallie a été déterminée par des Chercheurs de la Faculté des Sciences de Lyon. Pour la plupart des genres, elle comporte d'énormes lacunes, car ce type de recherches ne nous a jamais particulièrement intéressé. Les genres *Clitocybe* et *Omphalia* constituent des exceptions remarquables à ce point de vue que n'a jamais négligé D. LAMOURE dans ses recherches de Systématique sur ces deux coupures, dont elle est spécialiste ; les listes d'espèces relatives à celles-ci lui sont (presque) entièrement dues ; nous la remercions vivement de nous avoir autorisé à publier ses résultats inédits. Parmi les autres chercheurs de notre Université ayant apporté des précisions dans le domaine des thallies de *Tricholomatales*, citons : ALAMANDY, BERLIOUX, BESSON, COSTE-CLÉMENT, FICHET, NOVEL-CATIN, RAT et surtout H. C. YEN.

1°. HETEROHALLES TETRAPOLAIRES.

Clitocybe.

NEOCLITOCYBE : *C. aff. alnetorum* Favre. CLITOCYBE : *C. angustissima*, *candicans* et var. *dryadicola* Favre, *catinus*, *concava*, *costata*, *dealbata*, *diatreta*, *dicolor*, *festiva* Favre, *festivoides* Lamoure, *fragrans*, *gibba*, *gracilipes* Lamoure, *harmajae* Lamoure, *lateritia* Favre, *marginella* Harmaja, *nuoljae* Lamoure, *paropsis*, *pausiaca*, *phyllophila*, *serotina* Lamoure, *suaveolens*, *subsalmonea* Lamoure, *trullaeformis*, *verna*.

Collybia.

FLAMMULINA : *C. velutipes*. OUDEMANSIELLA : *C. aff. radicata*. STROBILURUS : *C. tenacella*.

Crinipellis.

C. stipitarius.

Geopetalum.

G. carborarium.

Lentinellus.

L. ursinus.

Leucopaxillus.

ASPROPAXILLUS : *L. giganteus*.

Marasmius.

COLLYBIA : *M. bresadolae*, *dryophilus*, *fuscopurpureus*. MARASMIUS : *M. androsaceus*, *buxi*, *epiphyllus*, *rotula*, *scorodonius*.

Mycena.

PARAMYCENA : *M. flavoalba*. MYCENA : *M. aetites*, *amicta*, *capillaripes*, *citrino-marginata*, *crocata*, *elegans*, *epipterygia*, *haematopus*, *maculata*, *polygramma*, *viscosa*, *vulgaris*, *zephyra*.

Omphalia.

OMPHALINA : *O. chionophila* Lamoure, *hepatica*, *kuehneri* Lamoure, *obatra* Favre, *obscurata*, *peudomuralis* Lamoure, *pyxidata*, *rivulicola* (Favre), *trigonospora* Lamoure, *velutipes* Orton.

Panellus.

MYXODERMA : *P. mitis*. SCYTINOTUS : *P. violaceofulvus*.

Rhodopaxillus.

R. nudus.

Ripartites.

R. tricholoma.

Xeromphalina.

X. campanella.

2°. HETEROHALLES DONT SEULEMENT DEUX POLES ONT ETE RECONNUS.

Clitocybe.

C. admissa.

Geopetalum.

RESUPINATUS : *G. applicatum*.

Lentinus.

L. degener.

Omphalia.

FAYODIA SENSU SINGER : *O. striatula*.

3°. HETEROHALLES DONT LA POLARITE N'A PAS ETE DETERMINEE.

Collybia.MEGACOLLYBIA : *C. platyphylla*.**Marasmius.**MARASMIELLUS : *M. candidus*.**Mycena.***M. flos-nivium*.

4°. AMPHITHALLES PAR BISPORIE.

Clitocybe.OMPHALIA : *C. lituus*.**Geopetalum.**HOHENBUEHELIA : *G. longipes*.**Marasmius.***M. limosus*.**Mycena.***M. rubromarginata, tenella*.

5°. HETERO-HOMOTHALLES.

Il s'agit d'espèces qui produisent, à partir de spores isolées, des mycéliums primaires d'allure et de comportement *originellement* normaux (absence de boucles, présence d'un seul noyau par article; production de mycéliums secondaires à la suite de confrontations avec certains seulement des autres mycéliums primaires), mais qui, *avec le temps*, se transforment spontanément en mycéliums secondaires.

Omphalia.GERRONEMA. *O. marchantiae* (Sing. et Clém.).**Mycena.**RICKENELLA : *M. fibula, mellea* (Sing. et Clém.).

6°. HOMOTHALLES.

Omphalia.OMPHALINA : *O. demissa*.*
**

Des résultats publiés par divers auteurs avant les recherches effectuées à Lyon, et dont la plupart ont été rassemblés par WHITEHOUSE, en 1949, nous indiquons seulement quelques-uns qui ne sont pas dénués d'intérêt pour les Mycologues que préoccupent les grandes lignes de la Systématique.

1°. HETEROHALLES TETRAPOLAIRES.

Collybia.OUDEMANSIELLA : *C. mucida*. COLLYBIA : *C. cirrhata, cookei, tuberosa*.**Hygrophoropsis.***H. aurantiaca*.

Lentinus.*L. tigrinus.***Panellus.***P. stipticus.***Phyllotopsis.***P. nidulans.***Pleurotus.***P. columbinus, cornucopiae, corticatus, ostreatus.***Schizophyllum.***S. commune.*

2°. HETEROTHALLES BIPOLAIRES.

Marasmius.*M. cohaerens.***Omphalia.**CLITOCYBE : *O. cyathiformis.* MYXOMPHALIA : *O. maura.***J. UN ASPECT DES ACTIVITES BIOCHIMIQUES DU MYCELIUM : L'OXYDATION DE PRODUITS PHENOLIQUES.**

Pour la compréhension des résultats rapportés ci-après, qui sont dus à PIROARD (1956) et à VIALE (1961), le Lecteur est prié de se reporter à ce que nous avons dit plus haut (p. 67) de l'oxydation de produits phénoliques par le mycélium des *Agaricales* sensu stricto.

Amanita.Ag. 4 *eliae, muscaria, rubescens* — 2 *spissa.*G. 4 *eliae* — 2.5 *muscaria* — 2 *spissa* — 0.5 *rubescens.*T. 3.5 *muscaria* — 3 *spissa* — 0 *eliae, rubescens.*P. F *spissa* — LM *muscaria* — 0 *eliae, rubescens.***Armillaria.**Ag. 5 *tabescens* — 4 *mellea.*G. 4 *mellea, tabescens.*T. 3 *mellea* — 0.5 *tabescens.*P. TF *tabescens* — L *mellea.***Clitocybe.** (Voir aussi *Armillaria, Lepista* et *Omphalotus*).Ag. 5 *phyllophila, senilis, umblicata* — 4 *hydrogramma, nebularis, pithyophila, sinopica* (h), *suaveolens* — 3 *brumalis, diatrete, lituus* — 2.5 *clavipes.*G. 5 *phyllophila, senilis, suaveolens, umblicata* — 4 *brumalis, diatrete, hydrogramma, nebularis, pithyophila* — 3.5 *sinopica* — 3 *geotropa* — 2 *littuus* — 1 *ditopa* — 0 *clavipes.*T. 3.5 *hydrogramma* — 3 *brumalis, diatrete* — 2 *littuus, suaveolens* — 0.5 *clavipes* — 0 pour les autres.P. F *diatrete, hydrogramma, lituus, pithyophila, suaveolens* — MF *clavipes* — L *brumalis* — 0 pour les autres.**Collybia.** (Voir aussi *Marasmius*).Ag. 5 *butyracea, esculenta, fusipes* (h), *lacerata, longipes, mucida, platy-*

phylla, radicata — 4.5 *conigena, tenacella* — 4 *caussei, myriadophylla, tuberosa* — 3.5 *cirrhata* (h) — 0 *velutipes*.

G. 5 *butyracea, fusipes, lacerata* — 4.5 *tuberosa* — 4 *cirrhata, conigena, esculenta, radicata, mucida, platyphylla, radicata, tenacella* — 3.5 *caussei* — 3 *longipes* — 0.5 *myriadophylla* — 0 *velutipes*.

T. 4 *lacerata, tuberosa* — 1 *mucida* — 0 pour les autres.

P. TF *tuberosa* — M. *conigena, lacerata* — M à 0 *caussei* — L *mucida, myriadophylla* — 0 pour les autres.

Crinipellis.

Ag. 4 *stipitarius*.

G. 4 *stipitarius*.

T. 0 *stipitarius*.

P. MF *stipitarius*.

Cystoderma. (Voir aussi *Phaeolepiota*).

Ag. 4 *amianthinum* — 3.5 *carcharias* — 3 *fallax* — 2 cf. *fallax* — 1 *carcharias* — 0.5 *cinnabarinum* — 0 cf. *amianthinum*.

G. 4 *carcharias* — 3 *amianthinum* — 2 *carcharias, fallax* — 0.5 cf. *fallax* — 0 *cinnabarinum*, cf. *amianthinum*.

T. 4 *carcharias, cinnabarinum* — 3.5 *amianthinum* — 2 cf. *amianthinum, carcharias*, cf. *fallax* — 0 *fallax*.

P. F *amianthinum* — MF *carcharias, fallax* — M cf. *amianthinum, cinnabarinum*, cf. *fallax*.

Delicatula.

Ag. 4 *mairei* — 3 *pseudocrispula* (h).

G. 5 *mairei* — 3 *pseudocrispula*.

T. 0 *mairei, pseudocrispula*.

P. 0 *mairei, pseudocrispula*.

Geopetalum.

Ag. 5 *carbonarium, longipes* — 4.5 *applicatum* — 4 *geogenium, petaloides*.

G. 5 *carbonarium* — 4 *applicatum, geogenium, longipes, petaloides*.

T. 4 *petaloides* — 3 *longipes, geogenium* (h) — 1 *geogenium* — 0 pour les autres.

P. M *geogenium* (h) — L *geogenium, petaloides* — 0 pour les autres.

Hygrophorus.

Ag. 3 *agathosmus*.

G. 3.5 *agathosmus*.

T. 0 *agathosmus*.

Laccaria.

Ag. 0 *bicolor*.

G. 0 *bicolor* (h).

T. 5 *bicolor*.

P. F. *bicolor*.

Lactarius.

Ag. 5 *deliciosus* (h), *torminosus*.

G. 5 *deliciosus* (h), *torminosus*.

T. 4 *torminosus* — 0 *deliciosus* (h).

P. MF *torminosus* — 0 *deliciosus* (h).

Lentinellus.

Ag. 5 *bisus*, *castoreus*, *cochleatus*, *ursinus* — 3.5 *dentatus*.

G. 5 *castoreus*, *cochleatus*, *dentatus* — 4 *bisus*, *ursinus*.

T. 4 *dentatus* — 0 pour les autres.

P. L *castoreus*, *dentatus* — 0 pour les autres.

Lentinus.

Ag. 5 *suavissimus* (h) — 4 *adhaerens*, *tigrinus* — 3 *variabilis*.

G. 5 *suavissimus* (h) — 0.5 *variabilis* — 0 *adhaerens*, *tigrinus*.

T. 1 *variabilis* — 0 pour les autres.

P. MF *variabilis* — L *adhaerens* — 0 pour les autres.

Lepista sensu Pat.

Ag. 0 *flaccida*.

G. 0 *flaccida*.

T. 0 *flaccida*.

P. 0 *flaccida*.

Autres *Lepista* : voir *Rhodopaxillus*.

Leucopaxillus.

Ag. 4.5 *paradoxus*, *tricolor* — 4 *amarus*.

G. 5 *amarus* — 4 *tricolor* — 3 *paradoxus*.

T. 0 *amarus*, *paradoxus*, *tricolor*.

P. 0 *amarus*, *paradoxus*, *tricolor*.

Lyophyllum.

Ag. 5 *georgii* (h), *tylicolor* — 4.5 *aggregatum*, *baeospermum* — 4 *boudieri* (h), *putidum*, *trigonosporum* — 3 *infumatum*, *ulmarium* — 2.5 *constrictum* (h) — 1.5 *constrictum* — 1 *tessulatum* — 0 *aggregatum*.

G. 5 *boudieri* (h), *georgii* (h), *trigonosporum*, *tylicolor* — 4 *aggregatum*, *baeospermum*, *infumatum* — 3.5 *ulmarium* — 3 *putidum*, *tessulatum* — 2.5 *constrictum*, *aggregatum*.

T. 0 pour tous.

P. F *baeospermum*, *georgii* — 0 pour tous les autres.

Marasmius.

Ag. 5 *alliaceus*, *androsaceus*, *bresadolae*, *candidus*, *dryophilus*, *foetidus*, *fuscopurpureus*, *hariolorum*, *impudicus*, *oedipus*, *peronatus*, *scorodonius* (h), *tricolor* — 4.5 *chordalis*, *confluens* — 4 *buxi* (h), *collinus*, *graminum*, *hudsonii*, *oreades*, *perforans*, *prasioismus*, *splachnoides*, *wettsteinii* — 3.5 *globularis* (h) — 3 *inodorus*, *rotula*, *tremulae* — 1 *limosus* (h).

G. 5 *buxi* (h), *chordalis*, *fuscopurpureus*, *graminum*, *impudicus*, *perforans*, *scorodonius* — 4.5 *candidus*, *confluens* — 4 *alliaceus*, *bresadolae*, *collinus*, *dryophilus*, *hudsonii*, *limosus*, *oedipus*, *oreades*, *prasioismus*, *rotula*, *tremulae* — 3.5 *foetidus*, *peronatus*, *tricolor* — 3 *androsaceus*, *globularis*, *wettsteinii* — 1 *inodorus*, *splachnoides* — 0.5 *hariolorum*.

T. 3 *prasioismus* — 2 *scorodonius* — 1 *inodorus* — 0.5 *alliaceus*, *oedipus*, *splachnoides* — 0 pour les autres.

P. F *prasioismus*, *scorodonius* — M *confluens*, *inodorus*, *oedipus* — L *impudicus*, *peronatus* — 0 pour les autres.

Melanoleuca.

Ag. 4 *graminicola*, *strictipes* (h) — 3 *iris* (h) — 2 *evenosa* (h), cf. *grammopodia* (h) — *subbrevipes* (h) — 0.5 *iris* — 0 *evenosa*, *grammopodia*.

G. 2 *strictipes* (h) — 1.5 *graminicola* — 1 *evenosa* (h), *iris* (h) — 0.5 cf. *grammopodia* (h), *subbrevipes* (h) — 0 *grammopodia*, *iris*.

T 4 *evenosa* (h), *graminicola*, *grammopodia* (h), *iris* (h), *strictipes* (h), *subbrevipes* (h) — 0.5 *iris* — 0 *evenosa*.

P. TF *iris* (h) — F *evenosa* (h), cf. *grammopodia* (h), *strictipes* (h), *subbrevipes* (h) — MF *graminicola* — M *iris* — LM *evenosa* — L *grammopodia*.

Mycena.

Ag. 5 *alcalina*, *ammoniaca*, *avenacea* (h), *capillaripes*, *cinerella*, *corticola*, *elegans*, *epipterygia*, *flavescens*, *galericulata*, *galopus*, *haematopus*, *inclinata*, *iodiolens*, *niveipes*, *polygramma*, *pura*, *roseipallens*, *rubromarginata*, *sanguinolenta*, *strobilicola*, *trichoderma* (h), *viscosa* (h), *vulgaris* — 4.5 *filopes*, *flos-nivium*, *pseudopicta* — 4 *citrinomarginata*, *flavoalba*, *lactea*, *olida*, *oregonensis*, *scabripes* — 3 *crocata* — 2 *speirea*.

G. 5 *ammoniaca*, *avenacea*, *cinerella*, *corticola*, *epipterygia*, *flos-nivium*, *galericulata*, *lactea*, *niveipes*, *olida*, *oregonensis*, *pura*, *roseipallens*, *rubromarginata*, *scabripes*, *trichoderma* (h), *viscosa*, *vulgaris* — 4 *alcalina*, *capillaripes*, *citrinomarginata*, *crocata*, *elegans*, *flavescens*, *flavoalba*, *galopus*, *haematopus*, *inclinata*, *iodiolens*, *polygramma*, *sanguinolenta*, *strobilicola* — 3.5 *pseudopicta* — 2.5 *filopes* — 2 *speirea*.

T. 4 *avenacea*, *citrinomarginata*, *niveipes* — 3 *flos-nivium*, *strobilicola* — 2 *ammoniaca*, *pura* et var. *rosea* — 0.5 *haematopus*, *scabripes* — 0 pour les autres.

P. TF *pura* var. *rosea* — F *citrinomarginata*, *flos-nivium*, *scabripes*, *strobilicola* — L *galopus*, *haematopus*, *pseudopicta* — 0 pour les autres.

Nyctalis.

Ag. 0.5 *parasitica* (h).

G. 0 *parasitica* (h).

T. 0 *parasitica*.

P. 0 *parasitica*.

Omphalia.

Ag. 5 *fibula* (h) — 4 *bisphaerigera*, *graveolens* — 1 *epichysium* — 0 *oniscus*, *pyxidata* (h).

G. 5 *fibula* (h) — 4 *graveolens* — 0.5 *oniscus* — 0 *bisphaerigera*, *epichysium*, *pyxidata* (h).

T. 4 *epichysium*, *graveolens*, *oniscus*, *pyxidata* (h) — 0 *bisphaerigera*, *fibula* (h).

P. TF *oniscus* — F *epichysium*, *graveolens*, *pyxidata* (h) — 0 *bisphaerigera*, *fibula* (h).

Omphalotus.

Ag. 4 *olearius*.

G. 4 *olearius*.

T. 1 *olearius*.

P. M *olearius*.

Panellus.

- Ag. 5 *patellaris*, *serotinus*, *stipticus*.
 G. 5 *patellaris* — 4 *stipticus* — 3.5 *serotinus*.
 T. 0 *patellaris*, *serotinus*, *stipticus*.
 P. 0 *patellaris*, *serotinus*, *stipticus*.

Phaeolepiota.

- Ag. 5 *aurea*.
 G. 5 *aurea*.
 T. 0 *aurea*.
 P. 0 *aurea*.

Pleurotus.

- Ag. 4 *ostreatus*, *porrigens* — 3.5 *corticatus* — 3 *cornucopiae*, *eryngii*, *lignatilis*.
 G. 4 *cornucopiae*, *corticatus*, *lignatilis*, *ostreatus*, *porrigens* — 3 *eryngii*.
 T. 3.5 *porrigens* — 2 *porrigens* (h) — 1 *eryngii* — 0.5 *corticatus* — 0 pour les autres.
 P. F *corticatus*, *porrigens* — M *eryngii* — 0 pour les autres.

Rhodopaxillus.

- Ag. 4 *glaucocanus*, *irinus* — 3.5 *nudus* — 3 *sordidus* — 0.5 *panaeolus*.
 G. 5 *glaucocanus*, *irinus*, *nudus* — 4 *sordidus* — 1 *panaeolus*.
 T. 4 *irinus* — 3.5 *panaeolus* — 2 *sordidus* — 1 *glaucocanus* — 0 *nudus*.
 P. F *irinus*, *sordidus* — M *glaucocanus*, *nudus*, *panaeolus*.

Schizophyllum.

- Ag. 0 *commune*.
 G. 0 *commune*.
 T. 0 *commune*.
 P. 0 *commune*.

Tricholoma.

- Ag. 5 *album*, *atrosquamosum* (h), *hybridum* — 4.5 *scalpturatum* — 4 *equestre* (h) — 3 *columbetta*, *flavobrunneum*, *focale* — 2.5 *flavobrunneum* — 2 *sulfureum* — 1 *cuneifolium* — 0 *exsculptum*.
 G. 5 *atrosquamosum* (h), *hybridum* — 4.5 *columbetta* — 4 *equestre* (h), *pescaprae* — 3 *album* — 2.5 *flavobrunneum* — 2 *cuneifolium*, *sulfureum* — 1 *flavobrunneum*, *focale* — 0.5 *exsculptum* — 0 *flavobrunneum*.
 T. 0.5 *focale* — 0 pour tous les autres.
 P. L *focale* — 0 pour tous les autres.

Xeromphalina.

- Ag. 5 *campanella* (h), *fulvobulbillosa*.
 G. 5 *campanella*, *fulvobulbillosa*.
 T. 0.5 *campanella* — 0 *fulvobulbillosa*.
 P TF *campanella* — 0 *fulvobulbillosa*.

Le tableau qui suit indique, pour chacun des quatre phénols testés, les genres dont toutes les espèces essayées n'ont donné que des résultats négatifs (ou presque), ce qui est indiqué par le signe —. Lorsque le nombre d'espèces est supérieur à 1, il est précisé, entre parenthèses, à la suite du nom de genre.

Ag	G	T	P	
—	—	—	— <i>Callistosporium.</i>
—	—	—	— <i>Lepista sensu Pat.</i>
—	—	—	— <i>Nyctalis.</i>
—	—	—	— <i>Schizophyllum.</i>
—	—	—	— <i>Fayodia.</i>
—	—	—	— <i>Laccaria.</i>
		—	— <i>Clitocybula.</i>
		—	— <i>Delicatula</i> (3).
		—	— <i>Hygrophorus.</i>
		—	— <i>Leucopaxillus</i> (3).
		—	— <i>Panellus</i> (3).
		—	— <i>Phaeolepiota.</i>
		—	— <i>Rickenella.</i>
		—	— <i>Strobilurus</i> (2).
		—	— <i>Tricholoma</i> (10).
			— <i>Crinipellis.</i>
			— <i>Lyophyllum</i> (11).

III. LA DEMARCATION ENTRE TRICHOLOMATALES ET ASTEROSPORALES AGARICOIDES. RAPPORTS ENTRE CES DEUX ENSEMBLES ET D'AUTRES GROUPES DE BASIDIOMYCETES.

Le problème des rapports entre unités systématiques peut être envisagé sous plusieurs angles. On peut se borner à les comparer et, éventuellement, à les répartir en groupes d'unités proches par divers caractères. Il n'est pas rare que l'étude comparative de ces unités conduise à ranger certaines d'entre elles en ensembles d'allure au moins vaguement linéaire, que l'on appelle alors des « séries ». Si l'on considère ces séries comme des séries évolutives, c'est-à-dire présentant des types plus évolués à un bout de la série qu'à l'autre, qu'occupent des types plus primitifs, un nouveau problème se pose, à savoir celui de reconnaître le sens de l'évolution ; quel est, des deux bouts de la série, celui qui correspond aux formes les plus primitives, quel est celui qui correspond aux formes les plus évoluées ? On est naturellement tenté d'imaginer que, du moins dans ses grandes lignes, l'évolution a conduit de formes simples à des formes plus complexes ; c'est ce qu'admettait FAYOD qui, dès 1889, se préoccupait de ces problèmes phylogénétiques.

En classant « les formes..... suivant les séries naturelles qu'elles se trouvent constituer avec leurs voisines », FAYOD était arrivé à l'idée que les *Hyménomycètes agaricoïdes* à spores blanches constituent (au moins) deux séries qu'il désignait par les lettres A et B.

A l'origine de cette répartition des *Agaricinés leucosporés* en deux séries se trouve certainement le Système de FRIES. En effet, tous les champignons réputés imputrescibles, c'est-à-dire ceux des grandes divisions †††† (*Lenzites*, *Schizophyllum*) et ††† (*Panus*, *Lentinus*, *Marasmius* notamment) du tableau qui termine l'*Epicrisis* se trouvent placés dans la série (B), alors que sont rangées dans la série (A), à la seule exception du genre *Nyctalis*, toutes les coupures friésiennes de la division †† de l'*Epicrisis*, caractérisée par « *Lamellae subceratae, cum trama e pilei substantia connatae aegre scissiles* », soit *Hygrophorus*, *Lactarius*, *Russula* et *Cantharellus*. Dans ses très grandes lignes, le système de

FAYOD s'écarte cependant beaucoup de celui de FRIES par le fait que les genres constituant la grande division † d'*Epicrasis*, caractérisée par « *Lamellae membranceo-molles, in duas membranas facile scissilis, acie acuta* » ne forment pas une série indépendante, mais sont répartis entre les séries (A) et (B). C'est ainsi, par exemple, que FAYOD a rangé dans sa série (A), un genre de la division friesienne †, le genre *Amanita*, qu'il considérait comme un point culminant de cette série. FAYOD avait en effet remarqué que la trame des lames des Amanites est bilatérale, comme celle de certains Hygrophores. Aucun champignon à trame franchement bilatérale ne figure dans la série (B), qui, ayant à son origine des champignons réputés imputrescibles, se poursuivant par des champignons putrescibles, comme *Collybia* (évidemment proche de *Marasmius*), *Pleurotus* (évidemment proche de *Panus*), *Clitocybe*, *Tricholoma*, culmine dans le genre leucosporé *Lepiota* et dans le genre chromosporé *Psalliota*. On peut ajouter que, si l'on ne tient compte que des champignons vus par FAYOD, tous les membres de sa série (A) sont mésopodes.

FAYOD voyait ces séries d'*Agaricinés* issues de types primitifs dépourvus de lamelles, qui doivent être recherchés « selon toute probabilité » parmi les Corticiés (série B) et parmi les Clavaires (Série A).

Si les *Hyménomycètes* agaricoïdes touchent à d'autres ensembles d'*Hyménomycètes*, comme le croyait FAYOD, certains d'entre eux touchent à des *Basidiomycètes* gastéroïdes. FAYOD ne connaissait pas de types gastéroïdes vraiment proches des *Hyménomycètes* agaricoïdes à spores blanches; ce n'est pas étonnant car ceux-ci semblent relativement fort peu nombreux, rares ou, lorsqu'ils sont hypogés, échappent facilement.

Si l'espoir de résoudre un jour nombre de problèmes phylogénétiques est sans doute chimérique, il ne faut pas pour autant négliger ce type de réflexion, l'expérience ayant montré que des hypothèses phylogénétiques peuvent être fécondes lorsqu'elles suggèrent d'entreprendre des recherches dans des directions concrètes.

A. RAPPORTS DES ASTEROSPORALES AGARICOIDES AVEC D'AUTRES BASIDIOMYCETES.

1^o. RAPPORTS DES RUSSULACEAE AVEC DES CHAMPIGNONS GASTEROIDES.

Dès les recherches de BUCHOLTZ (1902) sur le genre gastéroïde *Elasmomyces*, il n'était plus possible de douter de l'existence de *Russulaceae* gastéroïdes. Les *Elasmomyces* sont en effet des champignons gastéroïdes stipités, qui présentent une columelle traversant la gleba de part en part, dont la chair, qui présente des amas de sphérocytes comparables à ceux des *Russulaceae*, est traversée par des laticifères et où les verrues spiniformes dont est ornée la spore sont amyloïdes. Mais, c'est à partir de MALENÇON (1931) que l'on a reconnu que d'autres champignons gastéroïdes forment une gamme continue, allant de ces types stipités que sont les *Elasmomyces* à des types au carpophore en forme de simple tubercule, plus ou moins hypogé, dont les uns présentent une columelle parfaite, c'est-à-dire traversant la gleba de part en part, alors que dans d'autres la columelle s'arrête avant d'atteindre la partie supérieure de la gleba et que, dans d'autres enfin, comme les *Hydnangium*, il n'y a plus de columelle du tout. Dans nombre de ces formes tubéroïdes, il n'y a plus de sphérocytes dans la chair, qui est entièrement filamenteuse.

Deux caractères communs à toutes ces formes gastéroïdes sont deux caractères des *Russulaceae* agaricoïdes : la forme subglobuleuse des spores et le fait

qu'elles sont toujours ornées, ce qui a valu l'étiquette *Asterospori*, proposée par QUÉLET, pour désigner l'ensemble des genres *Lactarius* et *Russula*.

En étudiant, dans plusieurs formes gastéroïdes, le comportement de la paroi sporique vis-à-vis de l'iode, MALENÇON a été amené à constater des ressemblances troublantes entre leurs spores et celles des *Russulaceae* agaricoïdes.

Chez les Russules et Lactaires, il avait remarqué l'existence d'une plage suprahilaire amyloïde, qu'il avait appelée « tache hilaire »; or il a retrouvé cette plage amyloïde dans une forme gastéroïde, tubéroïde, à columelle.

Chez plusieurs Russules, il avait noté que « les verrues apparaissent nettement constituées de deux substances se comportant différemment vis-à-vis de l'iode. L'une, formant la masse principale de la verrue, restait incolore dans le liquide de MELZER; l'autre, recouvrant plus ou moins imparfaitement la première, devenant violet-noir avec le même réactif ». Or si, chez un *Elasmomyces*, les verrues spiniformes de la spore se teintent uniformément de violet, dans d'autres formes gastéroïdes « l'iode ne colore que la moitié supérieure de ces ornements et, dans *Hydnangium carneum*..... la substance amyloïde se trouve cantonnée tout à fait à l'extrémité de chaque verrue, où elle forme un ou plusieurs globules extrêmement petits; encore, bien souvent, certaines verrues n'en portent-elles pas ».

On comprend que MALENÇON ait été conduit à admettre l'existence d'une « série », qu'il a appelée *Astérosporés*, incluant toutes les formes gastéroïdes dont il vient d'être question, et même un genre tubéroïde sans columelle, sans sphérocytes ni laticifères, dont les spores, bien qu'ornées, ne sont absolument pas amyloïdes.

Aux *Astérosporés* de MALENÇON, dont l'auteur n'a donné qu'une diagnose en langue française, correspond le taxon que R. HEIM devait considérer, un peu plus tard (1934), comme un ordre, sous la dénomination *Asterosporales*, sans en donner de diagnose. Si l'on désire qu'un nom d'ordre soit forgé à partir d'un nom de genre, on remplacera *Asterosporales* par *Russulales*, comme le font actuellement quelques auteurs.

Les recherches très approfondies, sur un riche matériel, de SINGER et SMITH, ont confirmé l'existence d'une étroite parenté entre *Russulaceae* agaricoïdes et plusieurs formes gastéroïdes. Sans nous étendre davantage sur ces dernières, nous nous bornerons à rappeler que, concernant cette parenté, deux opinions opposées ont été émises: pour HEIM, ces formes gastéroïdes sont nées de *Russulaceae* agaricoïdes, alors que, pour SINGER, elles seraient au contraire la souche des *Russulaceae* agaricoïdes, comme nombre d'autres types gastéroïdes seraient, selon le même auteur, la souche d'autres Hyménomycètes, comme par exemple, les *Thaxterogaster* seraient à l'origine des *Cortinari*.

Préoccupés par la démonstration d'une parenté entre *Russulaceae* et certains types gastéroïdes, les Mycologues ont souvent négligé de rechercher une parenté éventuelle entre les *Russulaceae* et d'autres Hyménomycètes. En 1964, ROMAGNESI a donné de précieuses indications dans cette direction, que nous allons examiner maintenant.

2°. RAPPORTS DES RUSSULACEAE AVEC D'AUTRES HYMENOMYCETES.

a. Rapports des *Russulaceae* avec d'autres Hyménomycètes agaricoïdes.

Dans aucun Hyménomycète agaricoïde autre que les *Russulaceae*, la chair ne présente la structure hétéromère caractéristique des représentants de cette dernière famille; de ce fait, la limite des *Russulaceae* est si brutale que ses

rapports avec d'autres *Hyménomycètes* agaricoïdes ne peuvent être que lointains.

A une époque où l'on ignorait que la paroi sporique est amyloïde chez certains *Hyménomycètes*, comme les *Russulaceae*, alors qu'elle ne l'est pas chez d'autres, comme les *Hygrophores*, FAYOD écrivait que les seuls *Agaricinés* « qu'on puisse comparer, soit aux Lactaires, soit aux Russules » sont des *Hygrophores*. Il est possible que cette opinion ait eu son origine dans les travaux de FRIES, d'abord parce que, dans le tableau des genres qui figure à la fin de l'*Épicrisis*, cet auteur classait les genres *Hygrophorus*, *Lactarius* et *Russula* dans un même groupe ++, caractérisé notamment par le fait que les carpophores putrescibles ont « *Lamellae subceraceae* », ensuite parce que, dans *Monogr.*, il disait de *Hygrophorus metapodius* : « *Ob carnem compactam, fractam rubentem, demumque nigrescentem, lamellis succosis, cum Russula adusta valde analogus est* ». Mais FAYOD ajoutait un argument d'ordre anatomique : selon lui, *R. adusta* « a un subhyménium si large que la trame est presque réduite à un médiostrate, et que l'on peut presque parler ici d'une trame bilatérale comme chez les *Hygrophores* ». FAYOD, qui comparait, d'une façon plus générale, les *Russula* de la section *Compactae* aux *Hygrophores*, ajoutait : « Or il est très intéressant de constater que l'*Hygrophorus caprinus* de Scopoli, qui par sa rigidité, l'épaisseur de ses lamelles jaunâtres, sa couleur grise, sa cuticule dense et son port, rappelle le plus lesdits *Russula*, possède aussi une trame à médiostrate très prononcé, composée de cellules irrégulières subsodiamétriques ». Il ajoutait prudemment : « c'est à des études à venir de sanctionner ou de rejeter cette parenté supposée ».

Il est inutile de rappeler que les *Hygrophores* à trame bilatérale s'écartent des *Russulaceae*, non seulement par la structure homéomère de la chair, par l'absence de laticifères dans celle-ci, par l'absence de cystides, mais encore par leur paroi sporique lisse et non amyloïde, comme par l'absence d'ocelle dans la spore. L'ex *Hygrophorus metapodius* se rapproche à peine plus des *Russulaceae* par sa paroi sporique amyloïde qui l'a fait transférer dans le genre *Porpoloma*, qui rassemble des champignons tricholomoïdes.

La spore des ex *Tricholoma* que sont les *Melanoleuca*, rappelle davantage celle des *Russulaceae* par le fait qu'elle est ornée de verrues amyloïdes ; on peut également noter que, si les *Russulaceae* sont dépourvues de boucles, comme FAYOD le remarquait dès 1889, les *Melanoleuca* sont dans le même cas. Mais de telles particularités peuvent difficilement être considérées comme des indices de parenté entre ces deux ensembles. L'absence de boucles correspond simplement à un niveau d'évolution et le caractère amyloïde de la paroi sporique se retrouve dans des *Hyménomycètes* fort variés. Nous pensons que les *Melanoleuca* sont sans affinité avec les *Russulaceae*. Leurs cystides sont d'un type tout différent et ils ne possèdent pas de laticifères. Leurs spores, rarement subglobuleuses, ne sont pas ocellées et les verrues de leur paroi ont une constitution différente de celle des *Russulaceae* ; tout d'abord, les verrues des *Melanoleuca* sont beaucoup plus sensibles aux lessives alcalines que celles des espèces de cette famille ; ensuite le matériau amyloïde qui les constitue n'est pas cyanophile, comme l'est celui des *Russulaceae* ; enfin, alors que le matériau amyloïde de la spore des *Melanoleuca* est transparent aux électrons, celui des *Russulaceae* se fait remarquer par une très grande opacité.

Parmi les *Hyménomycètes* agaricoïdes, les seuls genres renfermant des espèces qui possèdent des laticifères comparables à ceux des *Russulaceae* par leur contenu sont les genres *Lentinellus* et *Mycena*. Si la spore des *Mycena* de

la section *Lactipedes* est amyloïde, elle s'éloigne beaucoup de celle des *Russulaceae* par sa forme plus elliptique, par l'absence de verrues sur sa paroi et d'ocelle à son intérieur. Au contraire, la spore des *Lentinellus*, toujours amyloïde, est, comme celle des *Russulaceae*, subglobuleuse, plus ou moins ornée et ocellée.

Les *Lentinellus* présentent, en commun avec les *Russulaceae*, bien d'autres caractères que ceux que nous venons d'évoquer. La saveur des *Lentinellus* est âcre, comme l'est celle de nombreuses *Russulaceae*. Selon toute vraisemblance, cette âcreté est due au contenu de leurs laticifères, qui est sulfoaldéhyde +, comme l'est celui de nombreuses *Russulaceae* également âcres, contenu qui se présente d'ailleurs, sur le vivant, comme celui des laticifères de presque toutes les espèces de cette famille, c'est-à-dire farci d'innombrables gouttelettes fortement osmioréductrices.

Certes, il n'y a guère, parmi les *Russulaceae*, d'espèces ressemblant à des *Lentinellus*. Avec leurs vives couleurs, leurs lames non décurrentes et plus ou moins égales, les Russules s'en écartent même profondément ; mais les Lactaires sont souvent dépourvus de telles couleurs et ils ont les lames décurrentes et inégales comme les *Lentinellus*. La consistance éloigne aussi les *Russulaceae* des *Lentinellus* ; celle-ci, coriace chez les *Lentinellus*, est due, en partie, à la présence, dans leur chair, d'hyphes à paroi épaisse qui manquent chez les *Russulaceae*, dont la consistance particulière est, en partie, due à la structure hétéromère de leur chair, structure dont on ne trouve pas la moindre esquisse chez les *Lentinellus*. A cet égard il est cependant bon de rappeler, à la suite de FAYON, que si les Russules ont, dans leurs lames, une « Trame constituée surtout par des sphérocytes », celle-ci est, chez les Lactaires, « dépourvue de sphérocytes, ou ces dernières développées seulement dans le dos des lamelles », et que A. H. SMITH a signalé récemment (1977) qu'au cours de recherches effectuées en collaboration avec HESLER en vue de la préparation d'une Monographie des Lactaires d'Amérique du nord, il a été reconnu que chez un petit nombre d'espèces de Lactaires, la structure hétéromère est si rudimentaire qu'elle peut passer pour pratiquement absente ; SMITH précise que, par exemple, chez *L. subserifluus*, les groupes des sphérocytes sont absents du tissu du chapeau et du stipe, ce qui est peut-être responsable, ajoute-t-il, de la consistance dure du stipe de cette espèce.

On peut aussi objecter que si, d'une façon générale, les *Russulaceae* sont dépourvues de boucles, ce qui avait frappé FAYON, dès 1889, les *Lentinellus* sont, au contraire, abondamment bouclés. Mais nous savons qu'une telle différence peut tout simplement signifier que les *Lentinellus* sont plus primitifs que les *Russulaceae*. D'ailleurs cette différence n'est pas absolue puisque SINGER (1975) signale l'existence d'un Lactaire (*L. quercuum*) qui présente des boucles, seulement, il est vrai, dans la partie inférieure du stipe.

Pour ces raisons, nous pensons que si les ancêtres des *Russulaceae* étaient des Hyménomycètes déjà agaricoïdes, les *Lentinellus* doivent nous donner une idée de ce que furent ces ancêtres. Partant de types plus ou moins comparables aux *Lentinellus*, l'évolution qui aurait conduit aux *Russulaceae* aurait porté sur des caractères d'ordres fort variés : les uns d'ordre microscopique, d'autres relevant de l'allure générale du carpophore, d'autres enfin du mode de vie.

Au niveau des particularités microscopiques, cette évolution aurait été marquée :

par la disparition des boucles,

à l'origine de l'évolution
des Russulaceae
par la disparition des
sphérocytes

(à suivre).