

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 son GROUPE REGIONAL DE ROANNE

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

TRESORERIE :

T A R I F

	1983	1984
Abonnement France	95 F	105 F
Membre scolaire	45 F	50 F
Abonnement Etranger	115 F	140 F
Changement d'adresse, inscription ou réintégration en sus	10 F	12 F

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

SOMMAIRE

DUBOIS A. — Classification et nomenclature supragénérique des Amphibiens Anoures	270
PUISSÉGUR C. — Hybrides trispécifiques nouveaux de <i>Chrysocarabus</i> Thoms. (Coleopt. Carab.)	277
FIASSON J.-L. — Contribution synthétique à la taxinomie phylétique des Hyménoché-tacées porées d'Europe, spécialement du genre <i>Phellinus</i>	282
THELOT J.-P. — Les <i>Entomoculia</i> Croiss., de la zone calcaire du département du Var (France) (Coléoptères Staphylinidae)	300

C'est pourtant à ce prix que des réponses définitives pourront être données.

Nous considérons en conséquence au passage que la question de la distinction ou non des sous-genres *Chrysotribax* et *Dysmictocarabus* n'est aujourd'hui aucunement résolue. C'est de la multiplication et de la diversification des croisements en tous sens les concernant que pourra s'effacer l'important coefficient de subjectivité qui entre, pour le moment, dans leur évaluation.

Laboratoire de Biologie Générale, Université, 66025 Perpignan.

BIBLIOGRAPHIE

- MALAUSSA J.-C., ARMAND J. et DRESCHER J., 1981. — Hybrides nouveaux du genre *Chrysocarabus* Thoms. (*Col. Carabidae*). Bull. Soc. Ent. France, 86, 255-262.
- MALAUSSA J.-C., DRESCHER J. et ARMAND J., 1982. — État actuel des connaissances sur l'hybridation des espèces du genre *Chrysocarabus* Thoms. (*Coleoptera Carabidae*). Bull. Soc. Lin. Lyon, 2, 41-47.
- PUISSÉGUR C., 1964. — Recherche sur la génétique des Carabes (*Chrysocarabus* et *Chaetocarabus*). Vie et Milieu, suppl. n° 18, 1-288.
- PUISSÉGUR C., 1976. — Hybridations plurispécifiques expérimentales chez les *Chrysocarabus* Thoms. (*Coléopt. Carab.*). Bull. Biol. Fr. Belg., CX, 4, 315-323.
- PUISSÉGUR C. et THÉBAULT G., 1976. — Anomalies dans la reproduction et le développement de divers *Chrysocarabus* Thoms. (*Coléopt. Carab.*) non hybrides et hybrides en milieu expérimental. Bull. Biol. Fr. Belg., CX, 4, 325-331.
- PUISSÉGUR C., 1977. — Un hybride trispécifique nouveau de *Chrysocarabus* (s. str.) Thoms. (*Coléopt. Carab.*): *Cc. splendens* Oliv. × *Cc. punctatoauratus* Germar × *Cc. auro-niëns* Fabr. C.R. Ac. Sc. Paris, 284, D, 769-770.
- PUISSÉGUR C., 1979. — Premiers hybrides quadrispécifiques de *Chrysocarabus* (s. str.) Thoms. (*Coléopt. Carab.*). Bull. Biol. Fr. Belg. CXIII, 1, 71-76.
- PUISSÉGUR C., 1981. — Hybrides plurispécifiques nouveaux de *Chrysocarabus* Thoms. (*Coléopt. Carab.*). C.R. Ac. Sc. Paris, 292, III, 181-182.
- PUISSÉGUR C., 1981. — Participation de Carabes (*Coléopt. Carab.*) des Pyrénées-Orientales et des Corbières à des phénomènes d'hybridation interspécifique. 106^e Congrès national des Sociétés savantes, Perpignan, Sc., II., 307-314.

CONTRIBUTION SYNTHÉTIQUE A LA TAXINOMIE PHYLETIQUE DES HYMENOCHÉTACÉES PORÉES D'EUROPE, SÉCIELEMENT DU GENRE PHELLINUS *

par J.-L. FIASSON

Résumé. — Afin de contribuer à une classification phylogénétique des Hyménochétacées porées, la diversité des approches fut cultivée tant au stade des caractères étudiés qu'à celui du raisonnement taxinomique.

Dans une première partie l'auteur présente la famille botanique étudiée, puis son approche personnelle.

Dans une seconde partie sont exposés résultats expérimentaux et conclusions taxinomiques partielles.

— Données biochimiques :

- = distribution des styryl-pyrones dans les basidiocarpes (préliminaire : élucidation structurale de l'un de ces pigments, l'hypholomine B ; retombée : découverte de deux espèces nouvelles),
- = activités enzymatiques des mycéliums secondaires (révélées sur extraits bruts ou après électrophorèse) ;

— Données morphologiques :

- = structure macro- et microscopique des basidiocarpes,
- = type de culture et comportement nucléaire des mycéliums secondaires.

* Recherches chimiotaxinomiques sur les Champignons, 50. 49 : GLUCHOFF-FIASSON K., DEQUATRE B. et DAVID A. — Contribution à l'étude des affinités entre *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bres. et les *Bondarzewiaceae*. *Cryptogamie*, à paraître.

Dans une troisième partie est dégagée la conclusion synthétique de cette étude :

— articulation des Hyménochétacées (ales) en 3 entités *Hymenochaetaceae* (aceae), *Phaeoleae* (aceae) incluant *Coltricia*, *Phellineae* (aceae), dont la microscopie électronique précisera le niveau et les relations,

— subdivision des *Phellinus* européens en 5 (sous-) genres dont 3 (*Cyanovosporus*, *Fuscoporia*, *Ochroporus*) nouveaux.

Enfin, l'auteur situe et justifie son travail par rapport à l'étude taxinomique des Hyménochétacées considérées à l'échelle mondiale.

Summary. — This is the abstract of an essay intending to give a contribution to the knowledge of poroid Hymenochaetaceae by the elaboration of a natural, i.e. phylogenetic, classification of these fungi from a synthetic viewpoint. Different characters have been taken into account and their taxonomical implications retrieved in various ways.

In the first part the author introduces the botanical family he studies, and his personal approach of the problem.

In the second part the results obtained by different methods are reported, and the partial taxonomic conclusions that can be drawn are evidenced and discussed.

— Biochemical data:

= styrylpyrones content of the basidiocarp (150 samples corresponding to 46 species and 8 genera): this study required first of all the structural elucidation of one of these pigments, hypholomin B (that turned out to be (dihydro-7', 8'-hispidinyl)-7'-3, 8'-04 hispidin, a new dimer of hispidin), and led to the discovery of two new species: *Phellinus* (*Cyanovosporus*) *erectus* and *Ph.* (*Cyan.*) *pseudopunctatus*.

= enzymatic activities of secondary mycelia (60 strains studied) estimated either on raw extracts (19 activities) or by disk electrophoresis (6 activities): this study led to question somehow the pre-eminent systematical value —and even significance— of proteins. In actual fact secondary metabolites turned out to be, at least in this fungal group, an at least as much as efficient taxonomical tool.

— Morphological data: they have been —as well as their systematic worth— synthetically revalued:

= macro— and microscopical features of the basidiocarp (analysed on hundreds of either exsiccata or microscopic slides),

= type of culture and nuclear behaviour of secondary mycelia.

In the third part are drawn conclusions which appear as the most sound, since they emerge independantly from various data regardless of the argumentation process:

— at suprageneric level, the subdivision of the Hymenochaetaceae (ales) into 3 entities: *Hymenochaetaceae* (aceae), *Phaeoleae* (aceae) including *Coltricia*, *Phellineae* (aceae); electro-nography will make clear their level and relationships;

— at (sub)generic level, the isolation of some natural taxa: though with the reservation required by the limited geographical origin of the studied material, the 3 new (sub)genera *Cyanovosporus*, (= *Phellinus robustus* group), *Fuscoporia* (= *Ph. ferreus* group) and *Ochroporus* (= *Ph. igniarius* group) are recognized.

In the general conclusions, the author justifies his work done on european sampling as a possible model for a worldwide taxonomical study of Hymenochaetaceae (ales).

Nous publions ici le condensé d'un mémoire de Doctorat d'Etat qui a été présenté devant l'Université Lyon I; l'ensemble des résultats détaillés, et les discussions partielles correspondantes, ont déjà été publiés: cet article ne rassemble que les données et conclusions synthétiques essentielles. De même, et en raison également de la diversité des problèmes abordés et techniques utilisées, nous ne donnons ici aucun exposé méthodologique et qu'une bibliographie succincte, principalement taxinomique, renvoyant le lecteur à chacune des publications spécialisées (FIASSON *et al.*, 1977, FIASSON et BERNILLON, 1977, DAVID *et al.*, 1982, FIASSON, 1982, FIASSON et DAVID, 1983, FIASSON et BERNILLON, 1983, FIASSON, 1983 a et b).

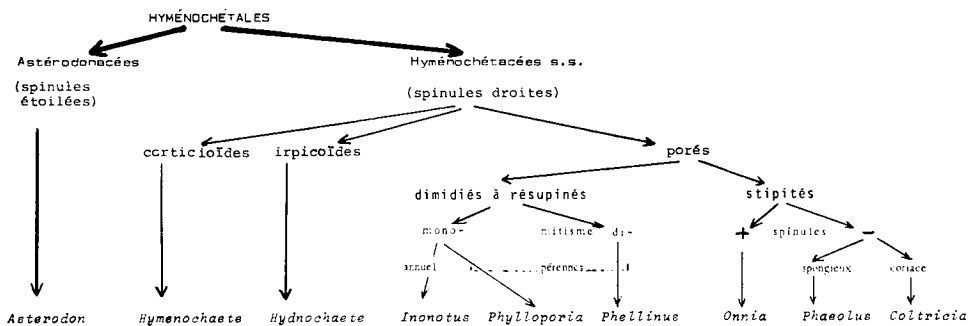
1. CADRE DE L'ÉTUDE

1.1. LES HYMÉNOCHÉTACÉES.

L'entité taxinomique « Hyménochétacées » est née à la fin du siècle dernier, lorsque PATOUILARD (1900) osa — pour l'époque, le mot n'est pas

trop fort — rassembler des Champignons de morphologie fort variée dans une même « Série des Igniaires » caractérisée principalement par la présence de *spinules*, cystides dures et aiguës à paroi fauve ou brune. Cette coloration s'étend aux parois des hyphes de la chair et s'assombrit sous l'action des alcalis (macroscopiquement le champignon noircit) : c'est la réaction xanthochroïque, qui permet de rattacher à cette Série des espèces, et même des genres, dépourvus de spinules. C'est d'ailleurs sous le nom de « Série Xanthochroïque » que les Igniaires de PATOILLARD furent acceptées par CORNER une cinquantaine d'années plus tard (1948), en même temps que DONK définissait pour elles la famille des Hyménochétacées.

D'autres traits soulignent l'homogénéité et le caractère naturel de cette famille : par exemple, l'absence constante de boucles, comme l'a démontré KÜHNER (1950 a).



H.T. 1 — Current classification of Hymenochaetales.

Telles qu'actuellement conçues (en laissant de côté le canevas récemment proposé par JÜLICH (1981), qui ne fait que reprendre sans discussion les vieilles divisions des clés de détermination pour les élever au rang de familles, et dont l'apport est donc purement nomenclatural) les Hyménochétachées s.s. comprennent principalement un genre corticioïde : *Hymenochaete*, un genre irpicoïde : *Hydnochaete* et six principaux genres porés ; parmi eux trois sont stipités, dont *Phaeolus* et *Coltricia* dépourvus de spinules, tandis que des spinules en hameçon caractérisent *Onnia*. Quant aux genres porés dépourvus de pied, les principaux sont *Inonotus* et surtout *Phellinus* ; leur discrimination repose actuellement sur le mitisme : *Inonotus* est monotique — sa chair ne contient qu'un seul type d'hyphes — alors que *Phellinus* est dimitique, possédant de hyphes squelettiques (CUNNINGHAM, 1947). D'autres critères avaient précédé le mitisme : couleur des spores (BOURDOT et GALZIN, 1928), pérennité du basidiocarpe (PILAT, 1942) et d'autres lui succéderont sans doute, car il s'avère qu'aussi bien chez *Inonotus* que *Phellinus* nombre d'espèces possèdent des hyphes intermédiaires entre génératrices et squelettiques (JAHN, 1981).

Pourquoi avoir repris l'étude taxinomique de cette famille, apparemment si bien définie et articulée ? C'est que la belle simplicité de ce schéma (H.T. 1) cache nombre de problèmes, et d'abord celui des limites même de la famille, puisque certains en excluent *Phaeolus*. Par ailleurs, de l'aveu même des Mycologues, certains genres, *Phellinus* en particulier, sont « trop

gros » : des entités infragénériques y sont quelquefois évoquées, sans être clairement définies. Mais, surtout, on a là une simple *clé de détermination*, commode mais bien loin d'une classification naturelle.

1.2. APPROCHE PERSONNELLE.

1.2.1. *Nature des caractères.*

Si notre attention de phytochimiste a été initialement attirée par la coloration des Hyménochétacées, nous avons bien vite réalisé qu'une étude taxinomique doit être conduite dans une optique *synthétique*, et ce dès la nature des caractères pris en compte : tous, depuis les morphologiques les plus « classiques » jusqu'aux biochimiques les plus sophistiqués, reflètent le génôme et méritent considération (FIASSON *et al.*, 1968). C'est pourquoi, plutôt qu'étudier un seul caractère — pigmentaire, en l'occurrence — sur le maximum d'espèces, nous avons préféré nous limiter pratiquement aux espèces porées européennes, mais en les analysant systématiquement sous divers angles.

1.2.2. *Exploitation taxinomique.*

De même, lors de l'exploitation des données, nous avons voulu utiliser les méthodes des différentes écoles de pensée (présentation française succincte dans GÉNERMONT, 1980), et c'est seulement lorsqu'elles ont conduit à une même conclusion que nous avons tenu celle-ci pour assurée.

Notre but toutefois était de contribuer à une classification phylogénétique, seule vraiment naturelle, comme WILEY (1981) en a apporté la magistrale démonstration.

2. RÉSULTATS ET DISCUSSIONS PARTIELLES

2.1. STYRYL-PYRONES DES BASIDIOCARPES.

2.1.1. *Présentation chimique.*

Lorsque nous avons abordé l'étude des pigments des basidiocarpes, on savait déjà que, dans quelques cas au moins, il s'agit de styryl-pyrones : l'hispidine (H.T. 2), comme son nom l'indique, a été découverte chez *Inonotus hispidus*. Nous avons rapidement constaté qu'elle est presque universellement présente chez les Hyménochétacées porées et qu'elle y est généralement accompagnée d'un composé plus polaire, alors inconnu mais également présent dans une Agaricale très commune, *Hypholoma fasciculare*. Par commodité c'est à partir de l'Hypholome qu'a été élucidée la structure de cette « hypholomine B » qui s'est avérée être un dimère d'hispidine (H.T. 2) (FIASSON *et al.*, 1977, FIASSON et BERNILLON, 1977).

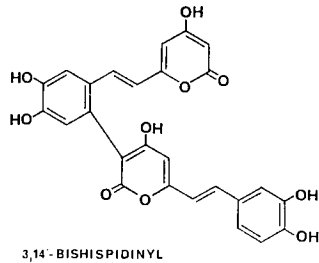
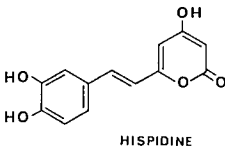
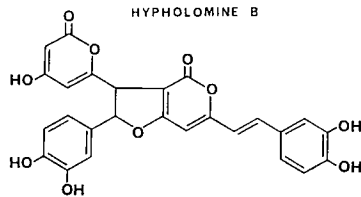
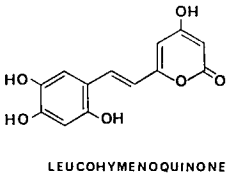
Nous avons alors fait appel à la collaboration d'un biochimiste allemand, le Professeur STEGLICH, et lui-même a élucidé la structure de deux autres styryl-pyrones d'Hyménochétacées : le leucohyménoquinone à partir d'*Hymenochaete mougeotti* (KLAAR et STEGLICH, 1977 *a*) et la 3,14'-bishispidinyl à partir de *Phellinus pomaceus* (KLAAR et STEGLICH, 1977 *b*), espèce qui doit maintenant être désignée *Ph. tuberculosus* (NIEMELA, 1982).

2.2.1. *Distribution* (FIASSON, 1982).

La structure des quatre principales styryl-pyrones (H.T. 2) des Hyménochétacées ainsi acquise, restait à en déterminer la distribution. Il faut d'abord

souligner que, bien qu'ayant analysé de très nombreuses Aphyllophorales (par exemple FIASSON et DAVID, 1977), nous n'y avons jamais rencontré de styryl-pyrones hors des Hyménochétacées : ces molécules ont donc la même distribution, et par conséquent la même signification taxinomique, que les spinules ; ainsi *Phaeolus schweinitzii* est-il incontestablement membre des Hyménochétacées, bien qu'il y soit le seul à produire une pourriture rouge du bois : malgré cette particularité, s'il avait des spinules nul ne discuterait sa position, or les styryl-pyrones ont ici la même valeur.

Pour ce qui est des Hyménochétacées indiscutées, l'analyse d'environ 150 échantillons européens (ainsi d'ailleurs que d'une centaine de récoltes exotiques de détermination moins assurée) conduit à reconnaître cinq profils pigmentaires : hispidine et leucohyménoquinone ; hispidine seule ; hispidine accompagnée de ses deux dimères, ou d'hypholomine B seulement, ou de 3,14'-bishispidinyl seulement (H.T. 3).



H.T. 2 — The 4 main styrylpyrones found in Hymenochaetaceae.

La leucohyménoquinone caractérise *Hymenochaete*, l'hispidine seule *Phaeolus* ; les trois profils à hispidine et ses dimères se rencontrent indifféremment chez les autres genres porés. Cette distribution, coïncidant avec les particularités morphologiques d'*Hymenochaete* (basidiocarpe en croûte) et physiologiques de *Phaeolus* (pourriture rouge) suggère la division de la famille en trois entités de même niveau, tribus par exemple (FIASSON, 1983 a) — ou la reconnaissance au sein des Hyménochétales (OBERWINKLER, 1977) des trois familles *Hymenochaetaceae*, *Phaeolaceae*, *Phellinaceae* de JÜLICH (1981), mais profondément émondées (FIASSON, 1983 b).

Par contre, le profil pigmentaire ne discrimine pas, en particulier, *Inonotus* et *Phellinus*. Toutefois, au niveau infragénérique, la distribution des pigments isole des entités déjà plus ou moins reconnues par les Mycologues, par exemple au sein des *Phellinus* le groupe de *Ph. igniarius* (H.T. 4) : mais la définition est ici bien tranchée, alors que la position de *Ph. nigrolimitatus* et de *Ph. pini* était jusqu'alors discutée.

Grands profils pigmentaires des Hyménochétacées

Leucohyménoquinone Hispidine Hypholomine B et/ou
3,14'-bishispidinyl

<i>Hymenochaete</i>	+	+	-
<i>Phaeolus</i>	-	+	-
<i>Inonotus</i>	-	+	+
<i>Onnia</i>	-	+	+
<i>Phellinus</i>	-	+	+

H.T. 3 — The 3 main styrylpyrones patterns of Hymenochaetaceae.

2.1.3. Mise en lumière d'espèces nouvelles (DAVID *et al.*, 1982).

Phellinus robustus et *Ph. punctatus* paraissaient pigmentairement hétérogènes, mais à regarder de près les échantillons « aberrants » ils différaient des « normaux » par d'autres caractères : alors que les cultures de *Ph. robustus* sont très appliquées et colorées celles des échantillons anormaux

Profils pigmentaires des *Phellinus* européens

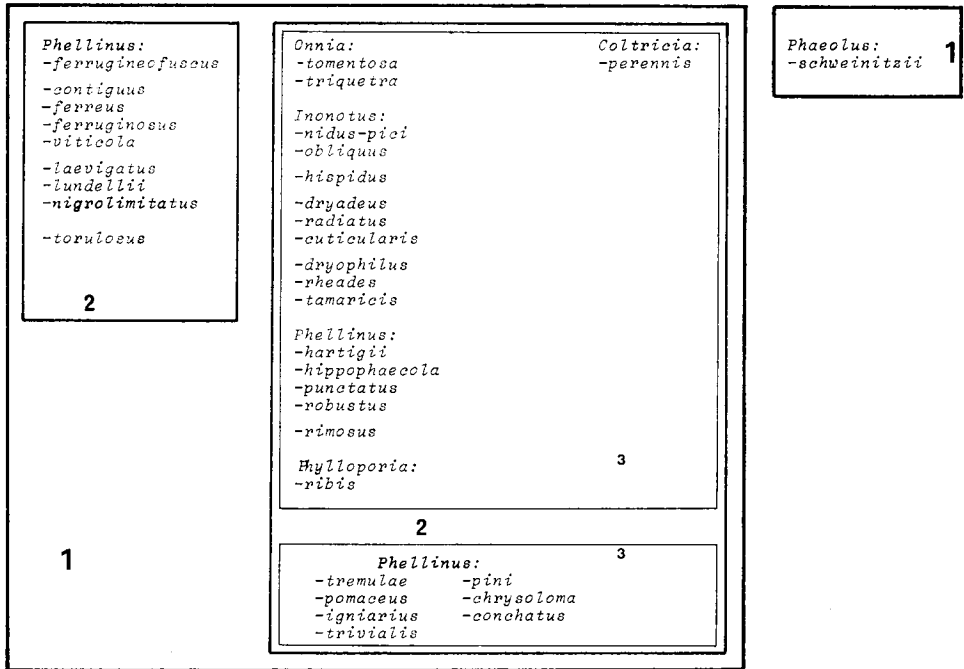
Hypholomine B Hispidine 3,14'-bishispidinyl

<i>Ph. torulosus</i> ★	+	+	+
<i>Ph. pini</i> ★	+	+	+
<i>Ph. chrysoloma</i> ★	+	+	+
<i>Ph. conchatus</i>	+	+	-
<i>Ph. robustus</i> ★	+	+	+
<i>Ph. erectus</i>	+	+	-
<i>Ph. hartigii</i>	+	+	±
<i>Ph. pseudopunctatus</i>	+	+	-
<i>Ph. punctatus</i>	+	+	-
<i>Ph. contiguus</i>	+	+	-
<i>Ph. ferreus</i>	+	+	-
<i>Ph. ferruginosus</i>	+	+	-
<i>Ph. viticola</i>	+	+	-
<i>Ph. ferrugineofuscus</i> ●	-	+	+
<i>Ph. igniarius</i> ●	-	+	+
<i>Ph. laevigatus</i> ●	-	+	+
<i>Ph. lundellii</i> ●	-	+	+
<i>Ph. nigrolimitatus</i> ●	-	+	+
<i>Ph. pomaceus</i> ●	-	+	+
<i>Ph. tremulae</i> ●	-	+	+
<i>Ph. trivialis</i> ●	-	+	+

H.T. 4 — The 3 styrylpyrones patterns of european *Phellinus*.

étaient beaucoup plus aériennes et claires ; l'inverse chez *Ph. punctatus* ; dans les deux cas les échantillons anormaux présentaient des spinules, alors que les individus typiques en sont dépourvus. Ainsi a-t-il été possible de mettre en lumière deux espèces nouvelles : *Ph. erectus* morphologiquement très proche de *Ph. robustus* et *Ph. pseudopunctatus* macroscopiquement identique à *Ph. punctatus*. Nous sommes persuadé que, de même, l'actuel *Ph. hartigii* renferme au moins deux espèces (H.T. 4).

Subdivision progressive des Hyménochétacées porées d'Europe
d'après les caractères de leurs basidiocarpes



H.T. 5 — Progressive subdivision of european poroid Hymenochaetaceae according to the botanical features of their basidiocarps.

2.2. CARACTÈRES BOTANIQUES (ÉTUDE TAXIMÉTRIQUE) (FIASSON et DAVID, 1983).

En raison de la discordance entre distribution pigmentaire au sein des Hyménochétacées porées et distinction générique en vigueur, nous avons réexaminé les bases de celle-ci, c'est-à-dire les données morphologiques.

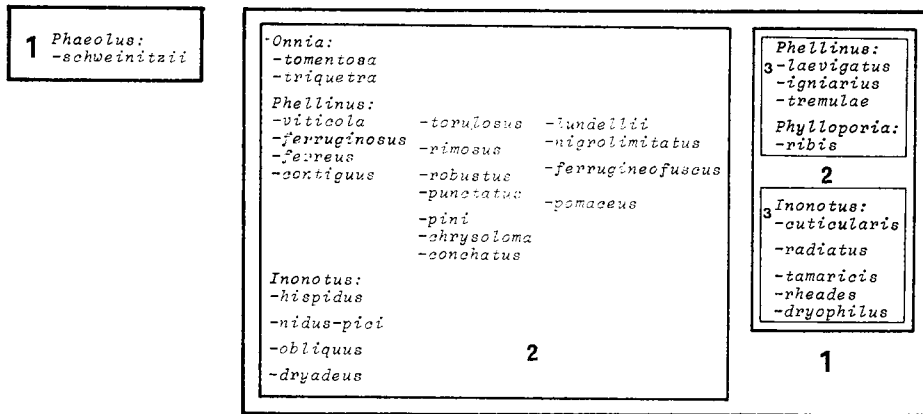
2.2.1. Caractères des basidiocarpes.

L'analyse a porté sur la distribution d'une vingtaine de caractères, certains classiques comme le port, le mitisme, d'autres d'introduction plus récente comme l'orientation des hyphes (NIEMELA, 1972). Les caractères des revêtements furent également pris en compte (le codage des espèces résupinées posant évidemment problème) : le chapeau est recouvert d'un tricho-

derme, qui chez les espèces dites « duplex » devient aussi épais que la chair ; chez la plupart des *Phellinus* une croûte dure se différencie sous le trichoderme, qui disparaît du champignon âgé. Furent aussi intégrés les caractères des spinules (normales, enfouies, géantes...) et ceux des spores : couleur, profil, colorabilité. Enfin fut inclus un caractère décrit voici longtemps (CUNNINGHAM, 1947) mais jamais systématiquement exploité chez les Hyménochétaécées : l'aspect en réseau plus ou moins net, jusqu'au « nid d'abeille », de l'hyménium observé de face au microscope.

Les données, après analyse multivariée, fournissent la distribution présentée H.T. 5. Les groupes progressivement individualisés le sont par classification automatique *, qui prend en compte l'information totale, pas seulement celle portée par les deux premiers facteurs : cette présentation est donc beaucoup plus informative que les plans factoriels F1 × F2 généralement publiés. *Phaeolus schweinitzii* s'isole immédiatement, mais les groupes apparus ensuite correspondent, non aux genres en vigueur, mais à des subdivisions de *Phellinus*. En d'autres termes, les espèces dites dimitiques, actuellement réunies dans le seul genre *Phellinus*, présentent une diversité phénétique bien supérieure à celle de l'ensemble des espèces monomitiques pour lesquelles le découpage en quatre genres *Coltricia*, *Phylloporia*, *Onnia*, *Inonotus* est indiscuté ; cette analyse souligne donc la nécessité de subdiviser *Phellinus* et fournit une esquisse de ce démembrement.

Subdivision progressive des Hyménochétaécées porées d'Europe
d'après leurs caractères mycéliens



H.T. 6 — Progressive subdivision of european poroid Hymenochaetaceae according to the botanical features of their secondary mycelia.

2.2.2. Caractères des mycéliums (H.T. 6).

Par ses cultures également, *P. schweinitzii* s'oppose à l'ensemble des autres Hyménochétaécées porées. Parmi ces dernières, le découpage obtenu à partir des caractères mycéliens coïncide, non avec le sectionnement générique, mais avec des entités infragénériques reconnues par ailleurs : groupes de *Ph. igniarius*, d'*I. rheades*.

* Programme R. FAGES, Lyon-I.

2.3. ENZYMES DES MYCÉLIUMS (FIASSON et BERNILLON, 1983).

Après la distribution des pigments des basidiocarpes, nous avons étudié celle de certaines enzymes dans les mycéliums : si les techniques sont bien différentes, l'idée est toujours la même puisque dans l'un et l'autre cas il s'agit de caractériser des protéines spécifiques *via* les produits des réactions qu'elles catalysent.

Répartition des Hyménochétacées porées d'Europe en trois groupes d'après leurs activités enzymatiques mycéliennes

I (activités faibles)	II (activités moyennes)	III (activités fortes)
<i>Coltricia:</i> - <i>perennis</i>		
<i>Inonotus:</i> - <i>cuticularis</i> - <i>dryadeus</i> - <i>radiatus</i>	<i>Inonotus:</i> - <i>hispidus</i> - <i>nidus-pici</i> - <i>tamaricis</i>	<i>Inonotus:</i> - <i>dryophilus</i> - <i>rheades</i>
	<i>Onnia:</i> - <i>tomentosa</i> - <i>triquetra</i>	
	<i>Phaeolus:</i> - <i>schweinitzii</i>	
<i>Phellinus:</i> - <i>erectus</i> - <i>hartigii</i> - <i>pseudopunctatus</i> - <i>punctatus</i> - <i>robustus</i> - <i>ferruginosus</i>	<i>Phellinus:</i> - <i>contiguus</i> - <i>ferreus</i> - <i>viticola</i> - <i>ferrugineofuscus</i> - <i>torulosus</i>	<i>Phellinus:</i> - <i>chrysoloma</i> - <i>conchatus</i> - <i>pini</i> - <i>igniarius</i> - <i>laevigatus</i> - <i>lundellii</i> - <i>nigrolimitatus</i> - <i>pomaceus</i> - <i>rhamni</i> - <i>tremulae</i> - <i>trivialis</i>
		<i>Phylloporia:</i> - <i>ribis</i>

H.T. 7 — Distribution of european poroid Hymenochaetaceae into 3 groups according to their mycelia enzymatic activities.

2.3.1. Révélations globales.

Dans un premier temps furent utilisées les plaquettes API-ZYM commercialisées pour l'identification bactériologique de routine : le broyat acellulaire est réparti entre 20 godets, et les couleurs qui se développent après incubation permettent d'apprécier les différentes activités.

L'analyse répartit les échantillons en trois groupes (H.T. 7) qui à nouveau ne correspondent pas au découpage générique puisque dans chacun se retrou-

vent des *Inonotus* aussi bien que des *Phellinus*. Par contre, les représentants d'un genre donné rassemblés dans un même groupe correspondent généralement aux entités infragénériques déjà reconnues.

Toutefois, la technique API-ZYM présente deux limitations : d'une part, mise au point pour la bactériologie, elle révèle des activités dont la moitié s'est montrée sans intérêt pour l'étude des champignons lignivores, et symétriquement manquent des enzymes qui seraient ici intéressantes, phénoloxydases par exemple. D'autre part, une même activité peut être le fait de protéines génétiquement différentes : les risques de convergences sont élevés.

Division des Hyménochétacées porées d'Europe en trois groupes
d'après les électrophorèses d'extraits mycéliens

Groupe I	Groupe II	Groupe III
<i>Phaeolus:</i> - <i>schweinitzii</i>	<i>Coltricia:</i> - <i>perennis</i>	
	<i>Onnia:</i> - <i>tomentosa</i> - <i>triquetra</i>	
	<i>Phylloporia:</i> - <i>ribis</i>	
<i>Inonotus:</i> - <i>hispidus</i> - <i>radiatus</i> - <i>dryadeus</i> - <i>radiatus</i> - <i>nidus-pici</i> - <i>cuticularis</i> - <i>obliquus</i> - <i>dryophilus</i> - <i>rheades</i> - <i>tamaricis</i>	<i>Phellinus:</i> - <i>torulosus</i> - <i>erectus</i> - <i>hartigii</i> - <i>pseudopunctatus</i> - <i>punctatus</i> - <i>robustus</i>	<i>Phellinus:</i> - <i>chrysoloma</i> - <i>pini</i> - <i>conchatus</i> - <i>igniarius</i> - <i>laevigatus</i> - <i>lundellii</i> - <i>nigrolimitatus</i> - <i>pomaceus</i> - <i>rhamni</i> - <i>tremulae</i> - <i>trivialis</i> - <i>ferrugineofuscus</i> - <i>contiguus</i> - <i>ferreus</i> - <i>ferruginosus</i> - <i>viticola</i>

H.T. 8 — Division of european poroid Hymenochaetaceae into 3 groups according to the disk electrophoresis pattern of their mycelial extracts.

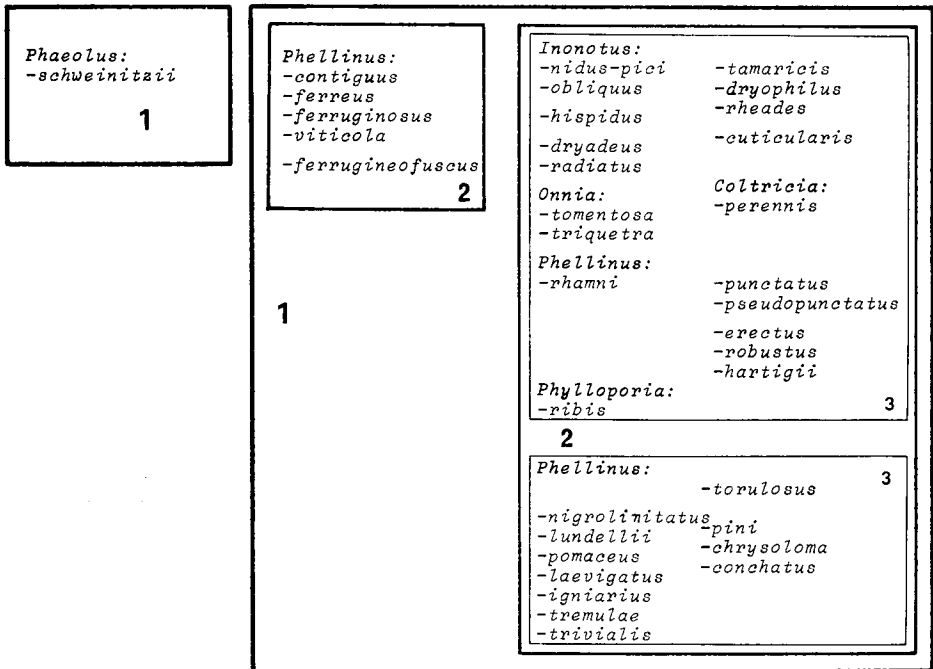
2.2.2. Individualisation électrophorétique.

Les cinq activités apparues taxinomiquement les plus significatives au niveau des extraits bruts, ainsi que les phénoloxydases, furent donc localisées sur colonne d'électrophorèse. Les résultats furent assez complexes à dépouiller : jusqu'à 15 bandes pour une même activité sur l'ensemble de l'échantillonnage, jusqu'à 7 pour un même échantillon. Aucune bande, ni par sa présence, ni par son absence, n'est caractéristique d'une espèce ou d'un genre, à l'exception d'une bande β -galactosidasique qui n'est absente que de *P. schweinitzii*.

Le dépouillement mathématique des données conduit à la division en trois groupes présentée H.T. 8, relativement décevante puisqu'elle ne fait

que confirmer, sans les affiner, les constatations antérieures : isolement de *P. schweinitzii*, sectionnement de *Phellinus*, le groupe de *Ph. robustus*, ainsi d'ailleurs que *Ph. torulosus*, ne se séparant pas du « pool » monomitique. Par comparaison, les métabolites secondaires que sont les styryl-pyrones s'étaient montrés largement aussi informatifs, pour un travail analytique bien moins lourd et une identification bien plus aisée et assurée : la vogue que connaissent « parce que plus près du génôme » les protéines auprès des chimiotaxinomistes s'avère, au moins dans ce cas, tout à fait injustifiée (FIASSON, 1983 a).

Subdivision progressive des Hyménochétacées porées européennes
d'après l'analyse synthétique de leurs divers caractères



H.T. 9 — Progressive subdivision of european poroid Hymenochaetaceae according to the synthetic analysis of their various characters.

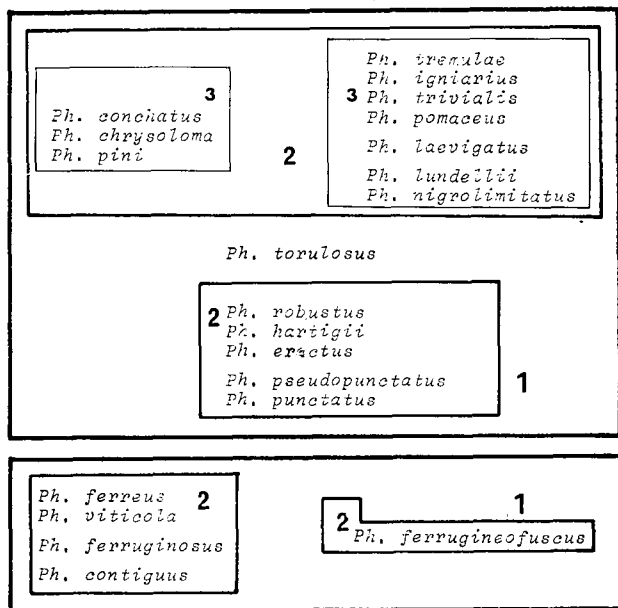
2.4. SYNTHÈSE DES DONNÉES (FIASSON, 1983 a).

Ayant ainsi accumulé diverses données, nous en avons réalisé la synthèse, en y ajoutant un nouveau caractère : le comportement nucléaire du mycélium secondaire, déjà étudié chez les Hyménochétacées par KÜHNER (1950 b). Trois comportements peuvent être reconnus, binucléé (*Ph. torulosus* et les *Phellinus* du groupe de *Ph. ferreus*, à petites spores allantoïdes), oligonucléé (*Ph. ferrugineofuscus*, *Ph. nigrolimitatus*, *Ph. tremulae*), cénocytique (de très loin le plus répandu).

2.4.1. Analyse taximétrique de l'ensemble de l'échantillonnage.

Le H.T. 9 présente la distribution des 36 espèces européennes pour lesquelles nous disposons de données complètes — portant sur 20 caractères. On retrouve bien sûr les conclusions des analyses partielles antérieures, en plus net, plus affiné et plus assuré (l'addition de caractères non morphologiques « diluant » par exemple le biais introduit au niveau du codage des revêtements des espèces résupinées) : isolement immédiat de *P. schweinitzii* puis ségrégation de groupes ne coïncidant pas avec les genres en vigueur mais correspondant à des subdivisions de *Phellinus*, le premier à s'individualiser étant celui de *Ph. ferreus* tandis que, symétriquement, celui de *Ph. robustus* reste le dernier mêlé aux espèces monomitiques.

Subdivision progressive des *Phellinus* européens
d'après l'analyse synthétique de leurs caractères



H.T. 10 — Progressive subdivision of european *Phellinus* according to the synthetic analysis of their various characters.

2.4.2. Analyse taximétrique des *Phellinus* seuls (H.T. 10).

Celle-ci conduit enfin à une structure nette ; la classification automatique TAXI n'a fait que confirmer les regroupements flagrants dès F1 × F2, ce qui est très bon signe.

Ph. ferrugineofuscus, correspondant au sous-genre *Phellidium* de KOTLABA (1968) s'isole rapidement ; nous avons réactivé le nom de *Fuscoporia* Mur. pour le groupe de *Ph. ferreus* et celui d'*Ochroporus* Schr. pour le complexe de *Ph. igniarius* ; pour le groupe de *Ph. robustus* aux spores oblongues et cyanophiles nous avons proposé la dénomination *Cyanovosporus* (FIASSON

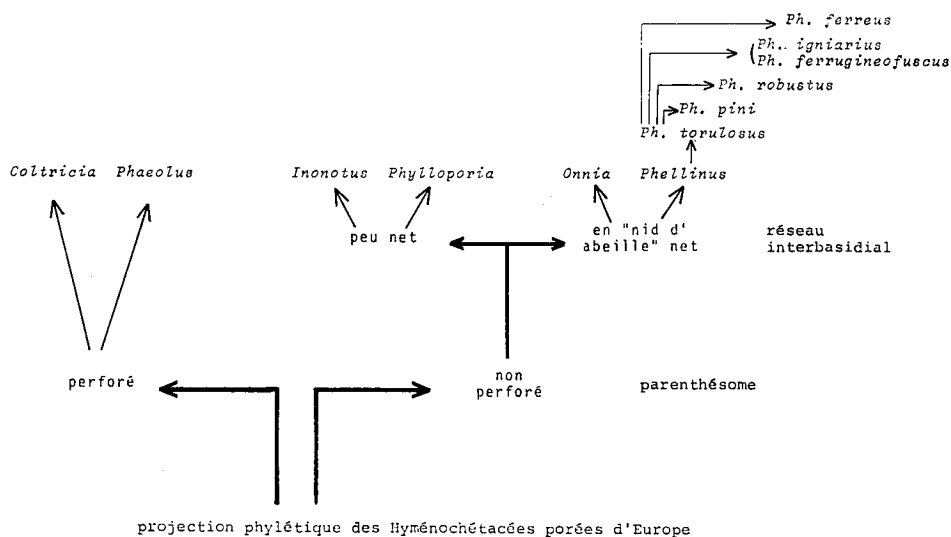
et DAVID, 1983, FIASSON, 1983 a). Par chance, l'espèce-type du genre, celle qui doit quoi qu'il arrive conserver le nom de *Phellinus*, est *Ph. torulosus* qui se retrouve dans le résidu indifférencié.

3. TENTATIVE DE RECONSTITUTION PHYLÉTIQUE (FIASSON, 1983 a, b)

La taximétrie ayant ainsi conduit à un certain découpage, aux niveaux tant infrafamilial qu'infragénérique, nous avons eu l'ambition de passer du statique au dynamique, c'est-à-dire de tenter la reconstitution de leur arbre généalogique. A côté d'autres méthodes plus intuitives, nous avons mis en œuvre la projection phylétique de WAGNER (WILEY, 1981).

La précision de l'arbre généalogique obtenu (FIASSON, 1983 a, annexe 7 ; FIASSON, 1983 b) ne doit pas faire illusion : une bonne part de l'information injectée est fort subjective. De plus, cette reconstitution est basée sur un échantillonnage européen alors que les cladogenèses extrapolées ont fort bien pu se dérouler hors d'Europe. Nous sommes persuadé, toutefois, que ce diagramme est *au pire* l'équivalent des premières phylogénèses d'Equidés, reconstituées à partir de fossiles européens qui représentaient, non une série évolutive, mais des vagues successives d'immigrants : si le détail des filiations était inexact, les directions évolutives dégagées étaient les bonnes.

Le H.T. 11 présente une version simplifiée, seulement qualitative, mais assurée, de cet arbre généalogique.



H.T. 11 — Phyletic groundplan of european poroid Hymenochaetaceae (simplified).

3.2. CLASSIFICATION PHYLOGÉNÉTIQUE DES HYMÉNOCHÉTACÉES PORÉES.

3.2.1. *Au niveau infrafamilial* nous proposons une première division des Hyménochétacées porées en deux phylums (H.T. 12). Tout au long des diverses analyses *Phaeolus* s'est montré très différent des autres genres porés. Cependant, le critère choisi pour opérer cette première dichotomie a été l'aspect microscopique de l'hyménium : l'absence complète de réseau

chez *Coltricia* comme chez *Phaeolus* conduit à rassembler ces deux genres dans une même tribu des Phéolées, s'opposant aux autres genres porés, à réseau plus ou moins net, qui constituent la tribu des Phellinées (FIASSON, 1983 a). Si l'on préfère voir en ces entités des familles (ce qui est fort subjectif, le seul élément objectif d'appréciation étant la distribution des types de parenthésomes dans les genres non porés, qui reste à déterminer : FIASSON, 1983 a), les Phéolacées et Phellinacées de JÜLICH (1981) doivent être fortement émendées (FIASSON, 1983 b). Cette division peut paraître fort surprenante : *Coltricia* ne s'éloignait jamais, dans les diverses analyses, des autres genres porés ; nous aurions pu choisir un autre critère — et même dû le faire, d'après les résultats taximétriques (critique de la méthode taximétrique dans FIASSON, 1983 a) —, type de pourriture par exemple, et *Coltricia* serait resté dans les Phellinées. Mais les analyses taximétriques ont été conduites sans pondération des caractères, et un trait intime de l'appareil reproducteur nous a paru particulièrement significatif. Cette division intuitive s'est vue étayée par l'observation de parenthésomes non perforés chez *Inonotus*, *Onnia* et *Phellinus*, alors que *Coltricia* et *Phaeolus* présentent des parenthésomes perforés, cas normal des cloisons d'Homobasidiés.

Parenthésome	perforé	non perforé
Réseau interbasidial	très peu net	+ nettement en "nid d'abeille"
	<i>Phaeolus</i> <i>Coltricia</i>	<i>Inonotus</i> <i>Onnia</i> <i>Phellinus</i> <i>Phylloporia</i>
	PHAEOLEES	PELLINEES

Distribution des Hyménochétacées porées en deux tribus

H.T. 12 — Dichotomy of poroid Hymenochaetaceae (ales).

C'est donc également sur l'aspect microscopique de l'hyménium qu'est basée la dichotomie suivante, au sein des Phellinées : les genres à réseau peu net, *Inonotus* et *Phylloporia*, s'opposant à ceux dont l'hyménium est en nid d'abeilles flagrant, *Onnia* et *Phellinus* (FIASSON, 1983 a) : tribus *Inonoteae* et *Phellineae* émend. si l'on admet une famille *Phellinaceae* (FIASSON, 1983 b) (H.T. 13).

3.2.2. Au niveau infragénérique, en se limitant à *Phellinus*, y apparaissent plusieurs lignées évolutives auxquelles on peut accorder valeur de sous-genres (FIASSON, 1983 a) ou — ne serait-ce que pour être plus « provocant » et mieux susciter de nouvelles recherches — de genres (FIASSON, 1983 b).

Réseau
interbasidial

"nid d'abeille"
net

diffus

Phellinus
Onnia

Inonotus
Phylloporia

PELLININEES

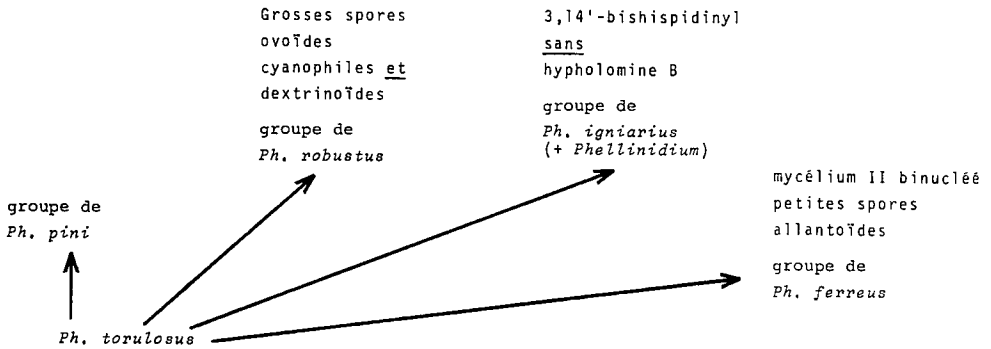
INONOTINEES

Subdivision des Phéllinées

H.T. 13 — Dichotomy of Phellineae (aceae).

Le H.T. 14 montre que les *Phellinus* européens se répartissent sur quatre rameaux divergeant à partir d'un ancêtre très proche de l'actuel *Ph. torulosus*, indifférencié par nombre de caractères :

— le groupe de *Ph. robustus* (*Cyanovosporus* *), aisément caractérisé par ses grosses spores rondes, cyanophiles et dextrinoïdes ; ce groupe est le plus original et « le moins *Phellinus* des *Phellinus* » (sur le cladogramme détaillé : FIASSON, 1983 a, b, il apparaît avant *Ph. torulosus*) : ceci est corroboré par un caractère non pris en compte ici : son dimitisme est particulièrement peut net (JAHN, 1981, NIEMELA et KOTIRANTA, 1982) ;



Grandes lignes évolutives des *Phellinus* européens

H.T. 14 — Main evolutionary lines of european *Phellinus*.

— l'ensemble *Phellinidium* (*Ph. ferrugineofuscus*, immédiatement isolé par ses hyphes squelettiques sétoides) + *Ochroporus*, ensemble défini par son profil pigmentaire : hispidine et 3,14'-bishispidinyl sans hypholomine B ; *Ochroporus* (groupe de *Ph. igniarius*) peut à son tour être divisé en deux lignées d'après l'orientation des hyphes du basidiocarpe (FIASSON, 1983 a) ;

* élevé au rang générique sous un nom plus court et évoquant *Phellinus* (FASSON, 1983 b).

— le groupe de *Ph. ferreus* (*Fuscoporia*), caractérisé par ses petites spores allantoides, son mycélium secondaire binucléé et ses carpophores généralement résupinés ;

— enfin, le résidu (*Phellinus* s.s.), défini négativement et donc paraphylétique, non naturel ; toutefois, à côté d'espèces qui ne s'y trouvent que dans l'attente de leur propre (sous-)genre, tout le complexe de *Ph. rimosus* par exemple (KOTLABA et POUZAR, 1978), on y trouve, effectivement très proche de *Ph. torulosus*, le complexe *Ph. conchatus/Ph. pini* (= *Phellinus sensu strictissimo*) : la présence de cristaux sur les hyphes de l'orée des tubes chez *Ph. torulosus* et *Ph. pini* (NIEMELA, *in litt.*) corrobore le caractère naturel du rapprochement de ces deux espèces, qui constituent les « *Phellinus* les plus vrais ».

3.3. AFFINITÉS DES HYMÉNOCHÉTACÉES.

Ayant ainsi ébauché la reconstitution d'un arbre généalogique, il est tentant de s'interroger sur son enracinement : dans cette recherche des familles affines, les traits les plus caractéristiques des Hyménochétacées : spinules et styryl-pyrones, constituent des « signes de piste » privilégiés.

Pour ce qui est des spinules, des éléments d'apparence voisine sont connus de certains Marasmes, mais nombre de Mycologues ne voient là qu'une convergence.

Quant aux styryl-pyrones, elles ne sont connues, hors des Hyménochétacées, que chez certaines Strophariacées (GLUCHOFF-FIASSON, 1979). Leur biosynthèse y présente quelques particularités, mais rien qui s'oppose à un rapprochement avec les Hyménochétacées. Les Strophariacées à styryl-pyrones sont lignicoles, provoquent une pourriture blanche du bois et présentent une réaction xanthochroïque, tout comme les Hyménochétacées. Il paraît toutefois téméraire de rapprocher ces dernières d'une famille d'Agaricales aux hyphes régulièrement bouclées, aux spores colorées et porteuses d'une différenciation apicale — donc très évoluées de leur côté — et aux fructifications angiocarpes, ce qui les éloigne des Hyménochétacées à hyménium constamment nu. De plus, toutes les Strophariacées ne produisent pas de styryl-pyrones : on peut certes envisager une régression, ou mettre en cause leur monophylétisme ; sinon, si ces pigments sont apparus au sein de cette famille, si elle ne les a pas possédés dès l'origine, ils sont sans signification quant à ses affinités. La même question se pose d'ailleurs à propos de l'habitat lignicole (KÜHNER 1980).

Tout bien pesé, et pour le moment du moins (quelle est, par exemple, l'ultrastructure des cloisons des Strophariacées ?), il paraît plus prudent de ne voir dans la présence de styryl-pyrones à la fois chez les Hyménochétacées et certaines Strophariacées qu'une simple convergence, née probablement de l'habitat lignicole ?

4. CONCLUSION

Nous nous sommes efforcés d'avoir « synthétisme » pour mot-clé de cette étude des Hyménochétacées porées d'Europe, et ce tant au niveau des caractères pris en compte (la gamme la plus large qui fut à notre portée, sans préjugé envers tout caractère « dépassé » ou « illusoirement à la mode ») que du mode de raisonnement lors de leur exploitation taxinomique (phénétiste aussi bien que cladistique).

Certaines conclusions, se dégagent indépendamment de diverses données, et ce quelle que soit la démarche intellectuelle, apparaissent donc assurées. Il s'agit, d'une part, de l'articulation des Hyménochétacées (ales) porées en deux entités (infra) familiales, Phéolées (acées) et Phellinées (acées), les Hyménochétacées (acées) s'ajoutant aux deux taxons porés. D'autre part, certaines entités infragénériques s'individualisent nettement et peuvent donc être considérées comme des taxons naturels : la plupart étaient déjà connus des Mycologues, mais notre approche permet de les définir et de les délimiter de façon plus nette, ainsi que d'apprécier leur degré d'originalité, et leur position relative. Ainsi, avec les restrictions qu'exige l'origine géographique limitée du matériel étudié, avons-nous pu décrire trois (sous-) genres qui, s'ajoutant aux *Phellinus* s.s. et à *Phellinidium*, représentent l'articulation de l'ensemble des *Phellinus* européens : *Cyanovosporus* (groupe de *Ph. robustus*), *Fuscoporia* (groupe de *Ph. ferreus*) et *Ochroporus* (groupe de *Ph. igniarius*, dont *Phellinidium* pourrait n'être qu'une subdivision).

On pourrait certes s'interroger sur la valeur de conclusions reposant sur un échantillonnage limité à l'Europe : mais nous sommes assuré que notre étude fournit *au moins* un « modèle », un prototype de ce qu'apportera la connaissance exhaustive des Hyménochétacées à l'échelle mondiale, pourvu qu'elle soit taxinomiquement exploitée dans un esprit synthétique.

REMERCIEMENTS

Ce travail n'aurait pas été possible sans les nombreux échantillons que nous ont transmis, en particulier, les Dr A. DAVID (Lyon), F. KOTLABA (Tchécoslovaquie) et T. NIEMELA (Finlande). N. GAUTIER et D. CHEYSSEL (Biométrie, Lyon-I) ont effectué les analyses mathématiques et en ont guidé le dépouillement. J. BERNILLON et B. DEQUATRE (Mycologie, Lyon-I) nous ont apporté leur aide technique à diverses étapes de cette étude.

Equipe de Mycochimie
Laboratoire de Mycologie associé au C.N.R.S. (L.A. 44)
Département de Biologie Végétale
Université Claude-Bernard Lyon-I
43, bd du 11-Novembre-1918 - F 69622 Villeurbanne Cedex

BIBLIOGRAPHIE

- BOURDOT H. et GALZIN A., 1928. — *Hyménomycètes de France*, Lechevalier, Paris, 761 pp.
- CORNER E.J.H., 1948. — *Asterodon*, a clue to the morphology of fungus fruitbodies; with notes on *Asterostroma* and *Asterostromella*. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 31, 234-245.
- CUNNINGHAM G.H., 1947. — Notes on classification of the Polyporaceae. *New Zeal. J. Sc. Tech.*, 28 A, 238-251.
- DAVID A., DEQUATRE B. et FIASSON J.L., 1982. — Two new mediterranean *Phellinus* with globose, cyanophilous spores. *Mycotaxon*, 14, 160-174.
- DAVID A. et FIASSON J.L., 1977. — Spécification dans le genre *Gloeophyllum* Karst. (*Polyporaceae*): utilisation des pigments, recherche d'enzymes, interfertilités. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, 46, 304-320.
- DONK M.A., 1948. — Notes on Malesian Fungi I. *Bull. Bot. Gdns. Buitenzorg*, III, 17, 473-482.
- FIASSON J.L., 1982. — Distribution of Styrylpyrones in the Basidiocarps of various Hymenochaetaeae (Aphyllophorales, Fungi). *Biochem. Syst. Ecol.*, 10, 289-296.
- FIASSON J.L., 1983 a. — *Contribution synthétique à la taxinomie phylétique des Hyménochétacées porées d'Europe, spécialement du genre Phellinus*. Thèse, Lyon-I, 190 pp.
- FIASSON J.L., 1983 b. — Synthetic contribution to the phylogenetic taxonomy of european poroid Hymenochaetaeae (Aphyllophorales). *Karstenia* (à paraître *ut* FIASSON J.L. et NIEMELA T., 1984).

- FIASSON J.L. et BERNILLON J., 1977. — Identification chimique de styryl-pyrones chez quatre hyménochétacées (Champignons, Aphyllophorales). *J. Can. Bot.*, 55, 2984-2986.
- FIASSON J.L. et BERNILLON J., 1983. — Recherches d'activités enzymatiques dans les mycéliums d'Hyménochétacées porées d'Europe : apport taxinomique. *Bull. Soc. Myc. Fr.*, 99, 93-107.
- FIASSON J.L. et DAVID A., 1983. — Approche taximétrique des hyménochétacées porées d'Europe (Champignons, Aphyllophorales). *J. Can. Bot.*, 61, 442-451.
- FIASSON J.L., GLUCHOFF-FIASSON K. et STEGLICH W., 1977. — Über die Farb- und Fluoreszenzstoffe des Grünblättrigen Schwefelkopfes (*Hypholoma fasciculare*, Agaricales). *Chem. Ber.*, 110, 1047-1057.
- FIASSON J.L., LEBRETON Ph. et ARPIN N., 1968. — Les Caroténoïdes des Champignons. *Bull. Soc. Nat. Arch. Ain*, 82, 47-67.
- GENERMONT M., 1980. — Trois conceptions modernes en Taxinomie : Taxinomie cladistique, Taxinomie évolutive, Taxinomie phénétique. *Ann. Biol.*, 19, 19-40.
- GLUCHOFF-FIASSON K., 1979. — Contribution à la chimiotaxinomie des Hyménomycètes : pigments des Tricholomataceae Roze et des Strophariaceae Sing. & Smith. Thèse, Lyon-I, 216 pp.
- JAHN H., 1981. — Die resupinaten *Phellinus*-Arten in Mitteleuropa, mit Hinweisen auf die resupinaten *Inconotus*-Arten und *Poria expansa*. *Bibl. Mycol.*, 81, 109-151.
- JÜLICH W., 1981. — Higher Taxa of Basidiomycetes. Vaduz, J. Cramer, 485 pp.
- KLAAR M. et STEGLICH W., 1977 a. — Isolierung von Hispidin und 3,14'-Bishispidinyl aus *Phellinus pomaceus*. *Chem. Ber.*, 110, 1058-1062.
- KLAAR M. et STEGLICH W., 1977 b. — Hymenochinon, der rote Farbstoff von *Hymenochaete mougeotii*. *Chem. Ber.*, 110, 1063-1068.
- KOTLABA F., 1968. — *Phellinus pouzarii* sp. nov. *Ceska Mykol.*, 22, 24-31.
- KOTLABA F. et POUZAR Z., 1978. — Notes on *Phellinus rimosus* complex (Hymenochaetaceae). *Acta Bot. Croat.*, 37, 171-182.
- KÜHNER R., 1950 a. — Absence de boucles chez les Basidiomycètes de la Série des Igniaires et comportement nucléaire des *Hymenochaetaceae* Lév. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 230, 1606-1608.
- KÜHNER R., 1950 b. — Comportement nucléaire dans le mycélium des Polypores de la Série des Igniaires. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 230, 1687-1689.
- KÜHNER R., 1980. — Les Hyménomycètes agaricoïdes. Lyon, Soc. Linn., 1027 pp.
- MOORE R.T., 1980. — Taxonomic significance of septal ultrastructure in the genus *Onnia* Karst. (Polyporineae/Hymenochaetaceae). *Bot. Not.*, 133, 169-175.
- NIEMELA T., 1972. — On Fennoscandian Polypores. — II : *Phellinus laevigatus* (Fr.) Bourd. & Galz. and *P. lundellii* Niemelä n. sp. *Ann. bot. Fennici*, 9, 41-59.
- NIEMELA T., 1982. — Taxonomic notes on the Polypore genera *Antrodiella*, *Daedalopsis*, *Fibuloporia* and *Phellinus*. *Karstenia*, 22, 11-12.
- NIEMELA T. et KOTIRANTA H., 1982. — Polypores survey of Finland. 2. The genus *Phellinus*. *Karstenia*, 22, 27-42.
- OBERWINKLER F., 1977. — Das neue System der Basidiomyceten, in *Beiträge Biol. nied. Pflanzen*, 59-105, Stuttgart, Fischer.
- PATOUILLARD N., 1900. — *Essai taxinomique sur les familles et les genres des Hyménomycètes*. Thèse, Paris, 184 pp.
- PILAT A., 1942. — Polyporaceae in *Atlas des Champignons d'Europe*. Vol. 3, Prague, Muséum, 998 pp.
- WILEY E.O., 1981. — *Phylogenetics: the Theory & Practice of Phylogenetic Systematics*, New York, Wiley, 439 pp.