

# DU SOMMET DE L'ASQUE A CEUX DE LA BÂSIDE ; UNE NOUVELLE INTERPRÉTATION MORPHOLOGIQUE DES BASIDIOSPORES

par Marius CHADEFAUD

Résumé. — Formée aux dépens d'un des sommets de la baside, chaque basidiospore est organisée comme le sommet d'un asque. Certaines des conidiospores, notamment les phialospores, ont une organisation analogue. Les ascospores diffèrent des basidiospores en ce qu'elles dérivent des lobes d'un sporoblaste intra-ascal (= la vésicule sporale) et non de l'asque lui-même.

Summary. — Formed at the expense of one of the summits of the basidium, each basidiospore is organized like the summit of an ascus. Some of the conidiospores, among which the phialospores, have a similar organisation. The ascospores differ from the basidiospores in as much as they arise from the lobes of an intra-ascal sporoblast (= the sporal vesicle) and not from the ascus in itself.

1. L'idée d'une homologie fonctionnelle entre la baside et l'asque est depuis longtemps classique, et ne paraît pas devoir être sérieusement contestée. Mais elle n'implique pas celle d'une homologie complète entre la basidiospore et l'ascospore, car si ces deux spores ont bien des fonctions homologues dans le cycle caryologique, par contre elles diffèrent morphologiquement par leur mode de formation, exogène pour la première, endogène pour la seconde. Sur le plan morphologique et ontogénique, on s'est donc depuis longtemps efforcé d'interpréter la basidiospore par comparaison avec l'ascospore. Parmi les interprétations jusqu'ici formulées, l'une consiste à admettre que la basidiospore a, par rapport à l'ascospore, la valeur d'une spore secondaire: quand la baside des *Urédinales* et des *Auriculariales* se segmente, sa segmentation équivaldrait à une sporulation modifiée; les segments formés seraient des « cellules sporales », homologues à des ascospores; quand ensuite chacune d'elles produit un basidiospore, elle se comporterait comme une ascospore qui, en germant, engendrerait une spore secondaire, au lieu d'un mycélium végétatif. Mais d'autres auteurs conçoivent les choses tout autrement: l'asque est pour eux un sporocyste directement fertile, produisant des spores (ascospores) dans sa propre cavité; la

baside serait également un sporocyste, mais au contraire à fertilité indirecte, c'est-à-dire producteur de sporocystes secondaires, dans chacun desquels se formerait l'une des spores ; chaque basidiospore serait formée par l'un de ces sporocystes et la spore qui le remplit, et dans sa paroi devraient être distinguées celle du sporocyste et celle de la spore proprement dite, aussi intimement réunies que le péricarpe et l'enveloppe séminale dans un caryopse. Le but du présent article est de présenter une troisième interprétation, différente des deux précédentes.

2. Pour cela nous remarquerons d'abord que, contrairement à l'asque, la baside est fondamentalement un organe ramifié, et que les basidiospores se forment au sommet de ses ramifications. Cela est vrai pour l'archéobaside des Urédinales et des Auriculariales, dont chaque ramification se réduit à un stérigmate, terminé par une basidiospore, puis pour l'hétérobaside des *Dacrymyces*, des *Tremella* et de leurs alliés, qui en se ramifiant produit deux ou quatre bras, dont le sommet s'effile en un stérigmate porteur d'une basidiospore ; dans le cas de l'homobaside, chacun des quatre bras est réduit à ce stérigmate. D'après cela, tandis que l'asque a un sommet unique et stérile<sup>1</sup>, la baside est pourvue de sommets multiples, dont l'un est son sommet principal, toujours stérile comme celui de l'asque, et les autres des sommets secondaires, qui sont les sommets au contraire fertiles de ses ramifications, transformés chacun en une basidiospore, et qui supplantent le sommet principal.

Cette remarque conduit à l'idée d'une homologie morphologique de la basidiospore, non pas avec l'ascospore, mais avec le sommet des asques. Cela implique que la structure de la basidiospore doit être comparée à celle de ce sommet.

3. Cette comparaison est possible grâce aux travaux dont ont fait l'objet, d'une part la paroi des asques et leur appareil apical (voir (CHADEFAUD, 1942, 1960, 1973 ; PARGUEY-LEDUC et CHADEFAUD, 1963 ; LETROUT-GALINOU, 1966 et 1973), et d'autre part la paroi et le pore germinatif des basidiospores (voir entre autres PERREAU, 1967 ; MELENDEZ-HOWELL, 1967 ; BESSON et KÜHNER, 1972). Elle montre (fig. 1) qu'il existe effectivement de grandes analogies structurales entre le sommet des asque et les basidiospores, formées par les sommets secondaires des basides.

Au sommet des asques (fig. 1, A) la paroi ascale est doublée par un appareil apical, dont la partie essentielle est un dôme apical, différencié aux

1. A titre d'anomalie rarissime, on trouve cependant parfois des asques bifurqués, à deux sommets. Nous en avons observé un cas chez le *Cainia incarcerata* (PARGUEY-LEDUC et CHADEFAUD, 1963).

dépens de la tunique interne de l'asque, ou endoascus. Ce dôme (*da*) a des bords minces; sa partie sommitale, au contraire épaisse, est généralement percée, selon son axe, soit d'un oculus complet, soit d'une simple chambre oculaire (*co*), ouverte seulement vers le bas, dans la cavité de l'asque. Dans cette chambre et sous le dôme, entre celui-ci et l'épipleasme, est souvent intercalée une formation sous-pariétale, constituée soit par une coiffe réfringente (*cf*) recouvrant le sommet de l'épipleasme, soit par une nasse apicale, formée de baguettes longitudinales, anastomosées entre elles dans le fond de la chambre oculaire. Cela rappelé, on voit que dans chaque basidiospore fig. 1, B), le dôme apical a pour équivalent l'épisporium (*ep* = sclérosporium, selon BESSON et KÜHNER), qui est la partie solide de la paroi sporale; la chambre oculaire se retrouve sous la forme d'une chambre porique (*cp*) qui, percée dans le sommet de l'épisporium, prépare la formation du pore germinatif; enfin il est peut-être (?) possible de comparer à la coiffe réfringente de l'épipleasme, ou à la nasse apicale, qui en est l'équivalent, l'endosporium (*en*) formé en partie dans la chambre porique et en partie sous l'épisporium, entre celui-ci et le cytoplasme sporal.

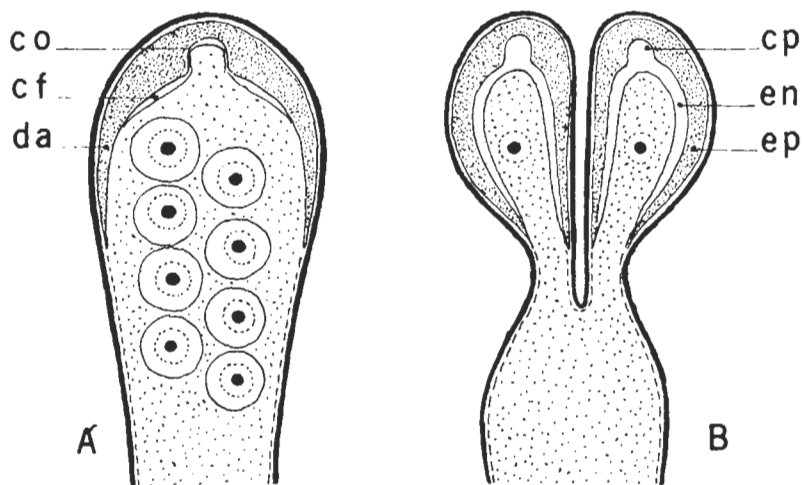


Fig. 1. — Comparaison de l'asque (A) à la baside (homobaside, B) (schémas) :  
*da* : dôme apical = *ep* : épisporium (= sclerosporium);  
*co* : chambre oculaire du dôme apical = *cp* : chambre porique de l'épisporie ;  
*cf* : coiffe de l'épipleasme (ou nasse apicale) = *en* : endosporium.  
 En B, deux seulement des quatre basidiospores ont été figurées. En A et en B, les noyaux des spores sont figurés.

La fig. 2 précise ces équivalences probables. Elle permet de comparer :

a) le sommet d'un asque du type « nassascé », c'est-à-dire pourvu d'une nasse apicale (*n*), à la façon de celui des *Pleospora* (fig. 2, A1), avec celui d'une basidiospore du type *Panaeolus campanulatus*, tel que le font connaître les photos électroniques de BESSON et KÜHNER (fig. 2, B1). On voit que l'épispodium (*ep*) correspond bien au dôme apical (*da*), la chambre porique (*cp*) à la chambre oculaire (*co*), et peut-être l'ensemble de la médulle porique (*m*) et de l'endospodium (*en*) à la nasse apicale (*n*), dont la situation est semblable ;

b) le sommet d'un asque du type « annellascé », c'est-à-dire pourvu d'un anneau apical chitinoïde, comme chez les Diaporthales et les Sordariales, ou amyloïde, comme chez les Diatrypales et les Xylariales, différencié dans le dôme apical (fig. 2, A2), avec celui d'une basidiospore analogue à celle de divers *Coprinus*, schématisée d'après les photos électroniques de BESSON et KÜHNER (fig. 2, B2). Là encore on retrouve l'équivalence entre épispodium (*ep*) et dôme apical (*da*), entre chambre porique (*cp*) et chambre oculaire (*co*), et peut-être entre médulle porique + endospodium (*m* + *en*) et coiffe réfringente (*cf*) de l'épipleme. Au sommet de la basidiospore, la chambre porique est fermée par la médulle porique externe (*em* = piléo-médulle, selon BESSON et KÜHNER) ; de même, au sommet de l'asque, la chambre oculaire est fermée par un coussinet apical (*ca*), lui aussi en forme de pileus, c'est-à-dire de chapeau de champignon. Ce coussinet se différencie aux dépens de la partie sommitale du dôme apical (selon BELLEMÈRE : observations inédites sur les asques du *Bulgaria inquinans*) comme la médulle externe aux dépens du sommet de l'épispodium.

On arrive ainsi à une nouvelle interprétation morphologique de la baside, qui serait un sommet de la baside, organisé comme le sommet des asques, et dont l'épispodium, avec sa chambre porique, équivaldrait au dôme apical des asques, avec sa chambre oculaire.

4. On peut ici remarquer qu'une interprétation analogue peut être formulée pour certaines des conidiospores, notamment celles (phialospores) qu'engendrent des phialides.

Dès 1960, avec J. DELESPINE, nous avons fait remarquer, en effet, que « les phialides conidiogènes des *Fusarium* ont... une structure comparable à celle des asques ». En effet, dans la partie sommitale de ces phialides, comme dans celle de beaucoup d'asques, se forme une chambre sous-apicale, délimitée par un bourrelet annulaire de la paroi. C'est le contenu de cette chambre qui devient la première conidiospore. Pour cela, il s'entoure d'une

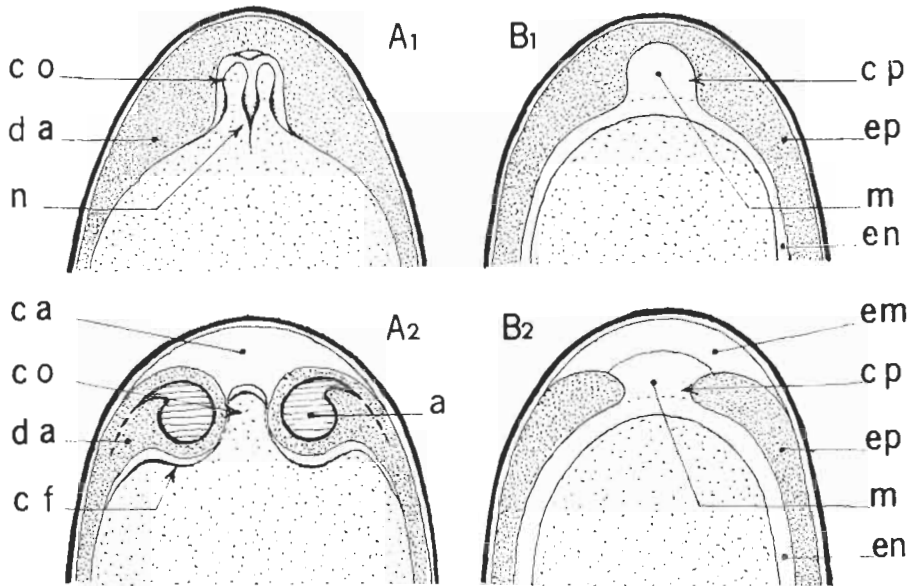


Fig. 2. — Comparaison du sommet des asques (A1 et A2) à celui des basidiospores (B1 et B2) (schémas).

- = A1 : asque du type « *nassascé* » : *da*, dôme apical ;  
*co*, chambre oculaire ; *n*, nasse apicale ;
- B1 : basidiospore cf. *Panaeolus campanulatus* : *ep*, épisporium ;  
*cp*, chambre porique ; *m*, médulle de cette chambre ; *en*, endosporium ;  
 Equivalences : *da* = *ep* ; *co* = *cp* ; *n* = *m* + *en*
- = A2 : asque du type « *annellascé* » : *da*, dôme apical, avec anneau apical *a* ;  
*co* : chambre oculaire, sous le coussinet apical *ca* ; *cf* : coiffe réfringente de l'épipleme ;
- B2 : basidiospore cf. divers *Coprinus* : *ep* : épisporium ;  
*cp* : chambre porique, sous la médulle externe (piléo-médulle)  
*em* ; *m* et *en* : médulle (caulomédulle) et endosporium ;  
 Equivalences : *da* = *ep* ; *co* et *ca* = *cp* et *em* ; *cf* = *m* + *en*.

parci néoformée, qu'on peut comparer au dôme apical des asques; autour la paroi du sommet de la phialide s'amincit, puis disparaît (DELESPINE et CHADEFAUD, 1960).

Aujourd'hui, nous reprendrons cette question en examinant deux cas particuliers, savoir :

a) le cas des pycnidiospores du *Phoma exigua*, d'après les photos électroniques de BREWER et BOEREMA (1965) (fig. 3, A). De même que chaque basidiospore représente un sommet de la baside, chacune de ces pycnidiospores est formée par le sommet renflé d'une ramification de la cellule sporogène. Comme celle-ci, ce sommet renflé possède d'abord deux tuniques, l'une externe, l'autre interne. Cette dernière s'épaissit et à ses dépens se différencie l'équivalent d'un dôme apical (*da*), d'abord séparé du cytoplasme par une doublure (*dd*), qui ensuite disparaît. Au stade où elle est présente (fig. 3, A1), la comparaison avec les basidiospores (fig. 1, B) montre que le dôme (*da*) est un épisporium (*ep*) et sa doublure (*dd*) un endosporium. Ensuite (fig. 3, A2 et A3), tandis que la doublure s'incorpore au dôme, autour de la spore en formation les tuniques de la cellule sporogène ne se résorbent pas; elles deviennent un ectosporium. A la base de la spore se forme une cloison séparatrice, en continuité avec le dôme, c'est-à-dire avec l'épisporium. Au total, on retrouve donc une homologie morphologique à la fois avec le sommet des asques et avec les basidiospores;

b) les phialospores d'une Mucédinée du g. *Stilbodendron*, obtenue par M<sup>me</sup> NICOT (Muséum, Paris) sur les graines d'un *Diospyros*, et étudiée avec celle-ci (étude demeurée inédite) (fig. 3, B). Comme chez les *Fusarium*, le sommet des phialides est comparable à celui des asques. Il est renflé et se garnit d'un dôme apical (*da*) pourvu d'une doublure (*dd*); ce sont là des néoformations, autour desquelles, également comme chez les *Fusarium*, la paroi propre de la phialide disparaît (fig. 3, B1). Ensuite, contrairement au cas du *Phoma exigua*, la doublure (*dd*) subsiste; le dôme (*da*) devient l'épisporium, et sa doublure (*dd*) l'endosporium. La cloison séparatrice est en continuité avec celui-ci (fig. 3, B2). Là encore il y a donc homologie morphologique avec le sommet des asques et avec les basidiospores.

Cette homologie se retrouverait dans le cas du *Verticillium albo-atrum*, étudié en microscopie électronique par BUCKLEY, WYLLIE et DEVAY (1969) : le sommet de ses phialides devient semblable à la chambre sous-apicale des asques; il est pareillement délimité par un bourrelet annulaire de la paroi; son contenu devient pareillement aussi la première phialospore, revêtue d'une enveloppe néoformée qui a la valeur d'un dôme apical, et autour de laquelle la paroi du sommet de la phialide disparaît. Chez cette

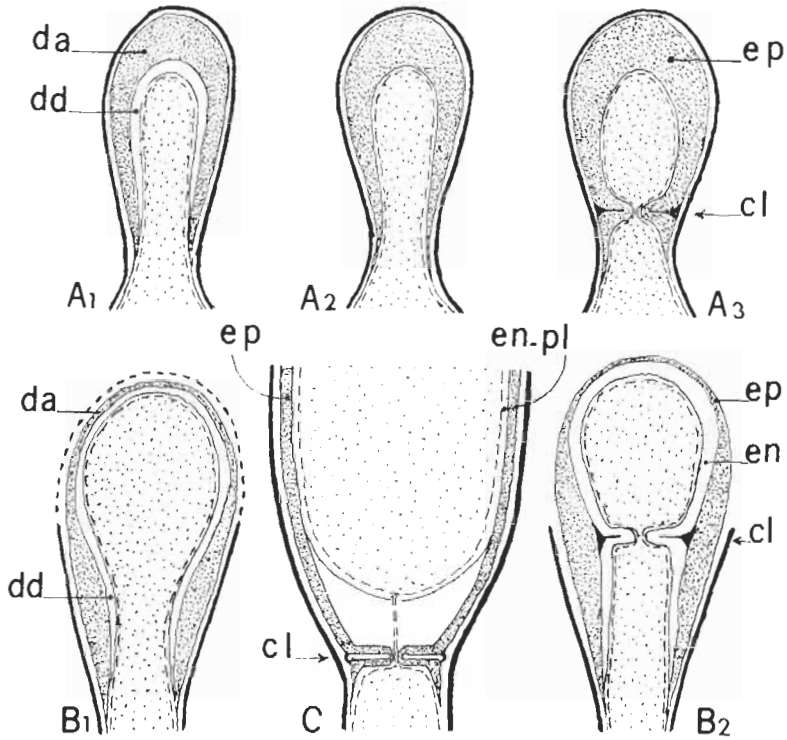


Fig. 3. — Comparaison de certaines conidiogénèses (A et B) à la genèse des basidiospores (C, et fig. précédentes).

A1 à A3 : formation des conidiospores (= stylospores) dans les pycnides du *Phoma exigua*. Schémas d'après Brewer et Boerema, 1965 : da, dôme apical ; dd, doublure de ce dôme ; ep, épisporium, cl, cloison à la base de spore.

B1 et B2 : formation des conidiospores (= phialospores) sur les phialides de la forme mucédienne d'un *Stilbodendron*. Schémas d'après une étude originale. Mêmes lettres qu'en A.

C : base d'une basidiospore. Schéma d'après Wells, 1955.

ep, épisporium ; en + pl : endosporium + plasmalemme ; cl : cloison.

espèce, comme chez les précédentes, la conidiospore se forme donc dans un sommet de cellule, comparable à un sommet d'asque, et sa paroi propre est une néoformation comparable à un dôme apical.

En même temps qu'avec le sommet des asques, il y a aussi homologie morphologique avec les basidiospores, qui sont aussi dérivées de sommets, et dont l'épisporium équivaut à un dôme apical. Cette homologie est confirmée par l'étude comparée de la base des basidiospores, selon WELLS (1965) et de celle des conidiospores ici étudiées (fig. 3, C) : dans les deux cas la cloison séparatrice dépend de l'épisporium ou de sa doublure.

5. De prime abord, l'interprétation que nous venons de donner des basidiospores semble exclure qu'elles puissent être morphologiquement homologues aux ascospores : par rapport à la baside, elles se forment en effet tout autrement que les ascospores par rapport à l'asque. Mais l'homologie au contraire réapparaît peut-être si l'on prend en considération que les ascospores sont engendrées, en réalité, non pas directement par l'asque lui-même, mais par une sorte de « sporoblaste », préalablement différencié dans l'asque.

Ce « sporoblaste », généralement désigné sous le nom de « vésicule ascale », a été observé d'abord en microscopie photonique, par ANDRUS et HARTER (1937 : *Ophiostoma*) et par CHADEFAUD (1943 et 1960 : *Mniaecia jungermanniae*), mais il est bien connu surtout par le beau travail en microscopie électronique de CARROL (1966-1969 : *Saccobolus kernverni* et *Ascodesmis sphaerospora*) confirmé par celui de REEVES (1967 : *Pyronema domesticum*), par celui de SCHRANTZ (1970 : *Pustularia cupularis*, *Galactinia plebia*, *Xylaria polymorpha*) et par des observations, également en électronique, de BELLEMÈRE (inédites). C'est une formation sporogène délimitée dans le cytoplasme de l'asque, et donc comparable aux sporoblastes de certains Protozoaires Cnidiés, tels que les *Myxobolus*.

Cette formation (fig. 4) contient les huit noyaux sporaux et le cytoplasme sporal. Elle est pourvue d'une très mince enveloppe, qui la sépare de l'épiplasma, et se compose de deux feuillets : un feuillet externe, ectosporal, qui est la paroi du sporoblaste, et un feuillet interne, plasmalemmique, qui en est le plasmalemme (fig. 4, A). Par le jeu d'invaginations de son enveloppe, elle se ramifie, en donnant autant de lobes qu'elle contient de noyaux (fig. 4, B). Dans chacun de ces lobes se forme, entre le feuillet ectosporal et le feuillet plasmalemmique, un épisporium, doublé intérieurement d'un endosporium. Comme d'autre part les lobes se séparent, chacun d'eux devient ainsi l'une des ascospores (fig. 4, C).

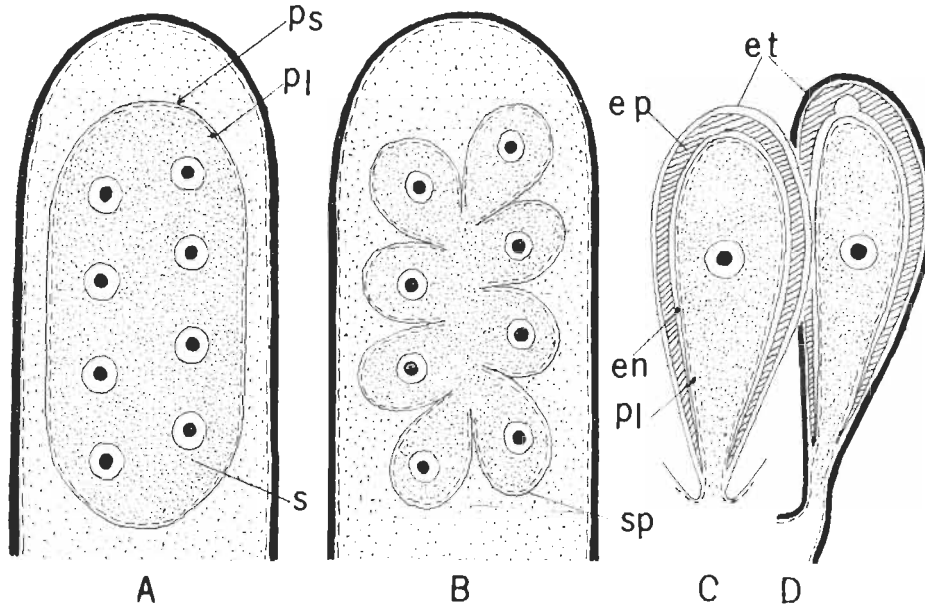


Fig. 4 — Comparaison de l'ascosporogénèse (A, B, C) à la basidiosporogénèse (D et fig. précédentes) (schémas).

A : jeune asque avec sporoblaste *S* contenant les 8 noyaux sporaux et pourvu d'une très mince paroi *ps*, doublée du plasmalemme *p* ;

B : ramification du sporoblaste (par le jeu d'invaginations) ; chaque rameau (lobe) contient un des noyaux sporaux et deviendra une ascospore *sp* ;

C : formation d'une ascospore à partir d'un rameau (lobe) du sporoblaste ; et D : formation d'une basidiospore à partir d'un rameau d'une baside : *et*, ectosporium ; *ep*, épisporium ; *en*, endosporium ; *pl*, plasmalemme.

D'après cela, l'ascospore (fig. 4, C) se forme dans une ramification (= lobe) du sporoblaste comme la basidiospore (fig. 4, D) dans une ramification (= sommet renflé d'un stérigmate) de la baside. Son ectosporium dérive du feuillet ectosporal du sporoblaste comme celle de la basidiospore dérive de la paroi externe de la baside.

Ainsi, tandis que la baside est directement sporogène, l'asque ne l'est qu'indirectement, par l'intermédiaire du sporoblaste délimité dans son cytoplasme. On pourrait dire aussi que la baside diffère de l'asque en ce qu'elle sert elle-même de sporoblaste, au lieu d'en engendrer un. Et sous réserve de ces remarques, on retrouve une *homologie morphologique* entre *basidiospore* et *ascospore* : *l'une et l'autre sont des formations sommitales, organisées aux dépens d'un rameau ou d'un lobe de la formation sporogène, et dans ce rameau ou ce lobe leur épispodium est comparable au dôme apical garnissant le sommet des asques.*

#### AUTEURS CITES

- ANDRUS C.-P. et HARTER S., 1937. — Organisation of the unwalled ascus in two species of *Ceratostomella*. Jour. Agr. Res. 54, 19-46.
- BESSON M. et KÜHNER R., 1972. — Recherches morphologiques et ontogéniques sur la paroi sporique et le pore germinatif des *Panaeolus*. C. R. Ac. Sc., Paris, 274, 1915-1920.
- BESSON et KÜHNER R., 1972. — Recherches sur la structure du pore germinatif des Coprinacées. C. R. Ac. Sc., Paris, 274, 2 612-2 166.
- BREWER J.-G. et BOEREMA G.-H., 1965. — Electron microscope observations on the development of pycnidiospores in *Phoma* and *Ascochyta*. Koninkl. Nederl. Akad. von Wetenschappen, Amsterdam, Proc C-68, 86-97.
- CARROLL G.-C., 1966. — A study of the fine structure of ascospore genesis in *Saccobolus kerverni* and *Ascodesmis sphaerospora*. Ph. D. Thesis, Univ. of Texas, 149 p.
- CARROLL G.-C., 1967. — The ultrastructure of ascospore delimitation in *Saccobolus kerverni*. J. Cell. Biol. 33, 218-224.
- CARROLL G.-C., 1969. — A study of the fine structure of ascospore genesis in *Saccobolus kerverni*. Ach. Mikrobiol. 66, 321-339.
- CHADEFAUD M., 1942. — Etude d'asques II : Structure et anatomie comparée de l'appareil apical des asques chez divers Discomycètes et Pyrénomycètes. Revue de Mycologie VII, 57-88.
- CHADEFAUD M., 1943. — La formation des ascospores chez la Pezize inoperculée *Mniaecia jungermanniae* Boudier. Bull. Soc. Bot. Fr., 90, 207-209.
- CHADEFAUD M., 1960. — Les Végétaux non vasculaires (Cryptogamie). Traité de Botanique systématique de M. Chadeffaud et L. Emberger, tome I, 1 018 p. (Masson édit., Paris).
- CHADEFAUD M., 1972. — La coiffe réfringente et la calotte épiplasmique des asques du type annellascé. C. R. Ac. Sc., Paris, 275, 2 335-2 338.
- CHADEFAUD M., 1973. — Les asques et la systématique des Ascomycètes. Bull. Soc. Myc. Fr., 89, 127-170.
- DELESPINE J. et CHADEFAUD M., 1960. — L'asque et la phialide des Ascomycètes. C. R. Ac. Sc., Paris, 250, 1 317-1 319.

- LETROUT-GALINOU M.-A., 1966. — Recherches sur l'ontogénie et l'anatomie comparée des apothécies de quelques Discolichens. Revue de bryologie et de lichénologie, 34, 413-588.
- LETROUT-GALINOU M.-A., 1973. — Les asques des Lichens et le type archaeascé. The Bryologist, 76, 30-47.
- MELENDEZ-HOWELL L.-M., 1967. — Recherches sur le pore germinatif des basidiospores. Ann. des Sc. Nat., Botanique, 12<sup>e</sup> série, 8, 487-626.
- PARQUEY-LEDUC A. et CHADEFAUD M., 1963. — Les asques du *Cainia incarcerata* (Desm.) et la position systématique du g. *Cainia*. Revue de Mycologie, 28, 200-234.
- PERREAU-BERTRAND J., 1967. — Recherches sur la différenciation et la structure de la paroi sporale chez les Homobasidiomycètes à spores ornées. Ann. des Sc. Nat., Botanique, 12<sup>e</sup> série, 8, 639-745.
- REEVES F., 1967. — The fine structure of ascospores formation in *Pyronema domesticum*. Mycologia, 59, 1018-1033.
- SCHRANTZ J.-P., 1970. — Etude cytologique, en microscopie optique et électronique, de quelques Ascomycètes. Revue de Cytologie et de Biologie végétales, 33, 111-168.
- WELLS K., 1965. — Ultrastructural features of developing and mature basidia and basidiospores of *Schizophyllum commune*. Mycologia, 57, 236-261.

Université Paris VI,  
Laboratoire de Cryptogamie UER 59,  
9, quai Saint-Bernard, 75005 Paris.