



# TRAVAUX MYCOLOGIQUES

dédiés à

## R. KÜHNER

Numéro spécial du Bulletin de la Société Linnéenne de Lyon  
43<sup>e</sup> année ————— Février 1974

# LA PHYLOGÉNIE DES BOLÉTACÉES A LA LUMIÈRE DE LEURS RAPPORTS AVEC LA PLANTE HÔTE

par G. BECKER

Il est universellement admis aujourd'hui, après les travaux de QUELET, PATOUILLARD, BATAILLE, et surtout de HEIM, KÜHNER et SINGER, que les Bolétacées ne se rattachent pas, comme le voulait FRIES, aux Polyporacées, mais aux Agaricées, dont elles sont des formes à hyménium tubulé ou lamellé, l'identité de structure, de chimisme, de sporomorphie, plaidant pour une unité indéniable entre des genres autrefois rangés dans d'autres familles, tels que les genres *Gomphidius*, *Paxillus* et *Gyrodon*. Leur parenté une fois admise apparaît comme une évidence et ne saurait être remise en cause.

La quasi-totalité des Bolétacées présente la particularité d'être ou de pouvoir être mycorrhizique. En effet, tout mycologue d'un peu d'expérience sait que tel Bolet est attaché plus ou moins strictement à telle essence arborescente, et la nature d'une forêt permet de prévoir les espèces de Bolétacées qu'on est amené à y découvrir. Toutefois, si le mycorrhizisme est la règle la plus générale, elle n'est pas absolue, et nous avons personnellement récolté, par exemple, *Boletus (Ixocomus) granulatus* normalement lié aux radicelles de diverses espèces de *Pinus*, sur un amas de débris d'écorces de ces arbres où ne se trouvait aucune racine. Et de même nous avons récolté *Boletus luridus* dans un amas de terreau amoncelé par un torrent très loin de tout arbre nourricier. Mais on peut considérer, malgré quelques exceptions, que les Bolétacées sont naturellement mycorrhiziques et attachées plus ou moins étroitement à une essence particulière, ou bien plus ou moins indifférentes et capables de s'adapter à des arbres très divers. Ainsi, si *Boletus elegans* est un exclusif du *Larix europaea*, *Boletus edulis* (typique) semble préférant du *Picea excelsa*, mais s'adapte également aux *Quercus*, au *Fagus sylvatica*, aux *Carpinus*, et ne manque que sous les Salicacées — au moins d'après notre expérience.

Or il apparaît que si l'on veut bien considérer la phylogénie des Bolétales non pas seulement d'après leur anatomie, leur morphologie et l'ensemble

de leurs caractères, même si cet examen est fondamental, mais les étudier selon les rapports qu'ils entretiennent avec les arbres auxquels ils sont associés, on arrive à des conclusions déjà entrevues par SINGER, qui le premier semble-t-il, a établi que les espèces les plus primitives étaient liées aux Conifères, et les plus évoluées aux arbres à feuilles, Amentacées et Salicacées surtout.

Mais quels sont les critères qui permettent de dire qu'une espèce est plus évoluée qu'une autre ? Une définition peut-être grossière mais parlante consisterait à dire qu'une espèce est d'autant plus évoluée que son hyménium est plus développé par rapport à sa masse. En effet, le carpophore étant simplement un appareil sporogène, il sera d'autant plus évolué qu'il produira avec le moins de dépense de matière inutile le plus grand nombre de spores. Il suffit de comparer la surface hyméniale obtenue par les lamelles épaisses et énormes d'un *Gomphidius* avec celle d'un *Boletus* (*Trachypus*) *scaber* (ou *carpini* si l'on préfère) pour mesurer une différence extrême en faveur de la deuxième espèce.

Il y a d'autres éléments d'appréciation. Nous sommes contraints par le raisonnement d'admettre que les formes les plus simples ont précédé les plus complexes. Simple hypothèse, puisque nous n'avons jamais assisté à un phénomène d'évolution, mais que confirment une infinité d'observations concordantes. Il n'y a pas de raison pour que les Champignons supérieurs aient échappé à cette règle. Ainsi verra-t-on qu'un *Ixocomus*, avec ses tubes très courts et mal séparables du chapeau, ses boucles d'anastomose considérées comme un caractère primitif (quoiqu'avec quelque doute) ses tubes mal séparables entre eux, sont très loin des *Trachypus*, qui sont plus hautement différenciés par la longueur maximale de leurs tubes parmi tous les Bolets, l'économie du support de leur hyménium, et le fait que le pied est séparable sans déchirure du chapeau, comme on le voit chez les Agaricées aussi hautement évoluées que les *Lepiota* ou les *Amanita* par exemple. Le pied du Champignon est devenu ici un organe individué, au lieu de n'être qu'une partie du chapeau qui n'en serait que l'évasement. Un tel « progrès » architectural suppose une évolution bien plus considérable à partir d'un archétype dont nous ne savons plus rien, la texture des Champignons charnus leur ayant interdit de laisser des fossiles qui nous permettraient de résoudre bien des difficultés.

Toutefois, comme il existe encore une série nombreuse de formes qui vont des plus simples aux plus complexes dans ce groupe et présentant assez de caractères communs pour qu'on ait pu en faire avec vraisemblance une famille, il est permis d'établir à l'intérieur de cet ensemble une phylogénie sur une masse de présomptions qui ne seront jamais une preuve positive

mais approcheront assez de la vraisemblance pour pouvoir être acceptées sans trop de réticences. Cette phylogénie une fois établie aura pour mérite de rendre intelligible la série des espèces ici considérées, et ce ne serait pas un résultat négligeable. Car si connaître les espèces avec précision est une nécessité première, la systématique serait à elle seule un exercice un peu vain si elle ne permettait d'aller plus loin et de concevoir selon un juste fil conducteur ce qu'on pourrait appeler si le terme n'était un peu trop métaphysique, « l'âme » d'une famille.

Or pour les Bolets, il nous est apparu que ce fil conducteur pouvait être trouvé en examinant de près les rapports entre les espèces et les essences forestières qui les hébergent.

## I

Il est nécessaire d'abord d'éliminer des Bolétacées deux espèces aberrantes, premièrement *Strobilomyces strobilaceus*, dont les affinités, selon HEIM, sont du côté des Gastéromycètes et ne présente un aspect bolétoïde que par convergence d'évolution. D'ailleurs, cette espèce serait la seule de tout le genre à n'être apparemment pas mycorrhizique, son habitat le plus courant étant fourni par les taupinières dans les forêts. Deuxièmement *Gyrodon lividus*, qui par ses tubes très courts, ses spores pâles et sa chair élastique, semble voisin à la fois des *Pleurotus* et des *Polypores*, avec lesquels il formerait une transition vers les Bolets.

En commençant notre examen par le sous-genre *Ixocomus* qui est considéré à juste titre comme le plus primitif parmi les Bolets, nous nous apercevons que toutes ses espèces sont liées aux Conifères, et ne s'en éloignent jamais. Mis à part *piperatus* et *amarellus* qui se trouvent indifféremment sous les Conifères et sous les feuillus avec une préférence pour les premiers, toutes les autres espèces sont liées aux *Pinus*, comme *sulfureus*, *bovinus*, *variegatus* (celui-ci en terrain siliceux), *plorans* (sous les Pins à cinq feuilles uniquement), *placidus* sous *Pinus strobus*, *leptotus* sous *Pinus laricio*, *granulatus* sous tous les *Pinus* du monde (vu à Cuba, à Madagascar, à la Réunion, au Mexique) et très commun dans toute l'Europe, *luteus* sous tous les *Pinus* mais apparemment moins cosmopolite, à moins qu'on le considère comme une simple forme de *granulatus*, *sibiricus* sous *Pinus Cembra*, et *flavidus* sous *Pinus montana* dans les tourbières des hautes montagnes. D'autres comme *elegans*, *tridentinus* et *viscidus* sont liés aux *Larix*.

Il est remarquable que toutes ces espèces soient liées uniquement aux *Pinus* et aux *Larix*, alors que les *Abies* et les *Picea*, non plus que les *Cedrus*,

ne semblent jamais les attirer. Une seule fois nous avons vu une station de *B. granulatus* sous *Picea*, sans qu'aucun *Pinus* ne se trouve aux environs.

Quant au Bolétacées à lamelles, si le *Phylloporus rhodoxanthus* est indifférent aux essences, n'étant qu'un *Xerocomus* lamellé, il en va tout autrement pour les *Gomphidius*, qui tous sont liés aux Conifères. *G. viscidus* est un commensal des *Pinus*, *roseus* des *Larix* ainsi que *maculatus*, tandis que *glutinosus* comme *juranus* est lié aux *Picea* mais surtout aux *Abies*.

Les *Paxillus*, de leur côté, présentent de curieuses particularités : *atro-tomentosus* et *panuoides* sont exclusifs des souches mortes de conifères, et ne sont donc pas mycorrhiziques. Au contraire, *involutus* est mycorrhizique, préférant des *Picea*, mais atteignant sa taille maximale et ses formes luxuriantes en association avec les *Populus*. On le trouve aussi, non mycorrhizique, sur les tranches d'exploitation des tourbières, et alors sous des formes minimales et qu'on pourrait dire de misère.

## II

Le sous-genre des *Xerocomus*, si voisin par son organisation des *Ixocomus*, et qui ne sont guère que des *Ixocomus* secs (encore que deux espèces soient visqueuses) ne présente pas cette exclusivité pour les Conifères si constante dans le sous-genre précédent. L'un d'eux, unique dans son habitat, parasite les Sclérodermes. D'autres, comme *pulverulentus*, *chrysenferon*, *subtomentosus*, se trouvent partout, et leur mycorrhizisme semble inconstant. *B. leoninus* se trouve sous les *Quercus*, les *Castanea* et les *Fagus*, *tumidus* sous les *Fagus*. Ces deux dernières espèces, toujours rares, sont d'affinités douteuses. *B. badius*, s'il est de beaucoup plus fréquent sous les Conifères, se trouve aussi quelquefois sous les *Quercus*, et *cramesinus*, toujours rare et isolé, semble lié aux *Carpinus*.

## III

Le sous-genre *Tubiporus*, qui comprend toutes les espèces massives et en particulier celles qui sont le plus recherchées pour la table, présente un éventail très large d'habitat. Dans l'ensemble, les espèces qui le composent sont très éclectiques et se spécialisent peu. *B. luridus* et *erythropus* croissent aussi bien sous les conifères que sous les feuillus, *B. Queletii*, *Satanas*, *purpureus*, *torosus*, semblent préférer les lisières des forêts chaudes et abritées, et adoptent toutes les essences. *B. calopus*, préférant des Conifères,

s'accommode aussi de tous autres arbres. *B. albidus* semble surtout lié aux *Betula*. Quant aux quatre « Cèpes » classiques, si *edulis* préfère les *Picea*, on le rencontre également sous les *Fagus* et les *Quercus*; *B. reticulatus* est attaché surtout à la hêtraie, *aereus* aux *Quercus*, et *pinicola*, malgré son nom, s'il est plus fréquent sous les *Pinus*, vient aussi sous les *Quercus* et les *Fagus*.

#### IV

Le sous-genre *Krombholzia* (= *Trachypus*) présente cette particularité qu'il est à la fois le plus évolué de toutes les Bolétacées, et qu'il est uniquement lié aux feuillus. Si *B. carpini* (le *scaber* classique des mycologues français) se trouve de préférence sous les *Carpinus*, on le rencontre aussi sous les *Quercus* et les *Fagus*. Mais *B. leucophaeus* hante les *Betula*, de même que *niveus* (= *holopus*), *duriusculus* les *Populus*, *aurantiacus* les *Populus tremula*, *rufescens* les *Betula*, et *crocipodius* tous les feuillus.

#### CONCLUSION SUR LES BOLETS

Nous avons donc vu que certains genres de Bolets, comme *Ixocomus*, sont strictement liés aux Conifères, et qu'ils sont considérés comme les plus primitifs de la famille. D'autres, comme les *Tubiporus*, croissent aussi bien sous les Conifères que sous les feuillus. Il est permis de croire, à leur sujet, que ceux qui s'accommodent par préférence des Conifères, et qui cependant peuvent s'associer aux feuillus, étaient primitivement liés aux Conifères seuls, mais que leurs facultés d'adaptation étaient telles que peu à peu ils ont pu échapper à leur habitat originel et profiter plus ou moins bien de divers arbres-hôtes qui n'étaient pas prévus à leur programme. D'où on peut inférer que de ces deux sous-genres, *Ixocomus* représente une relique liée exclusivement à des arbres dont l'existence est bien antérieure à celle des feuillus; que *Tubiporus* déjà bien plus évolué de par la dimension et l'efficacité de son hyménium, a pu étendre son aire en s'adaptant à toutes essences utiles, mais en conservant par ses préférences souvent évidentes la trace de son habitat primitif.

Quant aux *Krombholzia*, de loin les plus « perfectionnés », ils ont abandonné complètement les Conifères pour les Amentacées et les Salicacées, sans esprit de retour. En effet, jamais à ma connaissance on ne les rencontre sous les Conifères. Cette incompatibilité semble être la preuve que

si une espèce peut le cas échéant passer des ressources chimiques d'un Conifère à celles d'un feuillu, au contraire une espèce née avec les feuillus et adaptée à eux ne peut pas faire le chemin inverse.

En résumé, il existe des espèces du genre *Boletus* qui sont exclusives des Conifères, et ce sont les moins évoluées, il y en a d'autres qui semblent préférer les Conifères mais qui peuvent vivre en association avec d'autres arbres, comme la plupart des *Tubiporus*, et d'autres comme les *Krombholtzia*, les plus évoluées de tous les Bolets, qui ne peuvent s'associer qu'avec les feuillus, avec une préférence pour les Salicacées. Il est permis de croire que tous les Bolets étaient primitivement liés aux Conifères et que certaines espèces au cours du temps se sont adaptées aux feuillus au fur et à mesure de leur apparition, cependant que d'autres sont nées pour et avec les feuillus, avec lesquels elles vivent très exclusivement. Pour ces dernières, on assiste à une différenciation bien plus poussée de tous les éléments du carpophore : le pied séparable est devenu un organe et pas seulement une réserve destinée au développement ultérieur du chapeau et de l'hyménium, ses ornements atteignent une complexité que ne connaissent pas les représentants des autres sous-genres, les tubes s'affinent et s'allongent démesurément et occupent un espace plus étendu par rapport à la masse que dans tout autre groupe, cependant que la surface sporogène est multipliée par dix en comparaison d'un *Ixocomus* quelconque, et peut-être par cent par rapport à un *Gomphidius*.

En d'autres termes, on peut imaginer la filiation des Bolétacées comme une échelle dont l'échelon le plus bas serait à nos yeux actuels occupé par des formes telles que les *Gomphidius* ou leurs analogues, liées aux Conifères, les échelons intermédiaires par des formes plus évoluées telles que les *Tubiporus*, qui ont réussi à s'évader de la tyrannie mycorrhizique qui les liait aux Conifères et ont pu s'adapter avec plus ou moins de bonheur à divers feuillus, et les échelons supérieurs sont occupés par les *Krombholtzia*, qui eux ont définitivement rompu avec les arbres d'origine et dont le « modernisme » s'est adapté aux seuls feuillus, profitant de cette nouveauté pour atteindre le plus grand degré de complexité structurale et la plus grande efficacité sporogénique, signe entre tous d'une évolution supérieure.

#### Remarque I

La plupart des *Tubiporus*, comme *edulis*, *Satanas*, *appendiculatus*, sont pourvus d'un réseau sur le pied, qui le recouvre plus ou moins, presque complètement chez *felleus*, ou *reticulatus*, ou se manifestant à peine au sommet chez *appendiculatus*. Ce réseau est en fait constitué par des embryons

de tubes, et ses mailles sont fertiles et comportent des basides. On peut donc considérer ce réseau comme analogue à la décurrence des lamelles chez certaines Agaricales à lamelles. Peut-être est-ce là un caractère archaïque et la trace d'une indifférenciation des divers éléments du carpophore. Il faudrait admettre en revanche que les *Tubiporus* comme *erythropus* ou *Dupainii* qui n'ont pas de réseau mais un pied plus ou moins orné de mèches diverses sont des formes plus évoluées et donc plus tardives que les autres. Mais ce ne peut être qu'une hypothèse.

### Remarque II

Des Bolets tels que *cyanescens* et *castaneus* s'éloignent de tous les autres par leurs spores à peu près incolores et leur structure différente : pied précocement creux et pourvu d'une espèce d'écorce très ferme, chimisme original, etc. Il est très difficile de leur assigner une place dans l'échelle du genre. On pourrait voir en eux le commencement d'un rameau divergent qui s'est peu développé, de caractère archaïque par certains côtés, mais aussi pourvu d'une faculté d'adaptation remarquable, puisqu'on trouve ces deux espèces aussi bien sous les Conifères que sous les feuillus (*Quercus* en particulier), *B. cyanescens* étant toutefois limité aux terrains siliceux ou acides, *B. castaneus* étant également acidophile mais moins absolument calcifuge.

### Remarque III

KÜHNER admet que le sous-genre *Krombholtzia* est encore sous nos yeux en pleine évolution, et la preuve évidente en est dans la difficulté de détermination sûre de nombre de spécimens. Les travaux de BLUM sur les Bolets ont mis en lumière la difficulté extrême qu'on éprouve à définir avec précision beaucoup d'espèces, et cet auteur finit par conclure que toutes celles qu'il a nommées et décrites avec exactitude ne sont au fond que des jalons dans une suite indéfinie de formes qui se suivent de si près et en telle quantité que leur connaissance devient une chimère. On peut voir dans cette prolifération de formes trop voisines un signe de la nouveauté de ce sous-genre dont les types ne se sont pas encore suffisamment écartés les uns des autres pour que la notion classique d'espèce puisse leur être sûrement appliquée, et cette vue corroborerait notre argumentation.

Lougres - 25260 Colombier-Fontaine.

---

SOCIETE LINNEENNE DE LYON  
33, RUE BOSSUET — 69006 LYON

---

Commission paritaire n° 52 199  
Le gérant : Marc Terreaux