



TRAVAUX MYCOLOGIQUES

dédiés à

R. KÜHNER

Numéro spécial du Bulletin de la Société Linnéenne de Lyon
43^e année ————— Février 1974

RECHERCHES PHYSIOLOGIQUES SUR LA FRUCTIFICATION DE *COPRINUS CONGREGATUS* BULL. EX. FR. : PERSPECTIVES NOUVELLES

par G. MANACHERE, J.-C. ROBERT, J.-P. BRET
et R. HUGUENEY

Résumé. — La fructification de *Coprinus congregatus* Bull. ex Fr. a été étudiée jusqu'à présent essentiellement des points de vue de la photomorphogenèse et du rythme de production des carpophores. Ces recherches sont poursuivies. En outre, des investigations ont été engagées dans des directions nouvelles. C'est ainsi que sont examinés en particulier les sujets suivants : influence de la température sur le rythme de fructification et sur le développement individuel des carpophores ; variations du « potentiel de régénération » de ces carpophores en fonction des stades de leur développement ; dynamique de leur morphogenèse et de la sporogenèse sous l'angle cyto-histologique.

Coprinus congregatus Bull. ex Fr. compte parmi les rares espèces de Basidiomycètes dont on sache actuellement contrôler avec précision le développement des carpophores au laboratoire. Il constitue, de ce fait, un matériel particulièrement favorable pour toutes recherches relatives à la physiologie de la fructification des champignons supérieurs.

Au cours de ces dernières années, des études ont été consacrées, d'une part aux caractéristiques photobiologiques de la morphogenèse des carpophores de cette espèce, d'autre part aux particularités de son rythme de fructification à périodes de plusieurs jours (MANACHERE 1970). Les principales observations correspondantes seront brièvement résumées ci-après. Il est certain que ces premiers résultats appellent de nouvelles recherches. C'est ainsi que, en ce qui concerne le seul problème de la photomorphogenèse des carpophores, la question se pose de savoir quelles sont les radiations efficaces au niveau des diverses phases de photosensibilité reconnues et par quelles voies biochimiques se propage l'effet de la lumière. Des recherches sont en cours sur ces thèmes. Conjointement à ces travaux « photobiologiques » qui découlent directement des recherches antérieures, d'autres ont été entrepris, tous sur le thème de la fructification de *Coprinus congregatus*,

mais dans des perspectives nouvelles : ce sont ces derniers que nous évoquerons essentiellement ; notre choix s'est porté sur plusieurs problèmes intéressant la physiologie générale du développement des carpophores et n'ayant fait l'objet que de peu d'investigations tant passées que modernes.

Les connaissances actuelles relatives à l'action des facteurs externes sur la fructification des Basidiomycètes sont insuffisantes. Il nous a paru utile d'étudier, parallèlement au rôle du facteur « lumière », l'influence du facteur « température », d'une part sur le rythme de production de carpophores caractérisant *C. congregatus*, d'autre part sur les diverses phases de développement des primordiums de ce champignon. Nous rappellerons succinctement quelques résultats récents (ROBERT 1971, ROBERT et MANACHÈRE 1971) que nous compléterons à l'aide de données nouvelles.

Divers essais préliminaires (cf. MANACHÈRE 1970, p. 76) nous ont montré que *C. congregatus* pourrait constituer un matériel permettant d'étudier les variations du « potentiel de régénération » des carpophores de Basidiomycètes en fonction de leurs stades physiologiques et, plus largement, en fonction de diverses conditions expérimentales. Des travaux ont été engagés sur ce thème (BRET 1973). Nous résumerons ci-après les premiers résultats obtenus.

D'autres essais antérieurs ont montré encore qu'une étude approfondie de la sporogenèse, étude à la fois « cytologique » et « physiologique », peut être conduite au niveau des jeunes basides des carpophores de *C. congregatus* (MANACHÈRE 1968). Plus généralement, la possibilité d'obtenir aisément des stades successifs de développement des jeunes carpophores permet d'envisager une étude dynamique de leur morphogenèse du point de vue cyto-histologique. Ces thèmes font actuellement l'objet d'investigations (HUGUENEY, en préparation). Nous apporterons diverses données récentes à leur propos.

Conditions expérimentales générales.

Toutes les expériences dont les résultats sont rapportés ci-après, ont été conduites à partir de mycéliums fructifères de *C. congregatus* résultant de la confrontation, en tubes à essais de 22 x 220 mm, de deux haplontes compatibles (haplontes 5 et 7, MANACHÈRE 1970). Le milieu nutritif (10 ml par tube) est du type maltagar permettant une fructification abondante et régulière (milieu 3, MANACHÈRE 1970 : composants pour 1 000 ml d'eau distillée : gélose en poudre 12 g ; extrait de malt « *Maltea Moser* » 10 g ; hydrolysate de caséine « *Fluka* » 0,7 g ; KH_2PO_4 0,2 g ; $\text{MgSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$ 0,1 g). La température de culture est de $25 \pm 1^\circ \text{C}$, sauf indications contraires

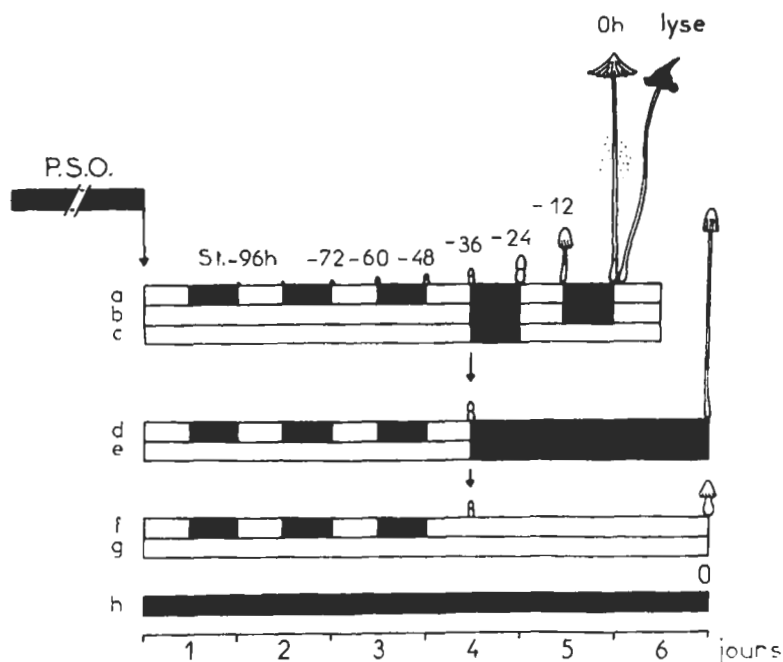


Figure 1 : Fructifications normale et anormale de *C. congregatus* en relation avec les conditions d'éclairement.

En blanc : périodes éclairées (250 ± 50 lux).

En noir : périodes obscures.

P.S.O. : pré-séjour des cultures à l'obscurité, faisant suite au dépôt des implants à la surface des milieux de culture : durée de 10 jours, par exemple.

1 à 6 jours : nombre de jours à l'issue du pré-séjour à l'obscurité.

Température de culture : $25 \pm 1^\circ \text{C}$.

Autres conditions expérimentales : cf. Introduction.

Le stade de sporulation est défini comme stade 0 h ; les stades antérieurs sont définis par le nombre d'heures, précédé d'un signe négatif, nécessaire pour l'accomplissement du stade 0 h, à partir du moment où ces stades sont observés.

(cf. ci-après paragraphe II). Aussitôt le bouturage des deux haplontes, les cultures sont maintenues, préalablement à toute expérimentation, en « pré-séjour à l'obscurité » d'une durée moyenne de 10 jours, ce qui permet alors au mycélium d'envahir la surface du milieu nutritif. Les cultures convenablement éclairées à la suite de ce pré-séjour à l'obscurité fructifient selon les modalités rappelées ci-après (paragraphe I-1). En fonction des nécessités expérimentales, ces cultures sont soumises soit à un régime photopériodique (12 heures de lumière par jour, alternant avec 12 heures d'obscurité = régime « 12 h, 12 h ») soit à un régime d'illumination ininterrompue; l'éclairage produit par des tubes fluorescents Mazdafluor « Lumière du Jour de Luxe » est de 200 à 300 lux au niveau des cultures.

I) LA FRUCTIFICATION DE *Coprinus congregatus*: CARACTÉRISTIQUES PRINCIPALES (d'après MANACHÈRE 1970).

I-1) Influence de la lumière et de l'obscurité sur la morphogenèse des carpophores et sur la sporogenèse.

Cultivés à l'obscurité, à la température de $25 \pm 1^\circ \text{C}$, les mycéliums de *C. congregatus* ne produisent pas de primordiums. Par contre, placés sous régime photopériodique « 12 h, 12 h » à l'issue d'un « pré-séjour à l'obscurité » (cf. conditions expérimentales générales), ils portent des carpophores mûrs et sporulants, dits au « stade 0 h » généralement après 5 ou 6 jours, plus rarement après 4 ou 7 jours. Ce stade 0 h est observable en début de photopériode, après une phase d'allongement spectaculaire du stipe des carpophores, phase dont l'une des caractéristiques est d'être « nocturne », puisque s'accomplissant essentiellement au cours de la période obscure, ou nyctypériode, précédant l'ouverture du chapeau et la sporulation corrélative (figure 1, série a). On sait que, dans les conditions naturelles, les carpophores de nombreux Coprins achèvent leur développement et sporulent à un moment déterminé de la journée, ce moment se situant au lever du jour

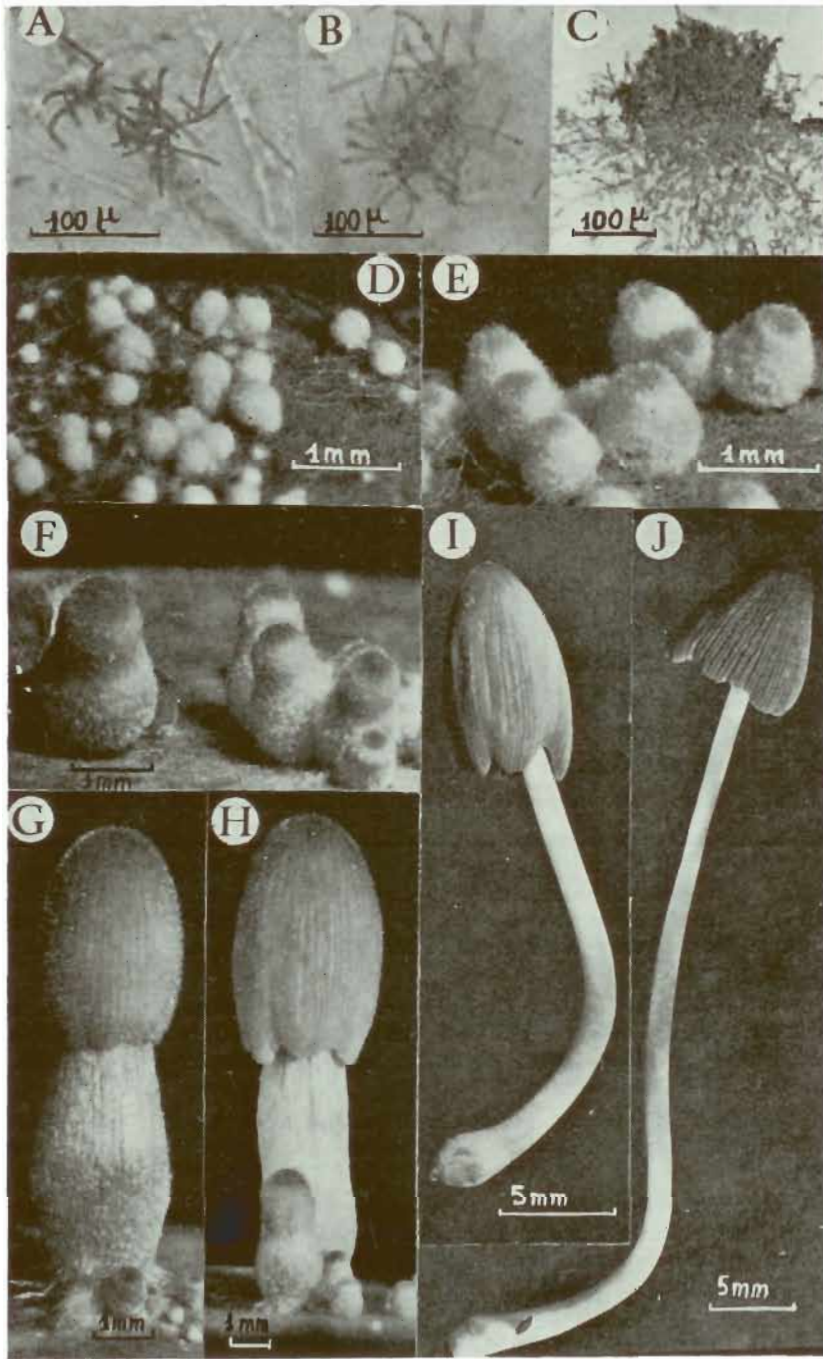
Figure 2 : Stades de développement de carpophores de *C. congregatus* à partir de mycéliums éclairés 12 heures par jour (250 lux environ) à la température de $25 \pm 1^\circ \text{C}$.

A : stade — 110 h ; B : stade — 104 h ; C : stade — 96 h ;

D : stade — 84 h ; E : stade — 72 h ; F : stade — 48 h ;

G : stade — 24 h ; H : stade — 15 h ; I : stade — 6 h ; J : stade — 4 h.

Photographies de carpophores vivants, sauf dans le cas C (cas C = stade — 96 h : coupe d'un primordium après inclusion à la paraffine et coloration par l'hématoxyline ferrique).



pour diverses espèces. BULLER (1909) admet une régularisation du phénomène par l'alternance des jours et des nuits : certaines de nos expériences ont permis de vérifier cette hypothèse dans le cas de *C. congregatus*. Tandis que la sporulation s'effectue, le chapeau subit une lyse progressive, achevée quelques heures après l'observation du stade 0 h. On a pu reconnaître et définir, tant morphologiquement que physiologiquement, des stades de développement caractéristiques précédant le stade 0 h, observables par exemple aux débuts et fins des photopériodes (stades — 12 h, — 24 h, — 36 h, — 48 h... etc... figures 1 et 2 et description détaillée dans MANACHÈRE 1967, p. 270). Le stade — 36 h présente un intérêt tout particulier : les primordiums correspondants sont caractérisés par un état de « sensibilité à l'obscurité ». Il a été établi que, à ce stade, les ébauches de carpophores ne peuvent poursuivre leur développement si on les soumet alors à un éclaircissement ininterrompu : elles avortent sous une forme caractéristique, à pied court, porteur d'un chapeau peu ouvert, ne se lysant pas et ne renfermant pas de basidiospores (figure 1, série f). Un obscurcissement est indispensable pour que la morphogenèse des primordiums se poursuive au-delà de ce stade — 36 h. On notera que, après cet obscurcissement, la lumière est de nouveau nécessaire pour que le développement aille à son terme : un séjour prolongé à l'obscurité de tels jeunes carpophores conduit à leur avortement sous une forme caractéristique à pied allongé mais à chapeau à peine ouvert, renfermant peu de basidiospores et ne se lysant pas (figure 1, comparer séries a et d).

Des mycéliums éclairés de façon continue produisent des primordiums de la même façon que des cultures sous régime photopériodique « 12 h,

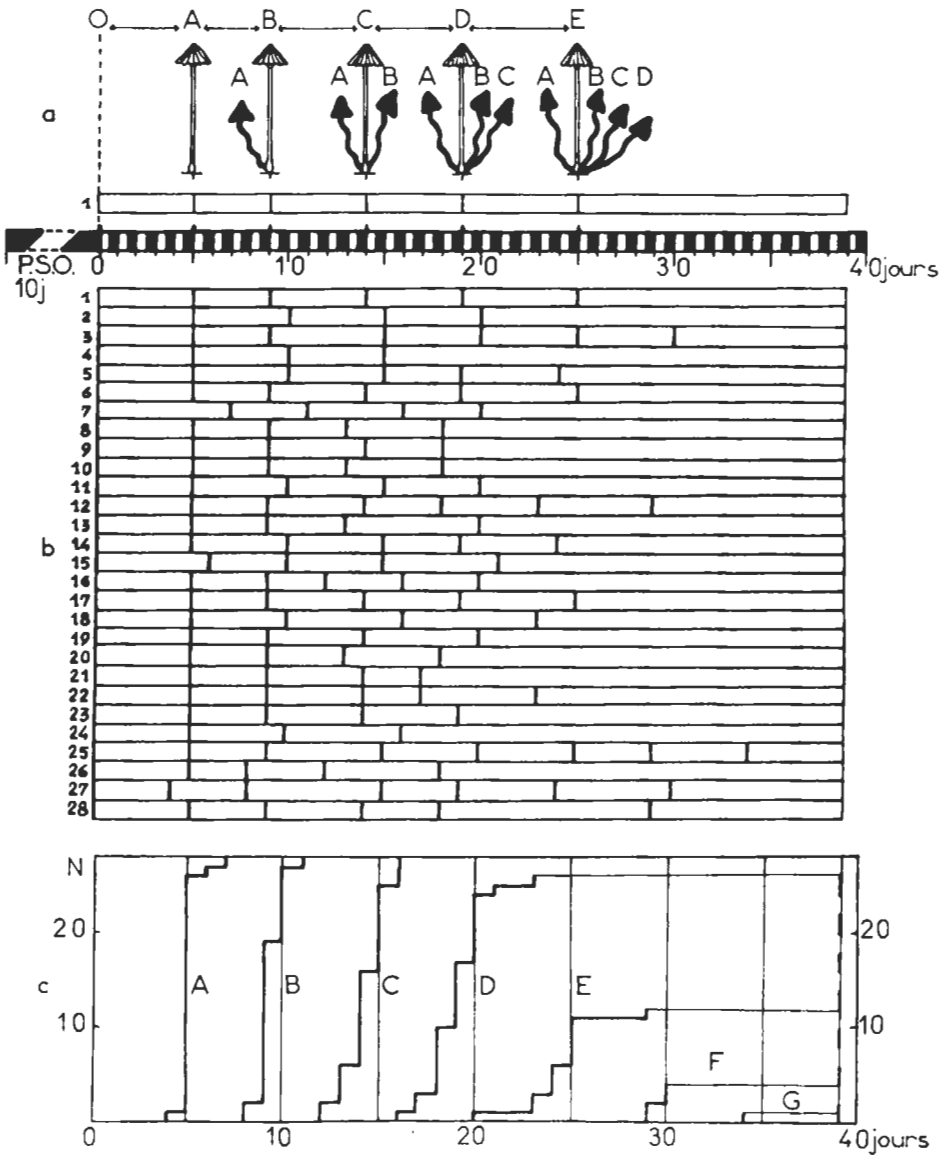
Figure 3 : Rythme de fructification de *C. congregatus* sous régime photopériodique, (alternances quotidiennes de 12 h de lumière et 12 h d'obscurité), à la température de $25 \pm 1^\circ \text{C}$, à l'issue d'un pré-séjour à l'obscurité d'une durée de 10 jours à la température de $25 \pm 1^\circ \text{C}$.

a : représentation et relevé journalier, en début de photopériode, des carpophores au stade 0 h des vagues successives de fructification pour la culture n° 1, en relation avec les photopériodes (en blanc, $250 \pm 30 \text{ lux}$) et les périodes obscures (en noir). A, B, C, D. : vagues de fructification successives.

(N.B. : les carpophores successifs naissent en des lieux souvent très différents et non pas forcément en un même point de la culture ; la représentation adoptée est schématique).

b : relevés journaliers effectués en début de photopériode, à partir des 28 cultures de la série. Chaque bande horizontale représente une culture et les index verticaux les dates où sont apparus les carpophores sporulants successifs dans chacune de ces cultures.

c : relevé journalier (N) vague par vague du Nombre des cultures de la série donnant ou ayant déjà donné au moins un carpophore de la vague correspondante au jour du relevé (bilan obtenu à partir de b).



12 h » ; après 3,5 à 4,5 jours d'illumination ininterrompue faisant suite à un pré-séjour à l'obscurité, ces ébauches sont caractérisées par un état de « sensibilité à l'obscurité (cf. *stade* — 36 h., évoqué ci-dessus) et ne peuvent poursuivre leur développement qu'après un obscurcissement convenable devant être lui-même impérativement suivi d'un nouveau séjour à la lumière (figure 1, séries c, e et g).

I-2) *Le rythme de fructification.*

Maintenus à la température de $25 \pm 1^\circ \text{C}$ et sous régime photopériodique, les mycéliums fructifères de *C. congregatus* produisent des carpophores mûrs (*stade* 0 h) selon un mode périodique à déterminisme endogène. En général, 4 à 6 jours (= périodes du rythme) séparent les débuts des photopériodes où peuvent être observés des carpophores sporulants (figure 3). Les mycéliums développés sur *milieu* 3 portent couramment 3 à 4 vagues successives de fructification (vagues A, B, C, D) voire davantage. Le rythme pourrait être contrôlé par deux « systèmes ». *Un système inhibiteur* : les jeunes primordiums de la vague de fructification en cours d'accomplissement à un moment donné, empêcheraient temporairement le développement des ébauches des vagues suivantes, soit par l'émission d'inhibiteurs, soit en détournant à leur profit le « potentiel de fructification » des mycéliums originels. *Un système stimulateur* : les carpophores mûrs apporteraient (ou restitueraient) des substances favorisant le développement des primordiums des vagues suivantes.

II) INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LA FRUCTIFICATION DE *Coprinus congregatus*.

II-1) *Déclenchement de la fructification et poursuite du développement des ébauches de carpophores à diverses températures* (d'après ROBERT et MANACHÈRE, 1971, et ROBERT, résultats non publiés).

Des séries de 28 à 33 cultures sont éclairées à l'issue d'un pré-séjour à l'obscurité à la température de 25°C (cf. *conditions expérimentales générales*). La lumière est donnée soit à raison de 12 heures par jour, soit de manière ininterrompue, à une température variable selon les séries de cultures, mais maintenue constante pour chacune d'entre elles (températures expérimentées : 10, 15, 20, 25, 30 et $35 \pm 1^\circ \text{C}$).

Sous régime photopériodique « 12 h, 12 h », les cultures produisent des carpophores normaux aux températures testées comprises entre 10 et 25°C incluses. Il faut 4 à 7 jours à 25°C , 5 à 7 jours à 20°C , 8 à 13 jours

à 15° C et 15 à 18 jours à 10° C, pour que les mycéliums fructifères produisent les carpophores sporulants correspondant à la première vague de fructification, dite *vague A* (figure 4). Les températures relativement basses, de 15 ou 10° C, n'empêchent donc pas la fructification, mais le temps nécessaire au développement des carpophores de la *vague A* est d'autant plus long que la température est plus basse. A la température de 30° C, les mycéliums produisent des ébauches de carpophores dont certaines atteignent un stade avancé proche du *stade o h* (on observe un allongement normal des pieds) mais qui finalement avortent, leurs chapeaux ne s'ouvrant pas complètement, ne projetant pas de spores et ne se lysant pas. Enfin, à la température de 35° C, aucun primordium n'est observable.

Sous éclairciment ininterrompu, aux températures comprises entre 20 et 30° C incluses, les mycéliums produisent des primordiums qui avortent en présentant une forme « inhibée » déjà décrite et caractérisée, en particulier par un non-allongement du stipe, une non-ouverture du chapeau et une non-production de spores (cf. figure 1, séries f et g). A la température de 35° C, aucun primordium n'est observable. Par contre, des cultures éclairées de manière continue à la température de 10° C produisent (à la différence de celles maintenues à 20, 25 ou 30° C) des carpophores atteignant normalement leur maturité, mais dont les pieds présentent finalement une longueur de 3 cm environ et dont les chapeaux se lysent après projection de basidiospores. A 15° C, on note une situation sensiblement intermédiaire entre celles observées à 10° C, d'une part, et à 20° C d'autre part : en ce qui concerne les primordiums de la première vague de fructification, certains présentent un développement morphologiquement normal (hormis une pigmentation des chapeaux un peu moins foncée), tandis que d'autres n'achèvent pas leur développement, avortant en présentant, par exemple, un chapeau enfermant des basidiospores, mais ne s'ouvrant pas et ne se lysant pas ; il advient fréquemment que les carpophores des vagues suivantes (vagues B, C...) achèvent normalement leur développement en nombre relativement important.

Rares sont les résultats précis concernant l'influence de la température sur la morphogenèse des carpophores de Basidiomycètes, ainsi que sur la formation des basidiospores. Peuvent être mentionnés les travaux de INGOLD et NAWAZ (1967) relatifs au Gastéromycète *Sphaerobolus stellatus* et qui ont montré qu'une basse température (7° C) n'empêche pas la fructification, tandis qu'une température de 25 °C suffit à inhiber le phénomène. Mme COUVY (1970) rapporte que, dans certaines conditions expérimentales, le froid provoque une augmentation du nombre de primordiums de *Agaricus bisporus* et une augmentation du poids total de carpophores obtenus ; la

température n'aurait pas d'influence sur les délais d'apparition des primordiums. LU (1972) indique que, sous éclairage continu, les mycéliums de *Coprinus lagopus* produisent des carpophores qui sont morphologiquement normaux aux températures de 25 et 35° C. Toutefois alors que, à 25° C, on observe au niveau des basides une caryogamie « normale », cette dernière ne peut s'accomplir à 35° C. Quoique les limites inférieures ou supérieures des températures, permettant une évolution normale des primordiums diffèrent d'une espèce à l'autre, les faits rapportés ci-dessus montrent l'existence d'analogies entre *C. congregatus*, d'une part, et *S. stellatus* ou *C. lagopus* d'autre part, dans les rapports existant entre la morphogenèse de leurs carpophores et le facteur « température ».

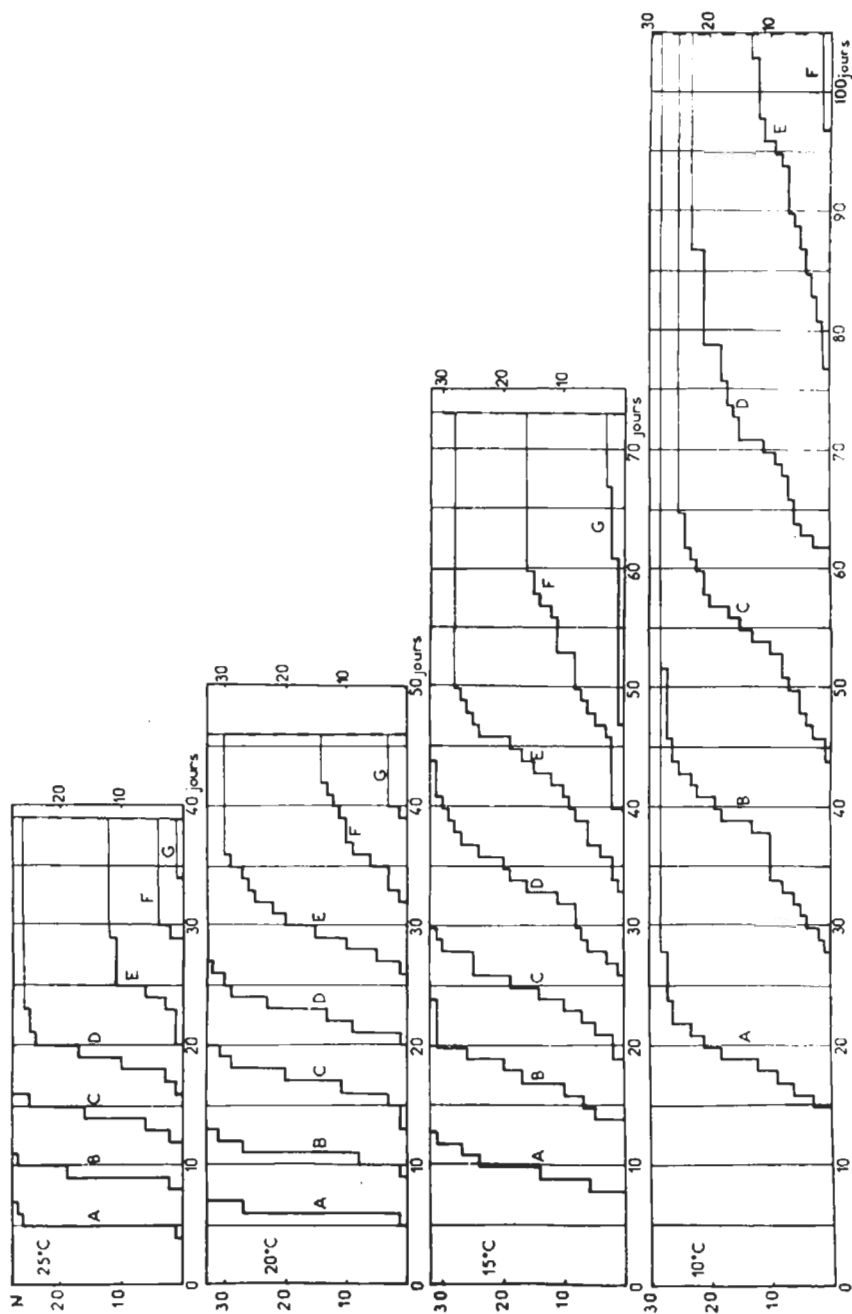
II-2) *Le rythme de fructification à diverses températures* (d'après ROBERT et MANACHÈRE (1971).

Le rythme de production de carpophores sporulants a été étudié dans le cas de séries de cultures « parallèles » placées dans des conditions thermiques différentes (10, 15, 20 ou 25 ± 1° C selon les séries), sous régime photopériodique, à l'issue d'un pré-séjour à l'obscurité d'une durée de 10 jours et à la température de 25 ± 1° C. Deux constatations essentielles résultent de ces expériences : d'une part, le nombre maximum de vagues de fructification produites par les cultures des diverses séries diffère peu, quelles que soient les températures considérées, les délais pour l'accomplissement de chacune des vagues étant seulement d'autant plus longs que ces températures sont plus basses ; d'autre part, les « périodes » du rythme (« période » = nombre de jours séparant les observations de carpophores mûrs successifs produits par un même mycélium) ont des valeurs d'autant plus grandes que la température de culture est plus basse (figure 4).

La littérature ne présente que peu d'information sur l'influence de la température sur les rythmes de production de carpophores de Basidiomycètes, rythmes dont on ne connaît d'ailleurs que peu d'exemples : les seuls cas décrits avec une certaine précision sont ceux du « Champignon de couche » (« périodes » du rythme : 8 à 14 jours selon COOKE et FLEGG, 1962), du Gastéromycète *Sphaerobolus stellatus* (« périodes » du rythme : 10 à 14 jours

Figure 4 : Rythme de fructification de *C. congregatus* sous régime photopériodique, (alternances quotidiennes de 12 h de lumière et 12 h d'obscurité) à diverses températures (10, 15, 20, 25 ± 1° C) à l'issue d'un pré-séjour à l'obscurité d'une durée de 10 jours à la température de 25 ± 1° C.

Chaque série expérimentale comporte 28 à 33 cultures.
(Présentation et légendes : cf. *figure 3*.)



selon FRIEDERISCHSEN et ENGEL, 1957, ALASOADURA, 1963) et de *Coprinus congregatus*. Comme dans le cas de notre Coprin, la période du rythme de fructification de *S. stellatus* croît quand la température diminue (ALASOADURA, 1963, INGOLD et NAWAZ, 1967).

II-3) *Influence d'une période froide sur la maturation de carpophores inhibés par un éclairage continu à la température de 25° C* (d'après ROBERT, 1971).

On sait que, sous éclairage ininterrompu, on obtient une fructification normale de *C. congregatus* à la température de 10° C environ, alors que, à 25° C environ, les cultures ne produisent pas de carpophores sporulants, mais seulement des ébauches qui avortent (cf. paragraphe II-1 et figure 1, série g). Toutefois on sait que les primordiums de la première vague de fructification développés à 25° C sous illumination continue à l'issue d'un pré-séjour à l'obscurité, atteignent un stade de sensibilité défini antérieurement (cf. paragraphe I-1), ceci généralement après 3,5 jours d'éclairage; si ces ébauches sont alors temporairement obscurcies (par exemple durant 12 heures), elles évoluent normalement en carpophores sporulants dans de courts délais (dans les 24 heures faisant suite à la fin de l'obscurcissement nécessaire).

Nous avons voulu observer l'effet du « remplacement » par une période froide de la période obscure nécessaire à la maturation d'ébauches de carpophores ayant atteint le stade de sensibilité à l'obscurité sous éclairage ininterrompu. Les résultats obtenus (figure 5) démontrent que la période d'obscurité indispensable à l'achèvement du développement des primordiums de *C. congregatus* à 25° C, peut être « remplacée » par une période de froid. La chute de température optimale pour obtenir une fructification normale de l'ensemble des cultures est proche de 10° C dans nos conditions expérimentales (température de culture de base : $25 \pm 1^\circ \text{C}$; chute thermique à $15 \pm 1^\circ \text{C}$ pendant 12 heures à compter du stade de sensibilité à l'obscurité).

Nos observations sont à rapprocher de celles de TSUSUÉ (1969) relatives à *Coprinus macrorhizus* f. *microsporus*. Les mycéliums de ce champignon soumis dès repiquage à un éclairage continu de 500 lux environ et à la température de 30° C, produisent des primordiums, mais, si les cultures sont maintenues à la température de 30° C, ces ébauches avortent sous une forme caractéristique à pied court et à chapeau ne s'ouvrant pas (cf. *C. congregatus* sous éclairage continu, à des températures comprises entre 20 et 30° C). Par contre, un séjour à 20° C d'une durée de 3 à 5 heures, au cours du 8^{me} jour de culture des mycéliums ayant produit de tels primordiums, suffit à permettre l'achèvement de leur développement,

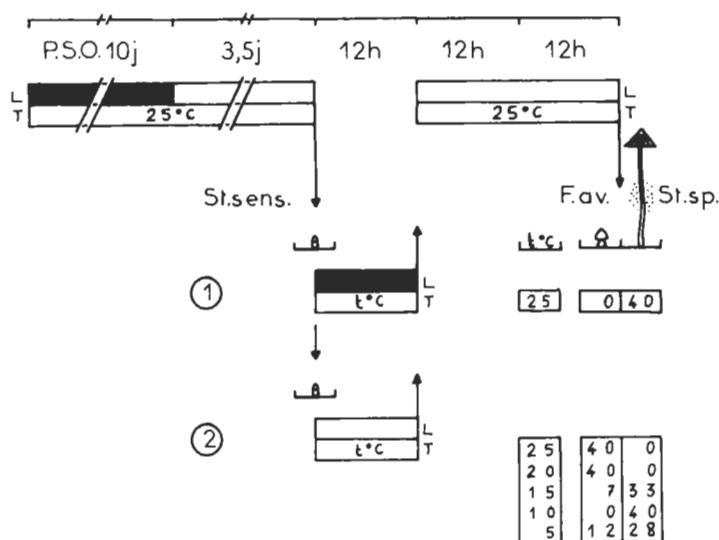


Figure 5: Comparaison de l'influence d'une période d'obscurité et d'une période froide sur le développement ultérieur des primordiums de *C. congregatus* ayant atteint le « stade de sensibilité à l'obscurité » (st. sens.).

Des primordiums au « stade de sensibilité à l'obscurité » sont obtenus, à 25 ° C, après un éclaircissement continu de cultures pendant 3,5 jours, faisant suite à un pré-séjour à l'obscurité (P.S.O.). A compter de ce stade (st. sens.) les cultures sont soumises à des régimes lumineux (L) et thermiques (T) différents selon les séries.

(1), *série témoin* : pendant 12 heures, les cultures sont placées à l'obscurité à t°C = 25° C, puis éclairées de nouveau de façon continue, toujours à 25° C.

(2), *séries expérimentales* : pendant 12 heures, les cultures sont maintenues à des températures différentes selon les séries (t°C = 25, 20, 15, 10 ou 5° C), puis simultanément soumises à la température de 25° C ; ces séries ne subissent aucun obscurcissement.

Chaque série, témoin ou expérimentale, comporte 40 cultures.

Les relevés de résultats ont été faits 24 heures après la fin du traitement par l'obscurité (1) ou par la température (2).

Pour chaque série, il est indiqué : le nombre de cultures présentant uniquement des primordiums sous des *formes avortées* (F. av.) et le nombre de celles présentant des carpophores ayant atteint le *stade de sporulation* (St. sp.).

En blanc : périodes éclairées.

En noir : périodes obscures.

24 heures après l'abaissement de température inducteur. Des résultats analogues viennent d'être obtenus par LU (1972) dans le cas de *Coprinus lagopus*. On sait que, sous éclairage continu, à 35° C, la caryogamie ne peut se produire au niveau des cellules hyméniales des carpophores de cette espèce, alors qu'elle est possible à 25° C. Toutefois, à 35° C les primordiums atteignent un certain état de sensibilité après environ 4,5 jours d'illumination ininterrompue faisant suite à un pré-séjour à l'obscurité : à ce stade, une caryogamie normale peut être déterminée soit par un séjour d'une durée de 10 heures à l'obscurité, soit par une chute thermique de 10° C pendant 12 heures (passage temporaire des cultures de la température de 35° C à celle de 25° C).

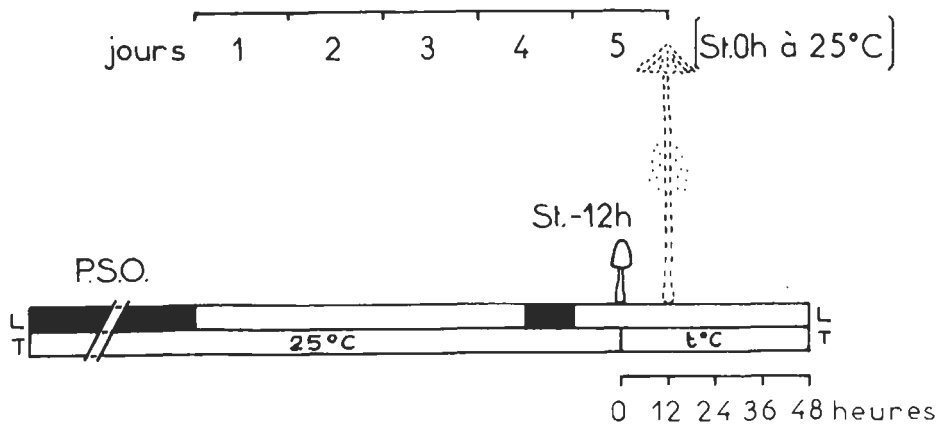


Figure 6 : Recherches relatives à l'influence de la température sur la phase finale du développement des carpophores de *C. congregatus* : conditions expérimentales.

Le stade — 12 h est obtenu à 25° C, sous le régime lumineux déjà décrit à la figure 1c. A cet instant, temps 0 de l'expérience, 7 séries de 40 cultures chacune sont placées en lumière continue à diverses températures, t° C (5, 10, 15, 20, 25 = témoin, 30, 35° C).

P. S. O. : pré-séjour à l'obscurité d'une durée de 10 jours.

L : régime lumineux (250 lux pendant les périodes éclairées).

En blanc : périodes éclairées ; en noir : périodes obscures.

T : régime thermique.

Le schéma en « pointillés » d'un carpophore au stade 0 h indique l'instant où l'on peut observer ce stade dans le cas de $t^{\circ}\text{C} = 25^{\circ}\text{C}$.

L'échelle inférieure, en heures, représente le temps écoulé depuis le début du traitement par la température $t^{\circ}\text{C}$ et fait référence pour les temps notés au-dessus des photographies de la *figure 7*.

II-4) Influence de la température sur la phase finale du développement des carpophores.

Au cours des expériences rapportées ci-dessus (cf. paragraphe II-1), nous avons constaté qu'à 30°C , sous régime photopériodique « 12 h, 12 h », les cultures produisent des primordiums dont certains n'achèvent pas leur développement bien qu'ils atteignent un stade avancé proche du stade 0 h (allongement normal des stipes, ouverture incomplète des chapeaux sans projection de spores ni lyse). Comme la morphogenèse semble normale sauf dans son terme, nous avons voulu déterminer l'influence de la température sur l'achèvement du développement des carpophores.

Des cultures sont placées à $25 \pm 1^{\circ}\text{C}$ dans les conditions d'éclairement indiquées à la figure 6 de manière à ce que l'on puisse sélectionner, après 4,5 jours, celles qui portent des primordiums au stade — 12 h. Ces dernières sont alors réparties en 7 séries de 40 cultures chacune :

— une série témoin maintenue à 25°C et dont toutes les cultures présentent des carpophores au stade 0 h, 12 heures environ après la sélection.

— 6 séries expérimentales placées chacune, jusqu'à avortement ou sporulation et lyse, à une des températures suivantes : 35, 30, 20, 15, 10 ou $5 \pm 1^{\circ}\text{C}$. Les délais entre le moment où a débuté le changement de température et celui où ont été observés les stades terminaux de développement des carpophores (avortés ou normaux) varient selon les séries, mais, pour chacune d'entre elles, tous les primordiums sélectionnés ont eu le même comportement sans exception.

Ces expériences ont permis d'établir qu'une hausse de température devient d'autant plus incompatible avec un développement normal des carpophores que l'augmentation thermique au-dessus de 25°C , et à partir du stade — 12 h, est importante. Dans le cas d'un passage de 25 à 30°C , les chapeaux renferment des spores mais on n'observe ni sporulation, ni lyse (figure 7). Pour le cas d'une élévation thermique de 25 à 35°C , l'avortement se fait à un stade encore plus précoce, l'allongement des stipes est un peu plus faible et, surtout, les chapeaux peu pigmentés ne présentent que peu de spores (figure 7). Nous savons qu'au stade — 12 h de nombreuses basides ont 4 noyaux et montrent des stérigmates, mais dont la plupart n'ont pas encore d'ébauches de spores à leurs extrémités ; à la température de 25°C , au delà de ce stade, la sporogenèse se produit normalement. Il semble donc qu'une hausse de température de 25 à 35°C , intervenant à partir du stade — 12 h, entraîne une perturbation de la sporogenèse.

Une baisse de la température de 25 à 20, 15 ou 10°C appliquée à ce même stade — 12 h ne semble pas modifier profondément le développement

normal des carpophores, ni la sporogénèse (figure 7); elle ne fait qu'augmenter le délai après lequel on observe le terme de la fructification, c'est-à-dire la sporulation et la lyse. Ce stade terminal est présent 12 h environ après le début du changement de température dans le cas de la série de cultures passées de 25 à 20° C, les primordiums se comportant ainsi de manière à peu près identique à ceux de la série témoin; la sporulation est toutefois plus abondante qu'à 25° C. La sporulation et la lyse ont lieu 13 h 30 environ après le changement de température dans le cas des primordiums passés de 25 à 15° C, et 19 h environ après ce changement dans le cas d'ébauches transférées de 25 à 10° C. En fait, il semble que plus la température est basse, moins les stipes des carpophores s'allongent, ceci ne s'observant bien que lorsque la baisse de température est importante (à 10° C et surtout à 5° C). A 5° C, le développement des carpophores est profondément perturbé : l'allongement des stipes n'a pour ainsi dire pas lieu, mais les chapeaux s'ouvrent et se lysent dans un délai très long, de l'ordre de 42 à 48 heures après le début du traitement par cette température (figure 7).

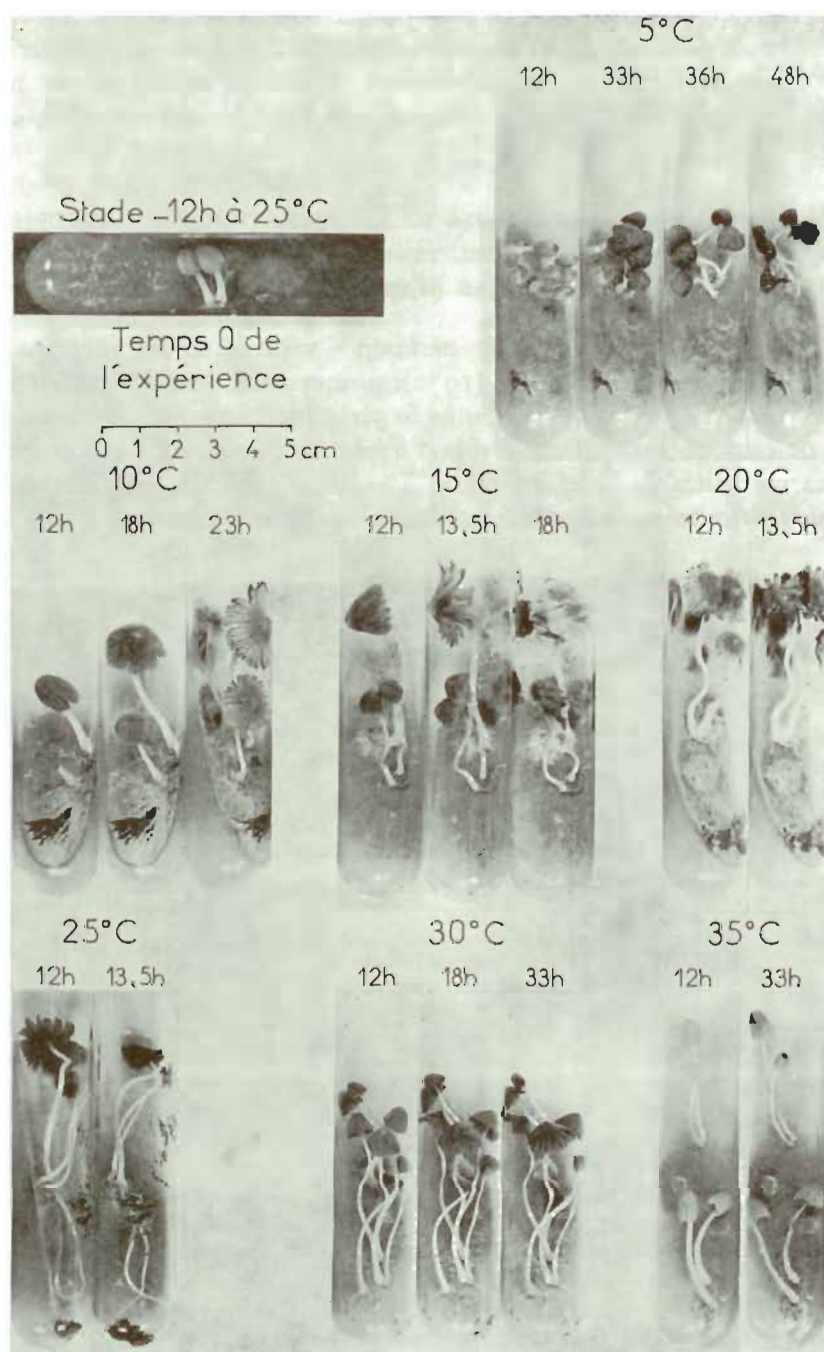
De ces expériences où la première partie du développement des carpophores s'est effectuée jusqu'au stade — 12 h à 25° C, il ressort donc que les températures relativement hautes, de 30 et 35° C, agissant sur la fin du développement de ces carpophores, n'empêchent pas l'allongement des stipes. Par contre, à ces températures, c'est le développement des chapeaux qui est plus ou moins inhibé : à 30° C on n'observe pas de lyse, il en est de même à 35° C où, de plus, la sporogénèse est anormale. De manière inverse, les températures relativement basses, de 10 et surtout 5° C, freinent l'allongement des stipes d'autant plus que la température est plus basse. A ces températures, les chapeaux se développent normalement sauf peut-être à 5° C où ils sont généralement plus petits, mais toutefois se lysent. La sporulation a lieu d'autant plus tardivement que la température est plus basse. Il en va de même dans le cas de *Sphaerobolus stellatus* (FRIEDERICHSEN et ENGEL, 1967).

Il semblerait donc que l'ouverture des chapeaux n'est pas directement dépendante de l'allongement des stipes, et que les deux phénomènes, même

Figure 7 : Influence de la température sur la phase finale du développement des carpophores de *C. congregatus*.

Conditions expérimentales : cf. figure 6.

Evolution morphologique de primordiums soumis, à compter du stade — 12 h, à des traitements thermiques différents (t° C = 5, 10, 15, 20, 25, 30 ou 35° C). Observations après divers « temps de traitement » (12 h ; 13,5 h ; ... 48 h) rapportés à l'échelle « heures » de la figure 6.



s'ils ont des rapports entre eux, ne sont pas totalement liés. Une étude cytologique et biochimique des stades de développement anormaux, obtenus à des températures extrêmes et décrits ci-dessus, devrait permettre de mieux comprendre les rapports entre la morphogenèse des carpophores et la sporogénèse.

III) VARIATIONS DU POTENTIEL DE RÉGÉNÉRATION DES CARPOPHORES DE *Coprinus congregatus* EN FONCTION DE LEURS STADES DE DÉVELOPPEMENT : DONNÉES PRÉLIMINAIRES (d'après BRET, 1973).

L'acceptation du terme « régénération » varie selon les auteurs. Nous l'utiliserons ici au sens de VIOT (1972), uniquement dans les cas où il y a formation de nouveaux primordiums à partir de carpophores, ou de fragments de carpophores, tenant le rôle d'implants. Nous avons cherché à préciser les modalités de la régénération à partir d'appareils reproducteurs de *C. congregatus* prélevés à différents stades de leur évolution.

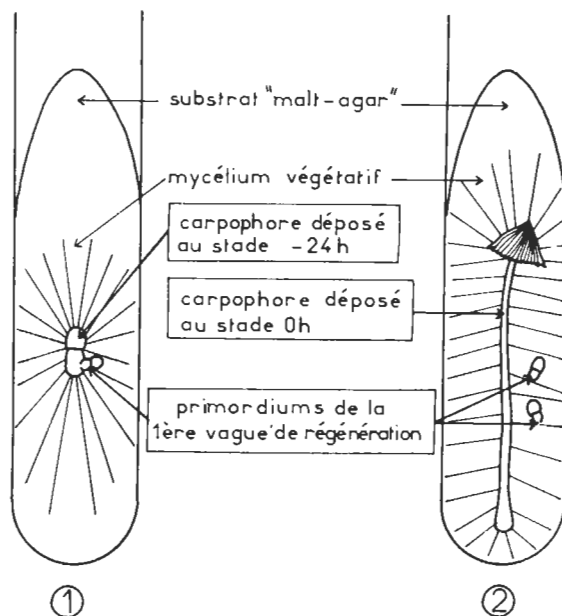


Figure 8 : Représentation schématique des deux modes de régénération à partir de carpophores entiers de *C. congregatus*.

(1) : régénération directe : ébauches formées au contact du carpophore (= cas *eb*_d, tableaux I et II).

(2) : régénération indirecte : ébauches formées dans le mycélium végétatif développé à partir du carpophore (= cas *eb*_i, tableaux I et II).

stades de développement des carpophore-implants	— 48 heures			— 36 heures			— 24 heures			— 12 heures			0 heure		
mode de régénération	eb _d	eb _i	eb _d + eb _i	eb _d	eb _i	eb _d + eb _i	eb _d	eb _i	eb _d + eb _i	eb _d	eb _i	eb _d + eb _i	eb _d	eb _i	eb _d + eb _i
1 ^{re} vague de fructification	88 %	10 %	2 %	100 %	0 %	0 %	90 %	10 %	0 %	90 %	10 %	0 %	40 %	50 %	10 %
2 ^e vague de fructification	68 %	22 %	10 %	80 %	12 %	8 %	65 %	31 %	4 %	54 %	39 %	7 %	8 %	82 %	10 %
3 ^e vague de fructification	12 %	88 %	0 %	14 %	78 %	8 %	7 %	90 %	3 %	20 %	70 %	10 %	8 %	92 %	0 %

TABLEAU I. — Pourcentages de *régénérations directe et indirecte* à partir de *carpophores entiers* prélevés à différents stades de leur développement.

Mode de régénération :

eb_d : cultures présentant uniquement des primordiums (°) de *régénération directe* (cf. figure 8, cas 1) ;

eb_i : cultures présentant uniquement des primordiums (°) de *régénération indirecte* (cf. figure 8, cas 2) ;

eb_d + eb_i : cultures présentant simultanément des primordiums (°) de *régénérations directe et indirecte*.

(°) : primordiums viables, ayant atteint le *stade 0 h*.

Des cultures sont soumises à nos conditions expérimentales usuelles (pré-séjour à l'obscurité de 8 à 9 jours, suivi d'un éclaircissement photopériodique du type « 12 h, 12 h », température: $25 \pm 1^\circ \text{C}$). Il est possible de prélever sur les mycéliums de ces cultures des primordiums à diverses étapes de leur développement. Les stades choisis ont été respectivement les stades — 48 h, — 36 h, — 24 h, — 12 h et 0 h. Les carpophores séparés des mycéliums originels sont déposés, soit entiers, soit amputés de leurs chapeaux, sur un substrat nutritif gélosé vierge (notre milieu 3). Les nouvelles cultures ainsi obtenues sont immédiatement soumises à leur tour au régime photopériodique « 12 h, 12 h », à la température de $25 \pm 1^\circ \text{C}$.

Deux types de régénérations peuvent être distingués (figure 8) :

— une « *régénération directe* », dans le cas où les ébauches régénérées sont formées au contact du carpophore tenant lieu d'implant ;

— une « *régénération indirecte* », dans le cas où les ébauches régénérées apparaissent sur le mycélium végétatif qui se développe à partir du carpophore-implant, et non sur ce dernier.

Sur milieu 3, on constate que le dépôt de carpophores entiers isolés à différents stades de leur développement, ou seulement des pieds de ces mêmes carpophores, conduit à la formation de nouveaux primordiums dans tous les cas : il y a donc toujours « régénération » au sens où nous avons défini ce terme précédemment, mais elle peut être soit directe, soit indirecte ;

stades de développement des carpophore-implants	— 24 heures			— 12 heures			0 heure		
mode de régénération	eb _d	eb _i	eb _d + eb _i	eb _d	eb _i	eb _d + eb _i	eb _d	eb _i	eb _d + eb _i
1 ^{re} vague de fructification	89 %	10 %	0 %	100 %	0 %	0 %	7 %	89 %	4 %
2 ^e vague de fructification	67 %	28 %	5 %	65 %	30 %	5 %	4 %	89 %	7 %
3 ^e vague de fructification	5 %	95 %	0 %	17 %	67 %	6 %	0 %	100 %	0 %

TABLEAU II. — Pourcentages de régénérations directe et indirecte à partir de stipes isolés à différents stades de développement des carpophores.

Mode de régénération : cf. TABLEAU I.

d'autre part, toutes les cultures développées à partir des carpophores (ou fragments de carpophores) - implants produisent plusieurs vagues de fructification selon le rythme habituel. Nos observations nous ont conduit à distinguer deux cas, selon que la régénération se fait à partir d'implants relativement jeunes (*stade* — 12 h et stades antérieurs au *stade* — 12 h) ou d'appareils reproducteurs au *stade* 0 h (tableaux I et II).

Avec les cultures provenant de carpophores entiers, ou amputés de leurs chapeaux, aux *stades* — 48 h, — 36 h, — 24 h, — 12 h, les modalités de la régénération sont analogues : on note un pourcentage élevé de régénération directe à la première vague de fructification, une légère diminution à la deuxième vague et une disparition presque totale à la troisième levée de carpophores ; corrélativement, le pourcentage d'ébauches provenant d'une régénération indirecte va en croissant d'une vague à la suivante. Dans une même culture, il y a donc, entre la première et la troisième vague de fructification, un « déplacement » progressif du potentiel de régénération depuis le carpophore-implant (ou fragment) vers le mycélium développé à partir de celui-ci.

Par contre, les cultures issues de carpophores entiers au *stade* 0 h (ou de pieds isolés correspondant au même stade) ont un comportement différent : en effet, dès la première vague de fructification, on note l'absence de régénération directe dans une majorité de cas (régénération à partir de carpophores entiers) ou dans une quasi-totalité de cas (régénération à partir de pieds isolés) au bénéfice d'une régénération essentiellement indirecte ; aux vagues suivantes de fructification seule subsiste, pratiquement, une régénération indirecte.

Ces résultats conduisent à admettre l'intervention de modifications physiologiques importantes au sein des carpophores de *C. congregatus* entre le *stade* 12 h et le *stade* 0 h. Ils peuvent être rapprochés d'autres faits (cf. ci-dessus, paragraphe 1-2), suggérant d'une part que les carpophores au *stade* 0 h, maintenus in situ sur le mycélium originel, apporteraient à ce dernier un « principe » susceptible de stimuler le développement d'autres primordiums et d'autre part que les carpophores jeunes (stades antérieurs au *stade* 0 h) d'une vague de fructification en cours d'accomplissement inhiberaient temporairement le développement des primordiums des vagues suivantes. Les hypothèses ci-dessus concernant *C. congregatus* et les faits sur lesquels elles sont appuyées, sont à rapprocher de quelques données relatives à d'autres espèces de Basidiomycètes. Ainsi SINDEN, TSCHIERPE et HAUSER (1962) considèrent que les primordiums de *Agaricus bisporus* en croissance, et n'ayant pas atteint leur maturité, empêchent la formation ou le développement d'autres ébauches dans leur environnement. D'autre

part, au cours de leurs recherches sur la production rythmée de carpophores, COOKE et FLEGG (1965), dans le cas du champignon cultivé, et INGOLD et NAWAZ (1967), dans celui de *Sphaerobolus stellatus*, ont montré que le prélèvement des ébauches d'une vague de fructification conduit à l'accélération du développement des carpophores de la vague suivante; l'accélération est d'autant plus importante que les primordiums sont plus jeunes. Ces faits concourent à suggérer l'existence d'un « principe de fructification » qui serait détourné au profit de certaines ébauches privilégiées. Des expériences de EGER (1965) pourraient laisser supposer que cet éventuel « principe » ne serait pas spécifique : des fragments de carpophores de *Flammulina velutipes* ou de *Agaricus bisporus* stimulent la fructification à partir de mycélium végétatif de *Pleurotus « Florida »*, de la même façon que le font d'ailleurs des fragments de carpophores du même *Pleurotus*.

Nos recherches ultérieures devront s'attacher à déterminer la ou les modifications responsables des variations du « potentiel de régénération » des carpophores de *C. congregatus* et à préciser l'intervention de l'hypothétique « principe » de fructification évoqué ci-dessus.

IV) REMARQUES PRÉLIMINAIRES SUR LES CARACTÉRISTIQUES CYTO-HISTOLOGIQUES DE LA MORPHOGENÈSE DES CARPOPHORES DE *Coprinus congregatus* (d'après HUGUENEY, en préparation).

Il est apparu utile d'entreprendre des recherches afin de reconnaître comment, du point de vue cyto-histologique, les ébauches des carpophores de *C. congregatus* se différencient du mycélium originel puis comment, à partir du « bourgeon initial », se déterminent les différentes parties de ces appareils reproducteurs (pieds, chapeaux, lamelles hyméniales, basides, basidiospores...). Ces travaux ont pour but de compléter nos connaissances actuelles sur la morphogenèse de ces carpophores : on sait que, jusqu'à présent, c'est essentiellement sur des critères morphologiques et physiologiques que de tels stades ont été décrits (cf. ci-dessus, paragraphe I-1); en ce qui concerne l'aspect particulier de la sporogenèse, quelques données cytologiques sont connues (MANACHÈRE, 1968).

Nous résumerons brièvement quelques-uns de nos résultats, obtenus par deux types d'observations : nous avons non seulement cherché à préciser par des techniques classiques (dissections, examens de coupes d'organes aux microscopes photonique et électronique) les caractéristiques cyto-histologiques de primordiums à divers stades, mais également tenté de suivre « in vivo » l'évolution d'ébauches (examens à la loupe, chronophotographie, chronocinématographie).

Notre matériel d'observation résulte de cultures réalisées dans les conditions expérimentales générales définies antérieurement. Les mycéliums sont donc conservés à la température de $25 \pm 1^{\circ} \text{C}$; ils sont placés sous le régime photopériodique de référence « 12 h, 12 h », à l'issue d'un pré-séjour à l'obscurité, le plus souvent d'une durée d'environ 10 jours.

IV-1) Les stades juvéniles du développement.

Les mycéliums de *C. congregatus* ne portent aucun primordium reconnaissable au sortir d'un pré-séjour à l'obscurité. Toutefois, dans les cas les plus favorables, de jeunes ébauches sont déjà visibles 10 heures après le début de la première photopériode (figure 2 A). Elles peuvent correspondre au stade — 110 h ss MANACHÈRE, dans la mesure où elles sont destinées à donner les carpophores au stade 0 h de la vague A, au début de la 6^{me} photopériode faisant suite au pré-séjour à l'obscurité, donc 5 jours après le début de l'éclairement des cultures, ce qui constitue le devenir le plus fréquent.

L'apparition des jeunes primordiums et leur évolution ultérieure sont souvent malaisées à suivre « in vivo », les cultures fructifères présentant

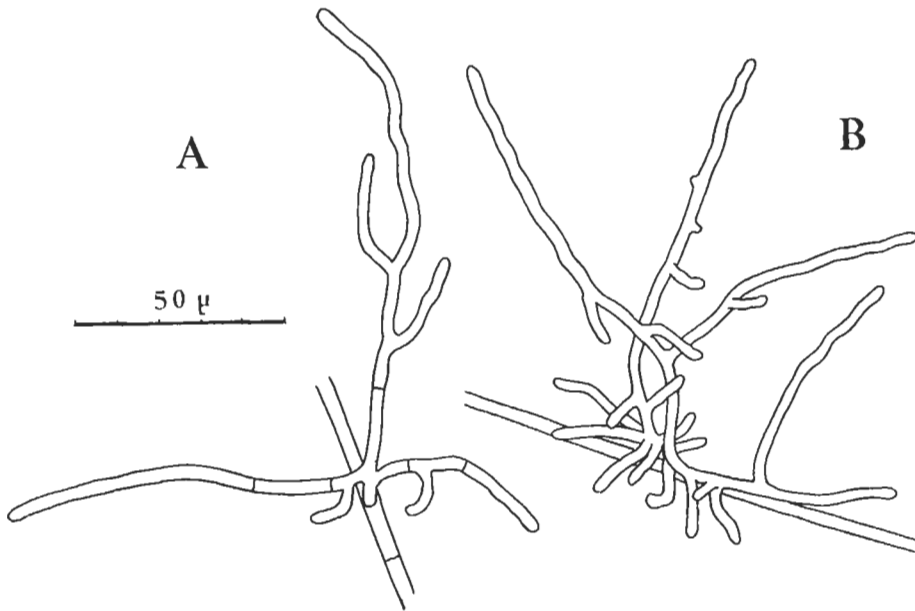


Figure 9 : Primordiums de *C. congregatus* : stades juvéniles.

A : stade — 110 h, environ : rapports entre la jeune ébauche et l'hyphe originelle (observation au microscope).

B : stade — 108 h, environ (d'après une photographie ; les septa ne sont pas visibles).

des surfaces irrégulières, de couleur ochracée, éventuellement envahies d'un mycélium aérien. Dans toute la mesure du possible, nous choisissons pour zones d'observation des plages où les hyphes végétatives, tant aériennes que profondes, sont peu abondantes et permettent de suivre l'évolution des primordiums à l'aide d'une loupe. Dans ces conditions, on observe un mycélium, immergé ou non, constitué par des hyphes de calibre varié (2,5 à 5 μ) et parallèles à la surface du substrat. L'ébauche primordiale apparaît comme une ramification issue d'une seule de ces hyphes (figure 9 A). L'hyphe originelle est apparemment sans caractéristique particulière, sinon qu'elle est toujours d'un calibre relativement important (4 à 5 μ). La jeune ébauche se ramifie et prend rapidement une allure buissonnante caractéristique qui la distingue sans ambiguïté de toutes les autres différenciations mycéliennes. Ainsi, les articles terminaux de certaines hyphes de ces primordiums présentent l'aspect et le comportement physiologique de poils caractéristiques du revêtement de carpophores à des stades de développement plus avancés : les uns comme les autres excrètent un liquide et portent en outre à leur partie terminale une couronne de cristaux microscopiques dont nous ignorons la nature.

Aux stades — 104 h à — 100 h, les primordiums se présentent comme des sphères hérissées de poils (figure 2 B). Leurs rapports avec les hyphes originelles ne sont plus reconnaissables : des ramifications mycéliennes se développent à partir des ébauches et entrent en contact, sinon en relation par anastomose, avec des hyphes végétatives présentes dans le milieu de culture ou à sa surface. Au stade — 96 h, on observe d'innombrables hyphes rayonnant dans le substrat, à partir de la base des primordiums : ces hyphes pourraient jouer un rôle dans la fixation et dans la nutrition du carpophore (figure 2 C).

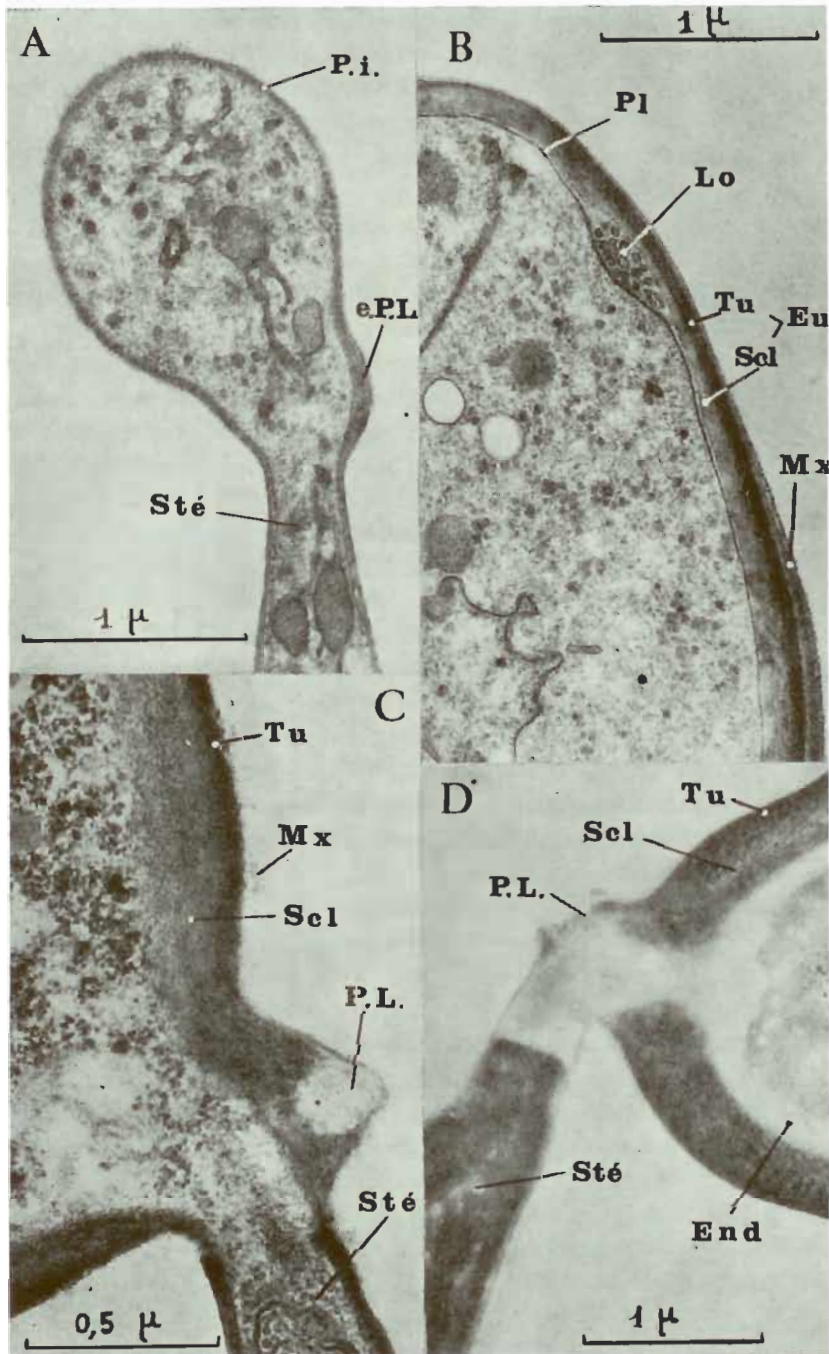
Les premières remarques rapportées ci-dessus appellent des recherches complémentaires. On doit néanmoins souligner que si les étapes terminales du développement des carpophores d'Agaricales sont actuellement connues avec une bonne précision pour de nombreuses espèces, les premières phases

Figure 10 : Quelques aspects du développement de la spore de *C. congregatus*.

A : stade — 10 h ; B : stade — 9 h ; C : stade — 7 h ; D : stade — 1 h ; End : Endosporium ; e.P.L. : ébauche du Punctum Lacrymans ; Eu : Eusporium ; Lo : Lomasome ; Mx : Myxosporium ; P.i. : Paroi indifférenciée ; Pl : Plasmalemme ; P.L. : Punctum Lacrymans ; Scl : Sclérosorium ; Sté : Stérigmate ; Tu : Tunica.

Remarques techniques : Fixations : KMnO_4 (A et B) ou Glutaraldéhyde, OsO_4 (C et D).

Contrastants : Acétate d'Uranyle et Citrate de Plomb.



de leur morphogenèse sont pratiquement ignorées (REIJNDERS, 1963). Seuls BREFELD (1877) et CHOW (1934) ont avancé que les primordiums de divers Coprins pourraient naître à partir d'un seul article mycélien ; nos observations, dans le cas de *C. congregatus*, tendent à confirmer leur point de vue.

IV-2) La formation de l'hyménium et la sporogenèse.

Dès le stade — 84 h, apparaissent à l'intérieur du primordium des articles terminaux, binucléés, rangés en palissade et formant l'ébauche du futur hyménium. L'apparition, au stade — 24 h du « noyau de fusion » dans nombre de ces cellules est le signe le plus marquant de la différenciation en baside de certains éléments hyméniaux. Au stade — 12 h, l'hyménium comprend d'une part des « pseudoparaphyses » binucléées, caractérisées par un cytoplasme « clair », un système vacuolaire important et une forte teneur en glycogène, d'autre part des basides ($20-25 \mu \times 6-8 \mu$) comportant quatre noyaux, un vacuome peu développé et un cytoplasme dense, riche en organites divers, mais pauvre en glycogène. L'évolution nucléaire au niveau des basides ne sera pas décrite ici : ce problème a fait l'objet de nombreux travaux, récemment encore concernant des Coprins, tels que *C. lagopus* (LU, 1967) et *C. congregatus* lui-même (MANACHÈRE, 1968).

Nous donnerons par contre quelques précisions sur la progression de la sporogenèse, actuellement mal connue chez les Hyménomycètes. La terminologie utilisée ci-après a été définie par BESSON et KÜHNER (1972 a et b). Les caractéristiques données pour chacun des stades au sens de MANACHÈRE, ne sont que le reflet d'une « moyenne », résultant du plus grand nombre possible d'observations : on gardera néanmoins en mémoire qu'un carpophore à un stade déterminé présente toujours des basidiospores d'âges légèrement différents. Au stade — 11 h, des vésicules qui représentent les jeunes spores, apparaissent à l'extrémité des stérigmates. Au stade — 10 h (figure 10 A), la paroi est encore indifférenciée. Au stade — 9 h (figure 10 B), la spore, beaucoup plus volumineuse, possède une paroi plus complexe dans laquelle on distingue, à l'extérieur un *myxosporium* d'épaisseur inégale (surtout abondant sur la face ventrale), recouvrant un *eusporium* déjà différencié en une *tunica* et un *sclérosporium*. La présence de lomasomes est un des premiers signes de la différenciation du pore germinatif. La spore grandit pratiquement jusqu'au stade — 8 h où elle atteint généralement ses dimensions définitives ($10-14 \mu \times 5,5-7 \mu$). Au stade — 7 h (figure 10 C), la limite entre *tunica* et *sclérosporium* s'estompe, peut-être en relation avec le début de pigmentation de la paroi, laquelle est très visible au stade — 6 h. Sur la face interne du *sclérosporium* se dépose alors une couche qui sera à

l'origine de l'*endospore*. Les quatre noyaux inclus dans chaque baside passent dans les stérigmates à partir du *stade* — 4 *h* et pénètrent dans les quatre spores correspondantes entre le *stade* — 4 *h* et le *stade* — 3 *h*. Nous n'avons pu observer la formation du bouchon apiculaire qui semble se produire relativement tard (au *stade* — 1 *h*?). Peu avant sa projection (*stade* 0 *h* et au delà), la basidiospore présente un contenu extrêmement dense, riche en réserves et dans lequel on reconnaît deux noyaux. On notera une opposition entre d'une part les jeunes spores caractérisées par un « cytoplasme clair » et des organites bien distincts et d'autre part les spores mûres, remplies de réserves et très déshydratées. La déshydratation de ces basidiospores pourrait être directement liée à un rejet de liquide observable « *in vivo* » au niveau de l'apicule (en examinant, par exemple, des spores vivantes montées dans de l'huile de paraffine). L'excrétion se produit au niveau d'une structure particulière que nous avons appelée par ailleurs « *punctum lacrymans* » (HUGUENEY, 1972). Cette différenciation apparaît au *stade* — 10 *h* : on observe alors une modification très localisée sur la face dorsale de l'apicule (figure 10 A); elle demeure bien reconnaissable quand on examine des spores plus âgées (figure 10 C et D). On notera que le rejet de liquide, évoqué ci-dessus à propos de *C. congregatus*, caractérise en fait, selon BULLER (1922, 1931), les spores mûres de la plupart des Basidiomycètes; cet auteur attribue à l'excrétion en question un rôle physiologique dans le déterminisme de la sporulation. Sans exclure l'hypothèse de BULLER, nous pouvons penser que le rejet de liquide au niveau du « *punctum lacrymans* » permet aussi à la spore d'atteindre un degré de déshydratation qui pourrait lui conférer une certaine « aptitude à la résistance ».

Pour fragmentaires qu'ils soient, les résultats résumés ci-dessus témoignent de ce qu'il est possible d'envisager une étude « dynamique » de la sporogenèse de *C. congregatus*, tant sur le plan cytologique que sur le plan physiologique. Aucune étude approfondie de ce type n'a, jusqu'à présent, été conduite dans ce sens chez les Basidiomycètes, du moins à notre connaissance.

BIBLIOGRAPHIE

- ALASOADURA S. Q., 1963. — Fruiting in *Sphaerobolus* with special reference to light. Ann. Bot. G. B., 27, 123-145.
- BESSON M. et KÜHNER R., 1972 a. — Recherches sur la structure du pore germinatif des Coprinacées (Agaricales). C. R. Acad. Sci. Paris, 274 D, 2162-2166.
- BESSON M. et KÜHNER R., 1972 b. — La paroi sporique chez les Coprinacées (Agaricales). C. R. Acad. Sci. Paris, 275 D, 21-25.
- BREFELD O., 1877. — Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze III. Arthur Felix, Leipzig.

- BRET J.-P., 1973. — Variations du potentiel de régénération des carpophores de *Coprinus congregatus* Bull. ex. Fr. en fonction de leur stade de développement. C. R. Acad. Sci. Paris, 276 D, 1847-1850.
- BULLER A. H. R., 1909. — Researches on fungi, vol. I ; 1922, *ibid.*, vol. II ; 1931, *ibid.*, vol. IV. Nouvelle édition (1958), Hafner Publishing Co., New York.
- CHOW C. H., 1934. — Contribution à l'étude du développement des Coprins. Le Botaniste, 26, 89-232.
- COOKE D. et FLEGG P. B., 1962. — The relation between yield of the cultivated mushroom and stage of maturity at picking. J. hort. Sci., G. B., 37, 167-174.
- COOKE D. et FLEGG P. B., 1965. — The effect of stage of maturity at picking on the flushing of crops of the cultivated mushroom. J. hort. Sci., G. B., 40, 207-212.
- COUVY J., 1970. — Action du froid et des radiations ultraviolettes sur l'induction de la fructification d'*Agaricus bisporus* (Lange) Sing. (= *Psalliota hortensis* Cke). C. R. Acad. Sci. Paris, 271 D, 2102-2105.
- EGER G., 1965. — Untersuchungen über die Bildung und Regeneration von Fruchtkörpern bei Hutzpilzen. I. *Pleurotus Florida*. Arch. f. Mikrobiol. All., 50, 343-356.
- FRIEDERICHSEN I. et ENGEL H., 1957. — Beiträge zur Kenntnis des Abschnurrhythmus und des Farbstoffs von *Sphaerobolus stellatus* (Thode) Pers. Planta, All., 49, 578-587.
- FRIEDERICHSEN I. et ENGEL H., 1967. — Der Einfluss der Temperatur auf die Sporenabgabe von *Sphaerobolus stellatus* (Thode) Pers. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 80, 339-344.
- HUGUENY R., 1972. — Ontogenèse des infrastructures de la paroi sporique de *Coprinus cineratus*. Quel. var. *nudisporus* Kühner (Agaricales). C. R. Acad. Sci. Paris, 275 D, 1495-1498.
- HUGUENY R. (en préparation). — Recherches sur le développement du carpophore de quelques Agaricales. Thèse Sciences.
- INGOLD C. T. et NAVAZ M., 1967. — Sporophore production in *Sphaerobolus* with special reference to periodicity. Ann. Bot. G. B., 31, 791-802.
- LU B. C., 1967. — Meiosis in *Coprinus lagopus* : a comparative study with light and electron microscopy. J. Cell. Sci. G. B., 2, 529-536.
- LU C. T., 1972. — Dark dependence of meiosis at elevated temperatures in the Basidiomycete *Coprinus lagopus*. J. Bacteriol. U.S.A., 111, 833-834.
- MANACHÈRE G., 1967. — Déroulement de la fructification de *Coprinus congregatus* Bull. ex. Fr., en relation avec les conditions d'éclairement. Bull. Soc. Mycol. Fr., 83, 257-285.
- MANACHÈRE G., 1968. — Influence des conditions d'éclairement sur le déroulement des phénomènes cytologiques au cours de la sporogénèse de *Coprinus congregatus* Bull. ex. Fr. C. R. Acad. Sci. Paris, 267 D, 2111-2114.
- MANACHÈRE G., 1970. — Recherches physiologiques sur la fructification de *Coprinus congregatus*. Bull. ex. Fr. : action de la lumière ; rythme de production de carpophores. Ann. Sci. Nat. Bot. Paris, 12^e série, 11, 1-96.
- REIJNDERS A. F. M., 1963. — Les problèmes du développement des carpophores des Agaricales et de quelques groupes voisins. Uitgeverij Dr. W. Junk. Den Haag (La Haye).
- ROBERT J.-C., 1971. — Effet favorable d'une période froide sur la maturation de carpophores de *Coprinus congregatus* Bull. ex. Fr. inhibés par un éclaircissement continu. C. R. Acad. Sci. Paris, 273 D, 154-157.

- ROBERT J.-C. et MANACHÈRE G., 1971, paru 1973. — Influence de la température sur le rythme de fructification de *Coprinus congregatus*. Bull. ex Fr. : remarques préliminaires. 96^e Congrès des Sociétés Savantes de France, Toulouse, 1971, Sciences, Tome 3, 119-129.
- SINDEN J. W., TSCHIERPE H. J. et HAUSER E., 1962. — Transplantation of sporophores as a new method for studying growth and nutritional factors of mushrooms. Mushroom Science, 5, 250-266.
- TSUSUÉ Y. M., 1969. — Experimental control of fruit-body formation in *Coprinus macrorhizus*. Development, Growth and Differentiation, 11, 164-178.
- Viot M., 1972. — Physiologie de la morphogenèse des carpophores du genre *Asterophora* (Basidiomycètes, Agaricales). Thèse Doctorat 3^e cycle, Lyon.

Département de Biologie végétale,
Laboratoire de Mycologie associé au C.N.R.S.,
Université Claude-Bernard (Lyon I),
43, boulevard du 11-Novembre-1918, F - 69621 Villeurbanne.

SOCIETE LINNEENNE DE LYON
33, RUE BOSSUET — 69006 LYON

Commission paritaire n° 52 199
Le gérant : Marc Terreaux