



TRAVAUX MYCOLOGIQUES

dédiés à

R. KÜHNER

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

LE DÉVELOPPEMENT DE DEUX ESPÈCES DE CORTINARIACEAE ET LA NATURE DU BULBE PRIMORDIAL

par A.F.M. REIJNDERS

Summary. — The development of two species of the family (tribus) Cortinariaceae with a marginate primordial bulb has been examined. The primordia originate in the apical part of the bulb. *Inocybe asterospora* is somewhat isocarpous, but *Cortinarius calochrous* is distinctly pileocarpous. The bulb and this mode of development enable the species to a long subterranean delay giving rise in this way to robust specimens. The bulb is not a part of the stem but belongs to the plectenchyma which is formed by the mycelium in so many Agaricales before the primordium is initiated. This particular development and other features point to the thesis that species with a marginate bulb are highly specialized forms. The margin of the bulb is an adaptation to obstruct the cavity of the hymenophore.

INTRODUCTION

On trouve parmi les Agaricacées différents groupes dont les espèces possèdent un stipe se terminant par un bulbe robuste. Ce bulbe est parfois immarginé. Il ne faut pas confondre ce bulbe avec la base renflée du stipe, telle que nous la voyons p. ex. chez le *Clitocybe clavipes* (REIJNDERS 1963 : Pl. 14, fig. 1, 2). Un vrai bulbe se présente chez *Amanita*, *Volvaria*, des espèces de *Pluteus*, *Macrolepiota*, *Agaricus*, *Cortinarius* (Scauri), *Cortinellus*, *Inocybe* (*Marginatae*), *Conocybe* (groupe *tenera* et groupe *intrusa*), *Squamanita*, *Delicatula integrella*. On connaît le développement de diverses espèces des genres *Cortinarius* et *Inocybe* (REIJNDERS 1963 : tableau synoptique 170, 174). Mais jusqu'à présent, on n'a étudié qu'une seule espèce à bulbe du genre *Inocybe* : *Inocybe petiginosa* ; selon DOUGLAS (1916 : 330, Pl. XII), le *Cortinarius lilacinus* — une espèce que nous ne connaissons pas — possède également un bulbe, mais il est curieux de relever que jusqu'à présent, la littérature ne fasse mention que d'une seule espèce de Scauri dont on a étudié le développement des carpophores : *C. caesiocanescens* (MOSER 1960). Aussi avons-nous fait de longs efforts pour découvrir du matériel de ces espèces : celui de *I. asterospora* provient d'un bois sur sol argileux près de Zeist (Hollande), celui de *C. calochrous* a été récolté dans le N.-E. du Jutland pendant le congrès européen de 1970. Les deux espèces ont été découvertes au pied de hêtres.

Pour la technique de l'examen voir REIJNDERS 1963: p. 17 et suivantes.

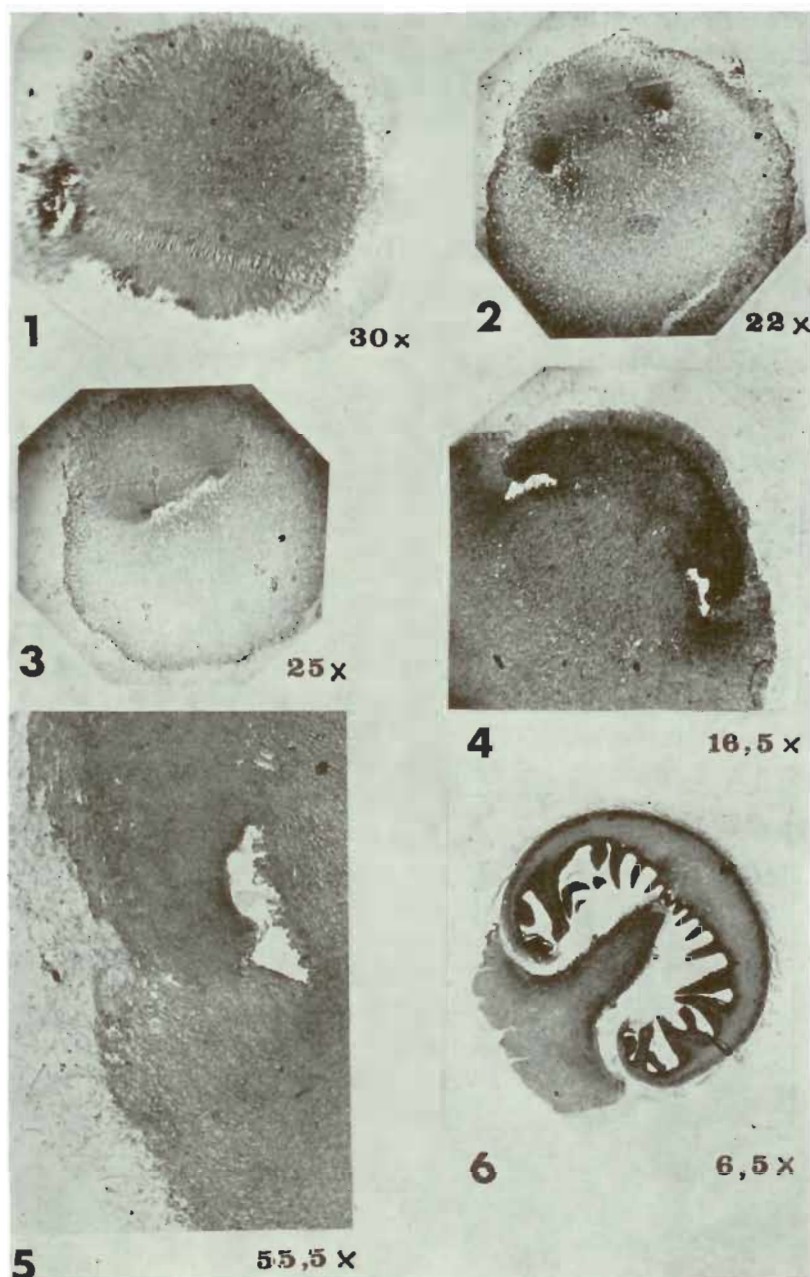
Inocybe asterospora Quél.

1. Le plus jeune stade que nous allons représenter (Pl. I fig. 1) se compose d'un globule (d. $\pm 1,35$ mm) à tissu emmêlé et homogène (d. des h. $1,5-3 \mu$). Le corps sphérique est entouré d'une écorce à h. un peu plus mince, à l'extérieur de celle-ci se trouve un voile à h. extrêmement lâches et minces (d. des h. $1-1,5 \mu$): on a appelé parfois une telle enveloppe éphémère *un voile mycéliel*, on pourrait aussi penser à un protoblème au sens d'ATKINSON. Cette petite boule représente le début du bulbe primordial au sein duquel le développement du carpophore se déroulera.

2. 3. Celui-ci occupe la partie supérieure du bulbe (Pl. I fig. 2, d. $1,5$ mm¹). On y observe un dôme chromophile entouré de tissu emmêlé de la partie périphérique du bulbe. Les hyphes dans le dôme sont également entrelacées et bien serrées, à l'exception de celles au-dessus de la marge piléique et dans celle-ci, qui sont parallèles et recourbées vers le bas. Un peu plus vers l'intérieur, le début de l'hyménophore est manifeste par quelques hyphes palissadiques chromophiles. Le stipe est également déjà esquissé par la direction longitudinale des hyphes sous le dôme; cependant, cette partie est encore peu étendue (longueur $0,47$ mm.). Elle passe brusquement en haut au tissu emmêlé du dôme et en bas à celui du bulbe dont les cellules sont déjà en partie très élargies (d. jusqu'à 16μ). La Fig. 3 de la Pl. I d'une coupe tangentielle du même primordium traduit les mêmes particularités: on note la zone très courte à hyphes longitudinales. La chambre sous les hyphes palissadiques est traversée par quelques hyphes minces et lâches: le lipsanenchyme.

4. La fig. 4 de la Pl. I représente une coupe d'un stade plus avancé (d. 3 mm) qui résulte de l'accroissement simultané et coordonné de toutes les parties. Le stipe s'élevant de la partie basale du bulbe — qui est toujours formée d'hyphes larges et emmêlées — se compose d'hyphes strictement parallèles à des cellules également enflées (d. $\pm 10 \mu$). Cette partie a maintenant ± 1 mm de haut. Latéralement à la zone centrale et pédiculaire, on observe la chambre annulaire sous les jeunes feuillettes dont la trame s'avère divergente, comme d'habitude. Dans cette cavité, des hyphes émanant de la surface du pied se dirigent obliquement en haut; plusieurs de ces poils se transforment en caulocystides dont le développement est donc retardé par comparaison à l'*Inocybe petiginosa* (REIJNDERS 1963: 80).

1. La largeur du primordium est toujours prise au niveau de l'hyménophore.



Pl. I: *Inocybe asterospora* Quél.

Entre le voile universel qui constitue en effet la partie supérieure et extérieure du bulbe et les hyphes emmêlées de la trame du dôme piléique, se différencie une assise métachromatique à hyphes strictement parallèles et périclines : le cutis (piléopellis) du chapeau qui va se crevasser en une multitude de fibres dans les stades ultérieurs, donnant ainsi naissance à la couverture caractéristique de l'*Inocybe*.

5. La couche extérieure du bulbe dont les hyphes sont également périclines par la croissance de la marge piléique, va se rompre au niveau de celle-ci. La photo 5 de la Pl. I montre que les hyphes déchirées étaient auparavant confluentes ; on observe des fragments d'hyphes détériorées et, tout à l'extérieur, les derniers restes du voile mycéliel.

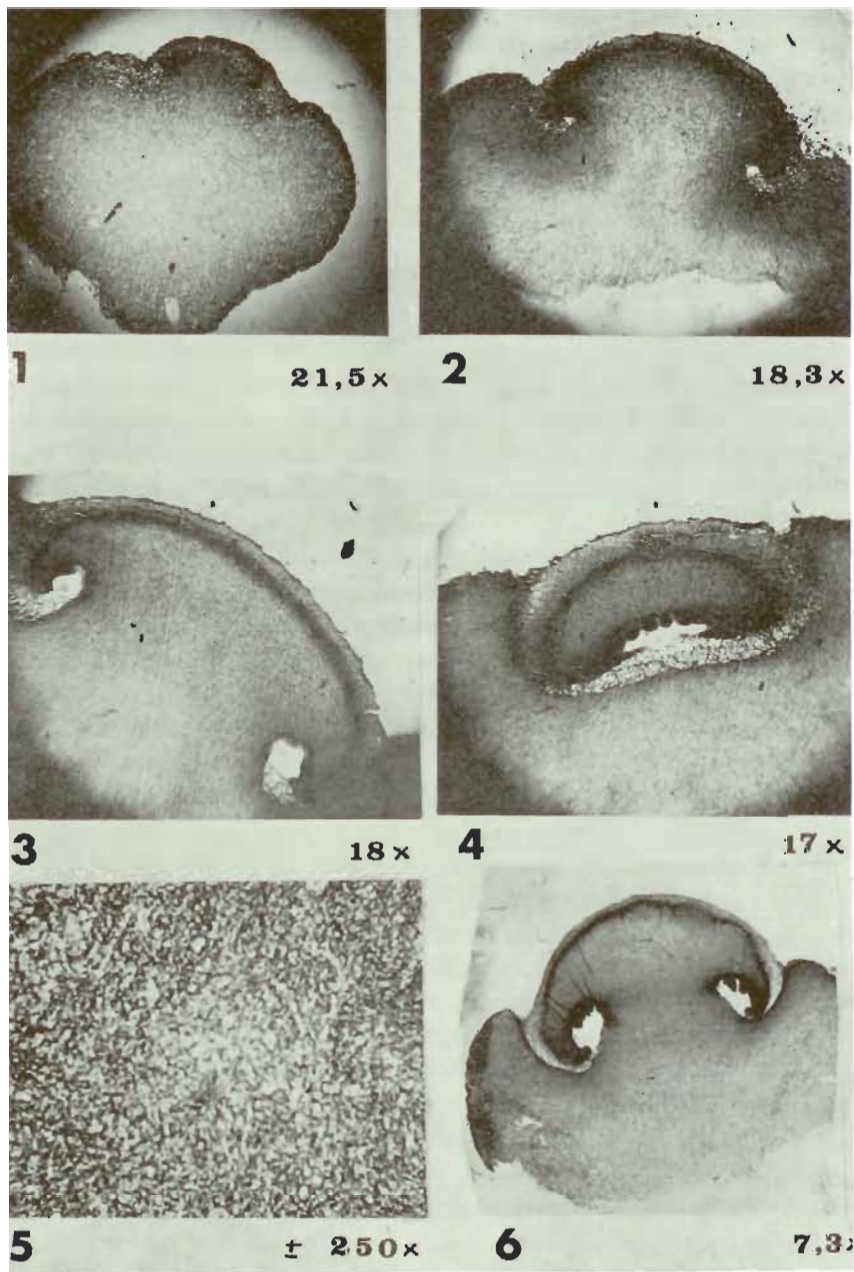
6. Pour terminer, nous reproduisons la coupe presque médiane d'un stade avancé (jeune champignon, Pl. I fig. 6) montrant que le voile universel est fragmenté (de sorte que les fibres sur le chapeau proviennent du piléopellis) et que la marge piléique infléchie touche encore le bulbe marginé.

Cortinarius calochrous Pers. ex Fr.

1. Dans le bulbe primordial, dont une coupe médiane a été photographiée (Pl. II fig. 1 - d. 1,7 mm), la première différenciation a déjà commencé. On voit l'ébauche du piléus se dessiner dans la partie supérieure du bulbe par un dôme chromophile à hyphes densément emmêlées et riches en protoplasme. (d. $\pm 1,5 \mu$). Quand on observe de tels globules du dehors, on remarque à sa partie apicale une petite papille proéminente (*Inocybe asterospora*, *Amanita*, REIJNDERS 1963, Pl. 55, fig. 3, 4, etc.). Ailleurs, le tissu du bulbe se compose d'hyphes emmêlées et déjà enflées (d. dans la partie basale jusqu'à 8μ). Le dôme est entouré du voile universel (d. des hyphes $2 - 3 \mu$) qui représente simplement la continuation de l'écorce du bulbe avec une bande de tissu contiguë.

2. Dans le stade suivant (Pl. II fig. 2 ; d. 4,1 mm ; le bulbe de ce *Scaurus* est déjà de bonne heure plus large que haut), la marge piléique et le début de l'hyménophore, dont les hyphes palissadiques sont dirigées vers le bas, se sont constitués. Entre l'enveloppe du primordium, le voile universel, et la trame du chapeau, se trouve une zone chromophile, le futur cortex. Par endroits, ces éléments du voile ont déjà commencé à se gélifier : l'aspect muqueux des *Phlegmacium* est donc une caractéristique du voile universel ou bien de la couche extérieure du bulbe primordial située au-dessus du chapeau. Les cellules tout au fond du bulbe sont déjà très grosses.

3. 4. 5. Les trois figures suivantes représentent des coupes et des détails



Pl. II: *Cortinarius calochrous* Pers. ex Fr.

d'un même stade (d. du bulbe 5,6 mm). La coupe médiane (Pl. II fig. 3) démontre que, même dans ce stade relativement avancé, le pied n'a qu'à peine commencé à se développer. On trouve cependant une zone étroite (hauteur $\pm 0,7$ mm) où les hyphes s'étendent par prépondérance en sens longitudinal entre les flancs de la chambre annulaire qui, dans sa partie inférieure, est parcourue par quelques hyphes du lipsanenchyme réduit. Ce lipsanenchyme ne se distingue du reste guère des hyphes du voile universel non gélifié.

Il faut bien faire remarquer que la marge piléique infléchie est entourée d'un bourrelet du bulbe, de sorte que la cavité au plafond de laquelle se développent les lames, est complètement fermée. Le bord qui détermine naturellement la forme du bulbe adulte des *Scauri*, se compose d'hyphes densément emmêlées à cellules courtes (d. jusqu'à $\pm 10 \mu$); les alvéoles qui sont fréquentes dans les parties plus âgées du bulbe, manquent ici. Les autres structures sont conformes à celles du stade précédent; la gélification du voile a fait des progrès.

La coupe tangentielle (Pl. II fig. 4) a été insérée pour démontrer encore une fois, la position enfoncée du chapeau. Les lames se forment par plissement. La fig. 5 de la Planche II montre le tissu presque pseudoparenchymatique du bourrelet, excroissance qui n'est sans doute pas accidentelle.

6. Pour terminer, nous montrons la coupe médiane d'un jeune champignon émanant du bulbe et entouré de l'excroissance qui deviendra ensuite le bord du bulbe (Pl. II fig. 6, d. du chapeau 4,4 mm, du bulbe 8,2 mm). Cependant, la partie pédiculaire est encore peu étendue dans ce stade (hauteur 1,5 mm).

DISCUSSION

Mode de développement. L'étude du développement de ces deux espèces nous paraît instructive à plusieurs points de vue. Dans les deux cas, le primordium prend naissance dans la partie apicale du bulbe primordial. Il est possible aussi que les premières différenciations se manifestent au milieu du bulbe (*Amanitopsis*, REIJNDERS 1963: 354, *Agaricus*, etc.). L'ordre de succession des parties est intéressant. Pour caractériser le développement du stipe, nous avons étudié la direction longitudinale des hyphes dans cette partie, direction qui est toujours visible à un moment donné. L'*Inocybe asterospora* s'avère être alors *piléo-stipitocarpe*, mais étant donné que la marge piléique s'ébauche dans un stade précoce et que les premières hyphes de l'hyménophore sont alors visibles, on pourrait parler aussi d'*isocarpe*. Mais le *Cortinarius calochrous* est nettement *piléocarpe*. Quant à l'angiocarpie, il y a un voile universel qui se gélifie chez le *Cortinarius*

(*Phlegmacium*). Dans les deux cas, le lipsanenchyme est réduit, mais il se distingue pourtant quelque peu du voile universel, de sorte qu'il est préférable de qualifier ces deux espèces de *bivélangiocarpes*. Mais étant donné que le voile universel est formé ici par la couche extérieure du bulbe, le terme *bulbangiocarpe* serait également applicable (REIJNDERS 1963 : 234).

Il paraît que le bord du bulbe est une excroissance tendancieuse qui a pour objet d'aider la cavité, dans laquelle l'hyménium se développe, à se fermer. Mais chez le *Cortinarius*, ce bord est beaucoup plus développé dans un stade précoce que chez l'*Inocybe*. Tout comme la gélification du voile, ce phénomène est donc une des nombreuses adaptations dont dispose la nature pour éviter le dessèchement. Nous pourrions le comparer (voir REIJNDERS 1963 : 291) à la stipitangiocarpie des *Mycènes basipèdes* ; KÜHNER a parlé de pseudoangiocarpie.

Bulbe primordial. Le bulbe primordial n'est pas une partie du stipe, étant donné que ce dernier se développe plus tard que le bulbe et à l'intérieur de celui-ci. Le bulbe est évidemment un organe à part qui est d'abord formé par le mycélium au profit du développement. Le tissu du bulbe est probablement homologue à une expansion du plectenchyme qu'on trouve comme une espèce de stroma ou croûte sous le stipe de nombreux carpophores. Il se pourrait même qu'une telle natte de plectenchyme constitue le fond de tous les carpophores des Ag. : nous avons fréquemment constaté que ce tissu se trouvait au bout du stipe d'exemplaires coupés par nous, mais étant donné que cette partie est généralement très sale, nous avons dû enlever souvent le bout du stipe avant l'inclusion à la paraffine. Des recherches modernes portant sur la morphogénèse, ont démontré que ce plectenchyme est très important pour la détermination de parties qui se développent plus tard (WESSELS 1965 : *Schizophyllum commune* ; JACQUES-FÉLIX 1967-1968 : *Armillaria mellea*), et il y a lieu de penser aussi que le plectenchyme joue un rôle important dans la transmission des substances. C'est ainsi que le bulbe primordial peut servir de réservoir de substances nutritives, permettant la croissance d'un grand champignon.

Le bulbe primordial n'est pas un sclérote, tel que nous le rencontrons chez le *Coprinus stercorarius* ou le groupe du *Collybia tuberosa*. Le sclérote est un organe qui a pour première fonction d'assurer la durabilité, la qualité pérenne d'une partie qui germe facilement. Par ailleurs, il arrive que plusieurs carpophores se développent sur ce sclérote. Il n'est pas impossible que l'épaississement bulbeux au pied du *Squamanita odorata* occupe une place intermédiaire entre le sclérote et le bulbe (BAS 1965).

Piléocarpie. Les primordiums de l'*Inocybe asterospora* sont piléostipitocarpes ou isocarpes, mais ceux du *Cortinarius calochrous* sont nettement

piléocarpes. Jusqu'à présent, nous avons rencontré la piléocarpie chez des espèces des genres *Amanita*, *Volvaria*, *Limacella* et *Macrolepiota*, donc dans un secteur du système qui est fort éloigné du *Phlegmacium* et de l'*Inocybe*. Ce fait nous paraît très important. Il paraît que cette modification dans l'ordre de succession des parties pendant l'évolution des Agaricales, est survenue en divers endroits et indépendamment. *La piléocarpie est probablement une adaptation au développement des primordiums dans un bulbe.* Le retardement de la formation et de l'élongation du stipe garantit un long développement à l'intérieur du bulbe, ce qui permet la croissance d'un grand champignon à large chapeau. Ainsi, *le bulbe primordial en son ensemble, est considéré comme un moyen permettant la croissance de gros champignons.* Par ailleurs, les formes rondes du bulbe et du chapeau, ainsi que l'obstruction complète de la cavité de l'hyménophore, assurent une perte d'humidité minimum pendant cette phase du développement.

L'hyménocarpie chez les chromosporés constitue probablement une même adaptation au développement au milieu d'un plectenchyme préformé (*Conocybe*, *Bolbitius*, *Agrocybe*, *Stropharia*, *Panaeolus*, *Psathyrella*, espèces de *Coprinus*). Mais ici, le bulbe est beaucoup plus petit et il reste petit. Pour ces genres, le corps ovale ou rond dans lequel le développement s'effectue, ne sert pas à produire de grandes espèces, mais pour former un carpophore complet dans le sol qui peut se déployer rapidement. Pour l'*Agaricus*, ce sont encore de gros champignons; ici aussi c'est l'hyménocarpie qui se présente et non pas la piléocarpie. Ainsi la concentration du développement (voir REIJNDERS 1963: 221 et suiv.) est susceptible de servir à ces fins.

Phylogénie. MOSER (1960: 30-32) décrit quelques observations sur le développement du *C. caesiocanescens* qui fait partie des *Scauri*. Fort probablement, le chapeau se différencie d'abord dans le bulbe primordial après le voile universel. MOSER oppose à ce type A, un type B où le stipe serait le premier à se différencier. Mais la description de ce type B est si brève, qu'il n'est pas clair comment le chapeau prend naissance, ni à quoi l'auteur distingue le stipe. Le *C. pholideus* étudié par SAWYER (1917), le *C. traganus* examiné par KÜHNER (1926), les espèces de *Cortinarius* qui ont été étudiées par DOUGLAS (1916) et les *Inocybe* étudiés également par ce dernier auteur (1920), figurent dans le Tableau synoptique (REIJNDERS 1963: 170-173 et 174-177). Bien que la stipitocarpie semble parfois se produire, la plupart de ces espèces sont piléostipitocarpes, ce qui veut dire que, au moment où commence à se manifester le sens longitudinal des hyphes du pied, on distingue néanmoins au-dessus une zone de plectenchyme

qui fait apparemment partie du premier tissu du piléus. De toute façon, le primordium de toutes ces espèces est beaucoup plus mince, sauf celui du *C. lilacinus* qui paraît être un *Inolome*. Quant au *C. traganus*, bien que le primordium soit d'abord « une boule de 1 mm » (KÜHNER 1926 : 165-166), il présente bientôt un primordium plus oblong et « le chapeau et le stipe se forment simultanément.

Selon MOSER (l.c. : 32), des cultures permettraient de produire le type de développement plus mince, même pour les espèces qui présentent normalement le type A (*Scauri*). Il se demande lequel de ces types est primitif et dans quelle mesure il pourrait être influencé par des facteurs de l'ambiance. Il nous semble, cependant, que la forme extérieure est bien plus susceptible d'être influencée par ces facteurs que l'ordre de succession des parties lors du développement qui nous paraît être fixé et héréditaire.

Quelques espèces du genre *Cortinarius* dont nous avons étudié le développement, mais dont nous n'avons pas (encore) publié le résultat : *C. subtortus*, *C. hemitrichus* et *C. acutus*, n'ont pas non plus de primordium bulbeux, bien que celui de *subtortus* possède dès le début une base de stipe enflée. Les deux dernières espèces à primordium mince sont probablement piléostipitocarpes.

Nous avons souligné à plusieurs reprises que nous considérons les primordiums stipitocarpes comme une caractéristique primitive. Ici, nous voyons d'abord (sauf peut-être le plectenchyme basal dont nous avons parlé plus haut) un faisceau d'hyphes parallèles : le stipe. Le chapeau se forme plus tard par le déploiement de ces hyphes ou par leur enlacement dans le centre. Nous qualifions ceci de primitif parce que : *a.* ce mode de croissance se rapproche le plus de celui des *Aphyllorphorales*, *b.* lors de tout développement d'un carpophore des *Agaricales*, il en reste encore quelque chose (marge piléique) (REIJNDERS l.c. : 336 et suiv.).

Aussi n'hésitons-nous pas à énoncer comme notre opinion que le *vigoureux développement du bulbe primordial de certains groupes déterminés, doit être considéré comme une caractéristique spécialisée*. (Cf. aussi MOSER l.c. : 68 et suiv.). Il est clair que la piléocarpie accentue encore cette spécialisation. Nous estimons que les espèces à bulbe primordial sont des espèces évoluées et nous sommes encore fortifiés dans notre opinion en relevant d'autres caractéristiques de ces groupes. Il y a une tendance parmi ceux qui s'occupent de la phylogénie à considérer les grandes espèces, uniquement parce qu'elles sont grandes, comme étant déjà une caractéristique de spécialisation (voir p. ex. H. THIERS sur l'évolution des bolets dans PETERSEN 1971). Nous n'oserions pas affirmer que c'est toujours et partout valable pour les *Agaricales* (*Tricholomataceae* ?). Mais il nous paraît

certain que le bulbe primordial est un organe qui permet de développer de grandes espèces.

Conclusions

1. Le bulbe primordial est une expansion du plectenchyme que l'on trouve sous le stipe de beaucoup, sinon de toutes les Agaricales.
2. La piléocarpie et probablement aussi l'hyménocarpie sont connexes au développement dans un bulbe, retardant la formation du stipe et la période d'élongation.
3. Le bulbe primordial n'est pas la même chose qu'un sclérote.
4. Le bulbe primordial permet la croissance de gros champignons.
5. Le bulbe primordial, la modification dans l'ordre de succession des parties de l'embryon pendant le développement et la forte élongation des cellules sont des caractéristiques spécialisées, de sorte que les espèces à bulbe primordial doivent être considérées comme étant plus évoluées que les espèces à primordiums minces.
6. Le bord du bulbe des *Scauri* et des *Inocybe marginatae* constitue une des nombreuses structures que la nature a développées pour permettre l'occlusion de la cavité lamellaire dans un jeune stade afin de protéger l'hyménophore.
7. La couche muqueuse sur le chapeau des *Scauri* est probablement surtout une caractéristique du voile universel.

BIBLIOGRAPHIE

- BAS C., 1965. — The genus *Squamanita*. Persoonia 3 : 331-364.
- DOUGLAS G. E., 1916. — A study of development in the genus *Cortinarius*. Am. J. Bot. 3 : 319-335.
- DOUGLAS G. E., 1920. — Early development of *Inocybe*. Bot. Gaz. 70 : 212-220.
- JACQUES-FÉLIX M., 1967-1968. — Recherches, etc., sur des rhizomorphes de champignons supérieurs et sur le déterminisme de leur formation. Bull. Soc. Mycol. Fr. 83 : 5-103 ; 84 : 161-307.
- KÜHNER R., 1926. — Contribution à l'étude des Hyménomycètes, etc. Thèse Paris, 164-167.
- MOSER M., 1960. — Die Gattung *Phlegmacium*. Heilbrunn : 440 p.
- PETERSEN R. H., 1971. — Evolution in the higher Basidiomycetes. Knoxville : X + 562.
- REIJNDERS A. F. M., 1963. — Les problèmes du développement des carpophores des Agaricales, etc. Den Haag : XV + 412 p.
- SAWYER W. H., 1917. — The development of *Cortinarius pholideus*. Am. J. Bot. 4 : 520-532.
- WESSELS J. G. H., 1965. — Morphogenesis and biochemical processes in *Schizophyllum commune* Fr. Wentia 13 : 1-113.

De Schuilenburgh B 72,
Amersfoort (Pays-Bas).

SOCIETE LINNEENNE DE LYON
33, RUE BOSSUET — 69006 LYON

Commission paritaire n° 52 199
Le gérant : Marc Terreaux