

BULLETIN MENSUEL
DE LA
SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

FONDÉE EN 1822

RECONNUE D'UTILITE PUBLIQUE PAR DECRET DU 9 AOUT 1937
des SOCIÉTÉS BOTANIKQUES DE LYON, D'ANTHROPOLOGIE ET DE BIOLOGIE DE LYON
REUNIES
et de leurs GROUPES REGIONAUX : ROANNE, VALENCE, etc.

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

TRESORERIE :

T A R I F

	1979
Abonnement France	60 F
Membre scolaire	30 F
Abonnement Etranger	66 F
Changement d'adresse, inscription ou réintégration en sus	8 F

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

SOMMAIRE

CAPELLANO A. et MOIROUD A. — Etude de la dynamique de l'azote à haute altitude. II: Etude ultrastructurale de l'endophyte des nodules d' <i>Alnus viridis</i> Chaix ..	383
DAJÓZ R. — Coléoptères <i>Cerylonidae</i> nouveaux ou peu connus	441
RAYMOND H.-L. — Répartition écologique des <i>Tabanidae</i> (Diptera) adultes du département des Hautes-Alpes	453
KÜHNER R. — Les grandes lignes de la classification des Agaricales, Plutéales, Tricholomatales (suite)	545

Marasmius.

COLLYBIA : *M. acervatus, confluens, dryophilus, fuscopurpureus, inodorus, peronatus*. MARASMIELLUS : *M. candidus, ramealis, tricolor*. MICROMPHALE et espèces voisines : *M. cf. cauvetii, foetidus, hariolorum*. MARASMUS : *M. alliaceus, androsaceus, cohaerens, epiphyllodes, epiphyllus, globularis, littoralis (= epodius), lupuletorum, oreades, rotula, scorodonius, wettsteinii*.

Melanoleuca.

M. brevipes, cognata, grammopodia, melaleuca (= graminicola), polioleuca, strictipes Karst., *substrictipes* Kühner, *subbrevipes*.

Mycena.

HYDROPUS, selon SINGER : *M. scabripes, subalpina*. MYCENELLA : *M. salicina* et une espèce à spores gibbeuses restée indéterminée. PARAMYCENA : *M. flavoalba, floridula, olida, ochrogaleata* Favre. MYCENA : *M. amicta, avenacea, capillaripes, capillaris, cinerella, citrinomarginata, crocata, elegans, epipterygia, filopes, flavescens, flavipes, flos-nivium, galericulata, galopus, haematopus, maculata, olivascens, polygramma, praecox, quercus-ilicis, rosella, rubromarginata, sanguinolenta, strobilicola, viridimarginata, viscosa, vitrea, vulgaris, xantholeuca, zephyra*.

Omphalia.

FAYODIA sensu SINGER : *O. pseudoclusilis, striatula*, plus le *Myxomphalia*. GERRONEMA : *O. marchantiae* (Sing. et Clém.), *postii*. HYDROPUS : *O. marginella*. LEPTOGLOSSUM : *O. rickenii* (Sing. ex Hora) (= *rustica* Fl. anal.). MYXOMPHALIA : *O. maura*. OMPHALIASTER : *O. asterospora, borealis* (M. Lange et Skifte). PHAEOTELLUS : *O. griseopallida, var. tetraspora*. PSEUDOOMPHALINA : *O. graveolens*. RICKENELLA : *O. fibula, mellea* (Sing.-Clém.), *setipes*. OMPHALINA : *O. brownii* (B. et Br.), *chionophila* Lamoure, *clusilis, demissa, epichysium, grisella, hepatica, kuehneri* Lamoure, *obatra* Favre, *onisca, pseudomuralis* Lamoure, *pyxidata, rivulicola* Lamoure, *velutipes* Orton.

Panellus.

MYXODERMA : *P. mitis*. SARCOMYXA : *P. serotinus*. SCYTINOTUS : *P. violaceofulvus*. PANELLUS : *P. stipticus*.

Panus.

P. conchatus.

Phyllotopsis.

P. nidulans.

Pleurotellus.

CHEIMONOPHYLLUM : *P. candidissimus*. PLEUROCYBELLA : *P. porrigens*.

Pleurotus.

PLEUROCYBELLA : *P. lignatilis*. PLEUROTUS : *P. cornucopiae, corticatus, ferulae, ostreatus*.

Rhodopaxillus.

R. densifolius, irinus, nudus, paneaolus, saevus, sordidus.

Rhodotus.

R. palmatus.

Ripartites.

R. tricholoma.

Russula.

R. emetica, foetens, nigricans, ochroleuca, queletii.

Tricholoma.

CALLISTOSPORIUM : *T. exsculptum, olivascens.* DERMOLOMA : *T. cuneifolium.* PORPOLOMA : *T. elytroides, metapodium, pes-caprae.* TRICHOLOMOPSIS : *T. ornatum, rutilans.* TRICHOLOMA : *T. acerbum, albobrunneum, album, argyraceum, atosquamosum* et f. *squarrulosum, aurantium, cingulatum, columbetta, equestre, flavobrunneum, focale, fucatum, goniospermum, groanense Viola, hybridum, hygrophorus, inamoenum, imbricatum, juranum, luridum, pessundatum, populinum, portentosum, saponaceum, sejunctum, sulfureum, terreum, ustale, vaccinum, virgatum.*

Xeromphalina.

X. campanella, cornui, fulvobulbillosa.

++. En majorité, les spores du carpophore sont binucléées.

Amanita.

A. boudieri, caesarea, citrina, crocea, echinocephala, eliae, gemmata, muscaria, pantherina, phalloides, porphyria, solitaria, strangulata, umbrinolutea, vaginata, verna, vittadinii.

Clitocybe.

C. alexandri (Spores uninucléées en nombre à peine inférieur à celui des spores binucléées), *C. subsericella* Romagnesi (par ses spores binucléées et par l'absence de boucles, cette espèce fait penser à plusieurs *Omphalia* sensu lato).

Voir aussi à *Omphalia*.

Collybia.

FLAMMULINA : *C. velutipes.* OUDEMANSIELLA : *C. mucida.*

Geopetalum.

G. carbonarium.

Hygrophorus.

HYGROCYPHE : *H. aurantiolutescens* Orton, *biminiatus* Kühner, *brevisporus* Moeller, *cantharellus, chlorophanus, citrinovirens* Lange, *coccineocrenatus* Orton, *conicus, euroflavescens* Kühner (= *flavescens* sensu FAVRE), *helobius* Arnolds, *ingratus* Jensen et Moeller, *intermedius, laetus, langei, nitiosus* Blytt, *nitratus, obrusseus, ovinus, pseudocuspидatus* Kühner, *reidii* Kühner (= *marchii* sensu ORTON), *rhodophyllus* Kühner, *spadiceus, squamulosus* Ell. et Ev., *subglobisporus* Orton, *substrangulatus* Orton, *turundus*, sensu Hesler-Smith, *unguinus*. HYGROTRAMA : *H. atropunctus, hymenocephalus.* HYGROPHORUS : *H. olivaceoalbus.*

Laccaria.

L. amethystina, laccata, proxima.

Lentinus.

L. adhaerens, degener, lepideus.

Limacella.

L. furnacea, glioderma, illinita, lenticularis.

Lyophyllum.

TEPHROPHANA : *L. boudieri, inolens, plexipes (= tesquorum).*

Omphalia.

CHRYSOMPHALIA : *O. chrysophylla.* GERRONEMA : *O. wynniae (= abiegna).*
PSEUDOCITOCYBE : *O. cyathiformis, obbata.* OMPHALINA : *O. clusiliformis, obscurata, sphaerospora* Lamoure, *trigonospora* Lamoure.

Panus.

P. fulvidus.

Pleurotellus.

Phaeotellus : P. acerosus et var. *latisporus* Favre.

Schizophyllum.

S. commune.

Tricholoma.

PORPOLOMA : *T. luteovirens.*

β. Carpophores où dominant les basides bisporiques.

En majorité les spores d'un carpophore renferment au moins deux noyaux, souvent 3 ou 4.

Clitocybe.

OMPHALIA : *C. lituus.*

Delicatula.

HEMIMYCENA : *D. crispula.*

Fayodia.

F. bisphaerigera.

Geopetalum.

HOHENBUEHELIA : *G. longipes.*

Laccaria.

L. tortilis.

Marasmius.

M. limosus.

Mycena.

MYCENELLA : *M. bryophila.* MYCENA : *M. iodiolens, tenella.*

Omphalia.

GERRONEMA : *O. ericetorum* sensu Singer (= *O. umbellifera* sensu J.E. Lange). PHAEOTELLUS : *O. griseopallida.*

Pleurotellus.

PHAEOTELLUS : *P. acerosus, var. tenellus.*

b. CARPOPHORES PARTHENOGENETIQUES.

α. En majorité, les basides sont bisporiques.

(Chez les espèces où le déroulement des phénomènes nucléaires a pu être entièrement suivi, la baside ne renferme que deux noyaux au moment où poussent les stérigmates).

+ . En majorité, les spores ne renferment pas plus d'un noyau.

Delicatula.

HEMIMYCENA : *D. cyphelloides* Orton, *quisquiliaris*.

Hygrophorus.

CAMAROPHYLLUS : *H. niveus*.

Marasmius.

M. tremulae.

Mycena.

HYDROPUS : *M. scabripes*. MYCENELLA : *M. salicina* et une espèce à spores gibbeuses restée indéterminée. PARAMYCENA : *M. olida*, *speirea*. MYCENA : *M. avenacea*, *chlorinella*, *erubescens*, *galericulata*, *pseudopicta*, *smithiana*, *speirea*.

++ . En majorité, les spores sont binucléées.

Hygrophorus.

HYGROCYBE : *H. conicus*.

Mycena.

M. simia Kühner.

Omphalia.

O. velutina (= *grisella*).

β. En majorité, les basides sont tétrasporiques.

+ . En majorité, les spores sont uninucléées.

Mycena.

M. atromarginata, *niveipes* (dans ces deux espèces, la baside ne renferme que deux noyaux au moment où poussent les stérigmates), *avenacea*.

Omphalia.

O. luteolilacina Favre (dans cette espèce, la baside renferme quatre noyaux au moment où poussent les stérigmates).

++ . En majorité, les spores sont binucléées.

(La baside renferme quatre noyaux au moment où poussent les stérigmates).

Omphalia.

O. ericetorum sensu Singer (= *umbellifera* sensu J. E. Lange), *luteovitelina* Pilat et Nannf.

2°. LE COMPORTEMENT NUCLEAIRE DANS LES GERMINATIONS ET DANS LES MYCELIUMS.

Chez les *Tricholomatales*, les premières recherches étendues sur ce thème ont été effectuées dans notre Laboratoire par H. C. YEN (1947-1950). A ses résultats, nous ajoutons, dans les listes qui suivent, outre ceux de nos investigations personnelles, ceux publiés ou aimablement communiqués par D. LAMOURE, Professeur, et ceux, restés inédits, qui figurent dans les Diplômes d'Etudes supérieures de BARDIN, Maître de conférences, ALAMANDY, BERLIOUX, COSTE-CLÉMENT, FICHER et RAT, toutes personnes ayant travaillé, soit sous notre direction, soit sous celle de D. LAMOURE.

a. TRICHOLOMATALES DONT LES MYCELIUMS PRIMAIRES SONT UNIQUEMENT FORMES D'ARTICLES UNINUCLÉES. (Fig. 11).

Dans leur immense majorité, les *Tricholomatales* étudiées ont des mycéliums primaires de ce type. Sont dans ce cas, non seulement presque toutes les espèces dont la spore est elle-même uninucléée, mais encore d'autres, comme *Collybia velutipes*, *Mycena simia*, *Omphalia obscurata*, *trigonospora*, *Schizophyllum commune*, dont la spore renferme deux noyaux. Dans ces dernières espèces, la régulation se fait dès la germination de la spore ou peu après, soit avant toute division des noyaux qu'elle contenait, du fait de l'édification (souvent dans le tube germinatif) d'une cloison qui les sépare, soit, comme nous l'avons parfois observé chez *Collybia platyphylla*, sitôt après l'achèvement de la première division de chacun des deux noyaux de la spore; ces divisions nucléaires se produisent bout à bout et non côte à côte, car la paire de noyaux de la spore ne constitue pas ici un dicaryon; de ce fait, lorsqu'une cloison sépare les deux noyaux issus de la division de chacun des deux noyaux de la spore, elle délimite un article uninucléé à chacun des bouts de la germination, le caractère binucléé, hérité de la spore d'origine, ne subsistant que dans un article intermédiaire qui reste court et paraît sans descendance, alors que les articles uninucléés s'allongent.

Clitocybe.

ARMILLARIA : *C. ectypa*, *mellea*, *tabescens*. LEPISTA sensu Pat. : *C. flaccida*. NEOCLITOCYBE : *C. cf. alnetorum*. OMPHALOTUS : *C. olearia*. CLITOCYBE : *C. admissa*, *angustissima*, *candicans* et var. *dryadicola* Favre, *catinus*, *clavipes*, *conca*, *connata*, *costata*, *dealbata*, *diatreta*, *dicolor*, *ditopa*, *ericetorum*, *festiva* Favre, *festivoides* Lamoure, *fragrans*, *geotropa*, *gibba*, *gracilipes* Lamoure, *harmajae* Lamoure, *lateritia* Favre, *marginella* Harmaja, *metachroa*, *nebularis*, *nuoljae* Lamoure, *odora*, *paropsis*, *pausiaca*, *phyllophila* (= *pithyophila*), *senilis*, *serotina* Lamoure, *suaveolens*, *subsalmonea* Lamoure, *tenuissima* Romagnesi, *trullaeformis*, *vermicularis*, *verna*, *vibecina*.

Collybia.

BAEOSPORA : *C. conigena* (= *myosura*), *myriadophylla*. FLAMMULINA : *C. velutipes*. OUDEMANSIELLA : *C. radicata*. MEGACOLLYBIA : *C. platyphylla*. PSEUDOBAEOSPORA : *C. pillodii*. STROBILURUS : *C. tenacella*. COLLYBIA : *C. butyracea*, *fusipes*, *maculata*, *tuberosa*.

Crinipellis.

C. stipitarius.

Delicatula.

HEMIMYCENA : *D. mairei*.

Geopetalum.HOHENBUEHELIA : *G. longipes*. RESUPINATUS : *G. applicatum*.**Lentinellus.***L. castoreus, ursinus*.**Lentinus.***L. tigrinus*.**Leucopaxillus.**ASPROPAXILLUS : *L. giganteus*.**Lyophyllum.**TEPHROPHANA : *L. atratum, inolens, rancidum, sphaerosporum*. LYOPHYLLUM : *L. aggregatum*.**Marasmius.**COLLYBIA : *M. dryophilus, fuscopurpureus, inodorus, peronatus*. MARASMIELLUS : *M. candidus, ramealis, tricolor*. MICROMPHALE et espèces voisines : *M. cf. cauvetii, foetidus, hariolorum*. MARASMIUS : *M. alliaceus, androsaceus, collinus, epiphyllum, lupuletorum, oreades, rotula, scorodonius, tremulae*.**Mycena.**HYDROPUS, sensu SINGER : *M. scabripes, subalpina*. PARAMYCENA : *M. acicula, floridula, roseipallens, speirea*. MYCENA : *M. amicta, avenacea, capillaripes, cinerella, citrinomarginata, crocata, elegans, epipterygia, filopes, flavipes, flosnivium, galopus, haematopus, maculata, olivascens, polygramma, pseudopicta, rubromarginata, sanguinolenta, simia* Kühner, *vitrea, vulgaris, xantholeuca, zephyra*.**Omphalia.**FAYODIA, selon SINGER : *O. clusilis, striatula*. HYDROPUS : *O. marginella*. LEPTOGLOSSUM : *O. rickenii* Sing. ex Hora (= *rustica* Fl. anal.). MYXOMPHALIA : *O. maura*. OMPHALIASTER : *O. asterospora*. PSEUDOCITOCYBE : *O. expallens* (résultat curieux ; mauvaise détermination ?). OMPHALINA : *O. chionophila* Lamoure, *hepatica, kuehneri* Lamoure, *obatra* Favre, *oniscus, pseudomuralis* Lamoure, *pyxidata, rivulicola* Lamoure, *trigonospora* Lamoure, *velutina* (= *grisella*), *velutipes* Orton.**Pleurotellus.**CHEIMONOPHYLLUM : *P. candidissimus*.**Pleurotus.***P. cornucopiae, ostreatus, salignus*.**Rhodopaxillus.***R. densifolius, nudus*.**Rhodotus.***R. palmatus*.**Ripartites.***R. tricholoma*.**Schizophyllum.***S. commune*.

Tricholoma.

DERMOLOMA : *T. cuneifolium*. TRICHOLOMA : *T. aurantium*, *focale*, *portentosum*, *saponaceum*, *scalpturatum*, *ustaloides*.

Xeromphalina.

X. campanella, *cornui*, *fulvobulbillosa*.

b. TRICHOLOMATALES DONT AU MOINS CERTAINS MYCELIUMS SONT REMARQUABLES PAR LE CARACTERE MULTINUCLEE DE LEURS ARTICLES TERMINAUX. (Fig. 12).

α. De tels mycéliums ont été obtenus à partir d'un mycélium bouclé, lui-même issu du bouturage d'un fragment de carpophore.

Panellus.

SARCOMYXA : *P. serotinus*.

β. De tels mycéliums ont été obtenus à partir d'un semis dense de spores (binucléées), qui a fourni, par ailleurs, un mycélium bouclé.

Lyophyllum.

TEPHROPHANA : *L. plexipes* (= *tesquorum*).

γ. De tels mycéliums ont été obtenus à partir de spores isolées.

+ Ces spores étaient uninucléées.

Panellus.

MYXODERMA : *P. mitis*.

++ Ces spores étaient binucléées.

Geopetalum.

G. carbonarium.

Lentinus.

L. adhaerens, *degener*.

Omphalia.

PSEUDOCLITOCYBE : *O. cyathiformis*, *obobata*.

c. GENRES N'AYANT FOURNI AUCUNE ESPECE DONT LE COMPORTEMENT NUCLEAIRE SOIT CONNU DANS LA GERMINATION ET DANS LES MYCELIUMS ISSUS DE SPORES ISOLEES.

Amanita, Biannularia, Hygrophoropsis, Hygrophorus, Laccaria, Lactarius, Limacella, Melanoleuca, Nyctalis, Russula.

D. RAMIFICATION DES HYPHES. DIFFERENCIATIONS CELLULAIRES ET TISSULAIRES.

1°. BASIDES, BASIDIOLES ET PSEUDOPARAPHYSES.

a. Pseudoparaphyses et basidioles. (Fig. 150).

Des pseudoparaphyses plus larges que les basides, telles que celles qui sont de règle chez les Coprins et les *Bolbitius* par exemple, sont inconnues chez les *Asterosporales* et *Tricholomatales*.

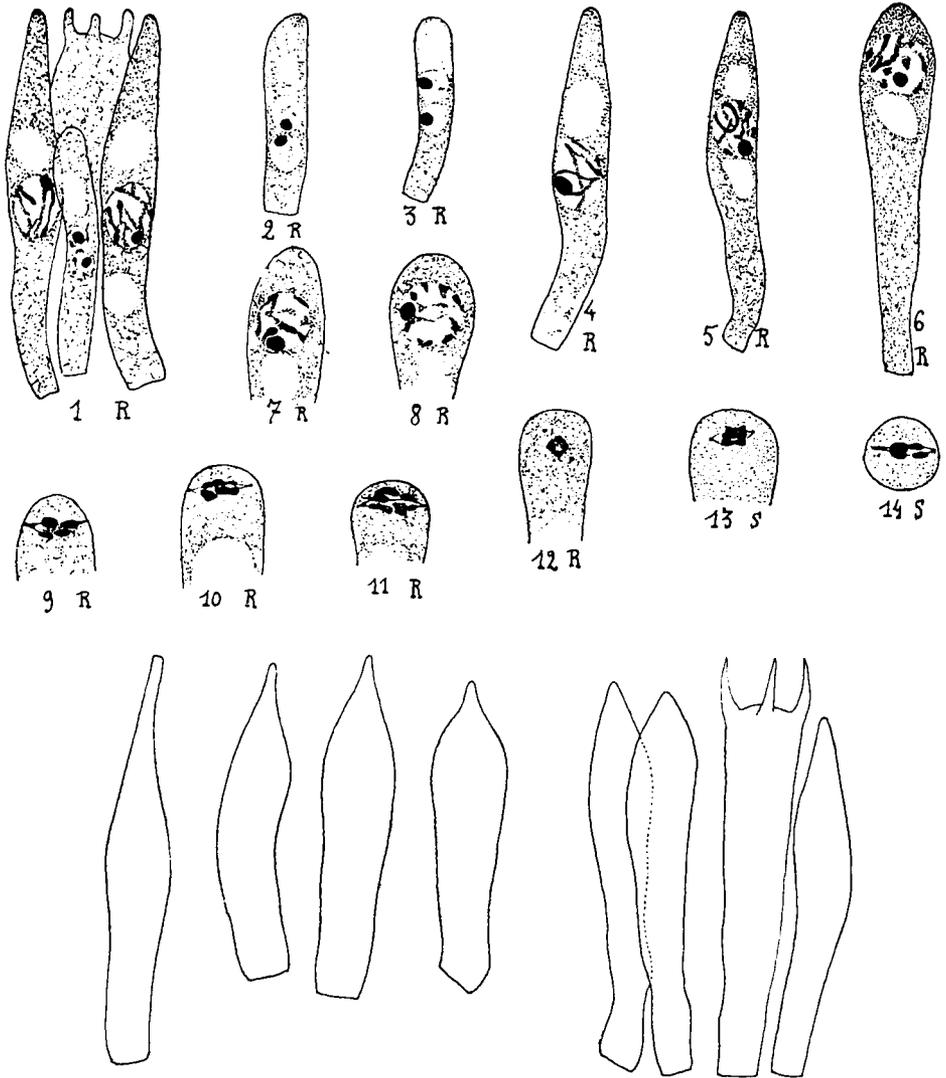


Fig. 150. — Articles hyméniens de divers *Marasmius*.

En haut : évolution de la forme des articles hyméniens en rapport avec l'évolution de leur contenu nucléaire, chez *M. androsaceus* (S) et *M. rotula* (R). La très jeune baside, renfermant deux noyaux (2) et (3) est cylindracée. Lorsque le noyau qui résulte de leur fusion augmente de dimensions, la jeune baside devient fusiforme, à sommet atténué (4) et (5). La Fig. (1) montre, côte à côte, sur une même parcelle d'hyménium, des basides aux deux stades qui viennent d'être évoqués et, à l'arrière plan, une baside ayant déjà poussé ses stérigmates. La première division du noyau de fusion de la jeune baside se produit transversalement, tout au sommet de celle-ci (9) à (14), ainsi qu'il est de règle chez les *Hyménomycètes* typiquement agaricoïdes, c'est-à-dire à lames non pliciformes. Aussi, avant cette division, le gros noyau de fusion qui se trouvait à mi hauteur de la baside lorsque celle-ci était fusiforme, se porte-t-il au sommet, en même temps que la baside devient claviforme (6) à (8).

En bas : diverses formes des articles hyméniens. A gauche une cystide et trois basidioles de *M. hygrometricus*. A droite, trois basidioles et une baside à un stade avancé chez *M. rotula*.

Par leur forme, les basidioles ressemblent souvent beaucoup aux basides sporifères, étant claviformes comme elles. Il arrive cependant qu'elles en soient profondément différentes à certains stades de leur évolution.

En 1933, nous avons signalé que, chez diverses espèces du genre *Marasmius*, la basidiole est, à un moment donné, fusiforme, à sommet atténué-conique, et nous avons montré que, lorsque la basidiole a cette forme, c'est que le gros noyau de fusion qu'elle renferme alors est situé vers le milieu de sa longueur. Plus tard, la basidiole augmentera de largeur au sommet, devenant claviforme, permettant ainsi au gros noyau de fusion de se porter à son sommet, où auront lieu les divisions nucléaires; plus tôt, alors que la basidiole renferme deux noyaux non encore fusionnés, et qu'elle est beaucoup moins longue, elle a une forme banalement cylindracée.

Des basidioles fusiformes sont particulièrement répandues chez les Marasmes pour lesquels PATOILLARD avait créé un genre *Androsaceus* et c'est chez l'un de ceux-ci, *M. hygrometricus*, que nous avons trouvé les basidioles le plus remarquablement différenciées par leur forme; elles sont « presque pointues ou du moins mucronées au sommet... et communiquent un aspect hérissé aux vues de face de l'hyménium ».

Comme nous l'avons fait remarquer récemment (1977), chez plusieurs *Camarophyllus*, les basidioles sont encore très étroites, alors qu'elles ont atteint leur longueur définitive, ce qui les fait paraître étroitement cylindriques, voire filiformes, mesurant par exemple $30-32 \times 1.7-2 \mu\text{m}$ ou $27-40 \times 2.5-3 \mu\text{m}$.

b. Basides.

= Forme de leur corps et niveau atteint par son sommet.

Dans de très nombreuses *Tricholomatales*, les basides complètement développées sont claviformes, du moins dans les formes tétrasporiques, et le sommet de leur corps ne dépasse pas ou guère celui des basidioles.

Tout au plus leur partie supérieure dépasse-t-elle un peu le niveau d'ensemble de l'hyménium lorsqu'elle est brièvement atténuée, comme on peut le voir, par exemple, chez les Amanites et des *Russulaceae*, dont les basides peuvent être dites clavées-fusiformes.

Dans aucune *Tricholomatale* nous n'avons rencontré de basides fortement émergentes par une partie supérieure cylindracée ou subétranglée, comme celles que nous avons signalées plus haut chez diverses *Strophariaceae*.

Des basides polymorphiques, au sens où ce vocable est pris dans le genre *Coprinus* ou chez *Lepiota cepaestipes*, sont inconnues dans les ordres *Asterosporales* et *Tricholomatales*.

= Granulations carminophiles des basides des *Lyophylleae*. (Fig. 151).

Nous devons à CLÉMENÇON (1967-1969) de nombreuses précisions sur les granulations carminophiles des basides des *Lyophylleae*, que nous avons découvertes en 1938 et que nous avons qualifiées de carminophiles parce qu'elles fixent électivement le carmin en solution acétoferrique.

CLÉMENÇON a montré que, dans une telle solution, le fer agit comme mordant; c'est seulement grâce à la fixation d'ions fer sur la granulation que le carmin peut se fixer sur celle-ci; aussi préfère-t-il appeler *sidérophiles* les granulations que nous avons qualifiées de *carminophiles*.

Il a remarqué depuis (1969), que d'autres métaux que le fer peuvent permettre la fixation du carmin par les granulations en question. Il l'a démontré sur des coupes de matériel inclus dans la paraffine, après fixation dans un



mélange de formol, d'alcool et d'acide acétique; ces coupes sont plongées pendant 30 minutes dans une solution aqueuse à 1 ou 2 % du sel du métal à tester, puis, après lavage soigné, traitées à chaud par la solution acétique de carmin, ou bien par l'hématoxyline.

Le carmin (ou l'hématoxyline) ne se fixe sur les granulations que si les coupes ont été traitées par une solution à base d'un métal *convenable*: autrement dit, tous les métaux ne se fixent pas sur les granulations: parmi ceux qui se fixent bien, et qui permettent la fixation ultérieure du carmin, CLÉMENÇON cite le fer, le cuivre, l'étain et le plomb. Un autre métal, le ruthénium se fixe sur les granulations: pour démontrer sa fixation, point n'est besoin d'utiliser le carmin ou l'hématoxyline si l'on emploie le Rouge de Ruthénium, sel de ruthénium naturellement coloré. Si des coupes sont traitées pendant un temps très court (10 à 20 secondes) par une solution de faible concentration (0.05 à 0.1 %) de ce colorant, seules se colorent, dans les basides, les granulations sidérophiles.

En 1968, à la suite d'une étude portant sur 7 espèces de *Lyophylleae*, CLÉMENÇON a précisé que le moment où apparaissent les premières granulations sidérophiles dans la baside se situe entre la fusion des noyaux et la fin de la première division du noyau de fusion.

En 1967 et 1968, CLÉMENÇON a étudié les granulations sidérophiles en microscopie électronique, sur coupes ultrafines de matériel fixé à la glutaraldéhyde et postfixé au permanganate de K ou de Li.

Parmi les différentes inclusions cytoplasmiques, CLÉMENÇON n'a pas eu de mal à identifier les granulations sidérophiles parce que, dans le premier *Lyophyllum* dont il avait étudié les basides en détail, en 1967, il avait remarqué, en photonique, que ces granulations sont disposées par paires. Or, en électronique, il a reconnu, chez le *Lyophyllum* en question, puis l'année suivante sur 7 autres espèces, la disposition par paires de certaines vésicules visibles sur les clichés d'électronique, vésicules qui ne pouvaient donc être que les granulations sidérophiles.

Chaque vésicule est limitée par une membrane formée de deux feuillets sombres séparés par un feuillet clair (« unit membrane ») et son contenu montre des fibrilles enchevêtrées, d'abord lâchement, puis vite très densément. Selon CLÉMENÇON, chaque vésicule ou granulation se forme à partir du réticulum endoplasmique: la première ébauche d'une granulation sidérophile est un élargissement en vésicule d'une partie du réticulum, vésicule qui, à l'origine, ne contient pas grand chose de visible.

Dès 1967, CLÉMENÇON avait montré que le matériau constitutif des granulations complètement développées comprend des protéines basiques et des acides ribonucléiques et il avait reconnu que les granulations fixent le fer, même après élimination des acides ribonucléiques, d'où il avait tiré la conclusion que

Fig. 151. -- Deux jeunes basides de *Lyophyllum (Calocybe) gambosum* (= *georgii*), pour montrer les *granulations* dites *carminophiles* ou *sidérophiles*. (Clichés d'électronique exécutés spécialement pour le présent mémoire par R. PEPIN). Fixation: glutaraldéhyde puis acide osmique.

Les granulations en question sont frappantes dans la baside de droite, où elles se présentent comme des boules noires, c'est-à-dire très opaques aux électrons. Elles n'existent pas encore dans la baside de gauche, dont le noyau de fusion s'est pourtant déjà porté au sommet, là où il va se diviser. Dans la baside de droite, le noyau est à un stade plus avancé, ce que l'on reconnaît aux différenciations de son contenu, qui annoncent l'imminence de la division réductrice.

la fixation du fer est due à la formation d'un complexe avec la protéine. On sait que nombre de protéines peuvent former des complexes stables avec divers ions métalliques ; de tels complexes seraient responsables de la fixation du carmin sur les granulations caractéristiques des *Lyophyllae*.

2°. ARTICLES DIFFERENCIÉS SERVANT A LA DISSEMINATION OU A LA REPRODUCTION DE L'ESPECE. (Fig. 152 et 153).

Les spores sont de tels articles. Les basidiospores sont les seules spores qui soient produites par la cellule dans laquelle a eu lieu la réduction chromatique chez les formes normales. Plus haut, nous les avons étudiées en détail.

Ici, nous dirons seulement quelques mots d'autres types de spores que peut produire un *Hyménomycète* agaricoïde, et qui ont noms : chlamydo-spores, arthrospores (ou oïdies) et conidies.

Les **chlamydo-spores** produites par le carpophore des *Asterophora* (= *Nyctalis*) sont bien connues. Ce sont des articles des hyphes de la chair piléique (*A. lycoperdoides*) ou de la trame des lames (*A. parasitica*), qui subissent des différenciations dont les plus générales sont les suivantes :

une augmentation importante du calibre de l'article, par rapport aux articles banaux de la même hyphe,

une contraction cytoplasmique, qui fait que le protoplasme abandonne, soit une extrémité (certaines chlamydo-spores terminales), soit les deux extrémités (chlamydo-spores intercalaires) de l'article,

enfin l'édification, autour du protoplasme contracté, d'une couche de paroi, propre à la chlamydo-spore, mais qui est soudée à la paroi initiale de l'article qui est à l'origine de la spore.

Les chlamydo-spores des *Asterophora* ne sont pas spéciales au carpophore ; leurs mycéliums peuvent en produire aussi.

Il arrive qu'un champignon produise des chlamydo-spores sur son mycélium et qu'il n'en forme pas au niveau de son carpophore ; c'est le cas, par exemple, pour *Leucopaxillus baeospermus*.

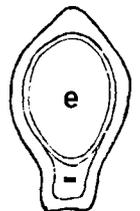
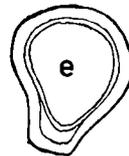
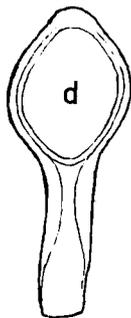
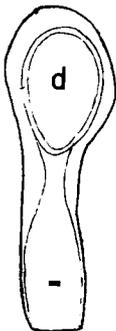
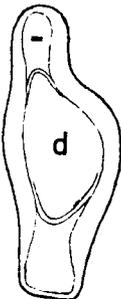
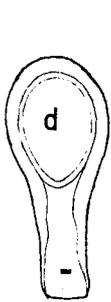
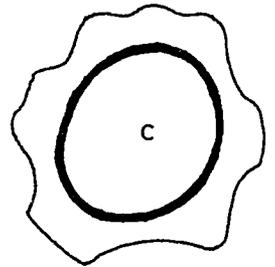
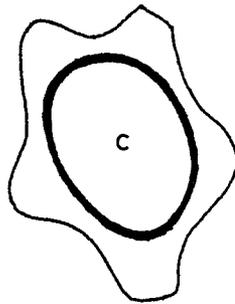
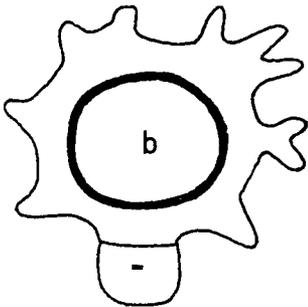
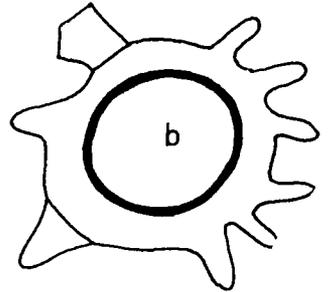
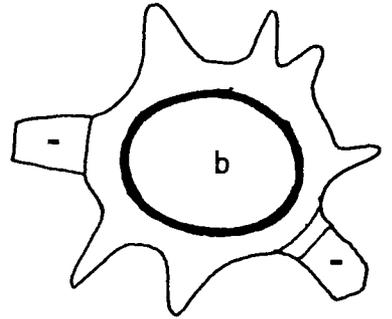
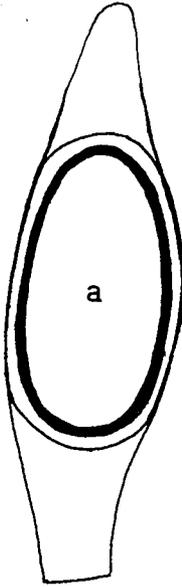
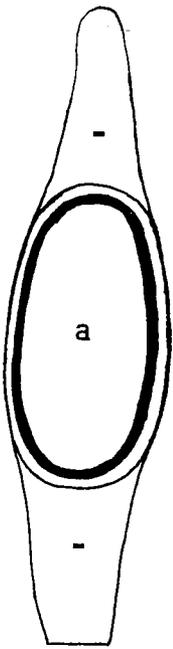
Comme sa dénomination le rappelle, l'**arthrospore** provient de la désarticulation d'hyphes.

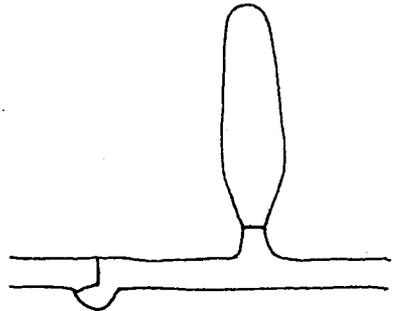
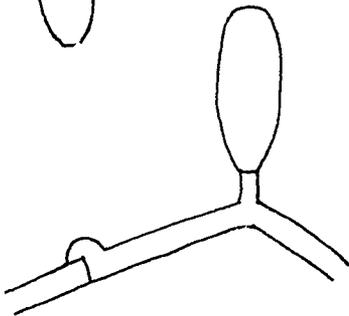
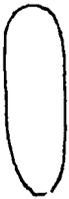
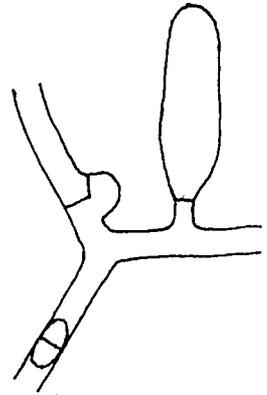
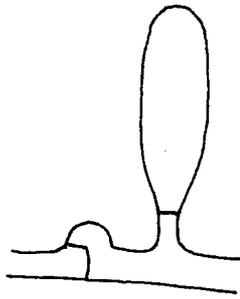
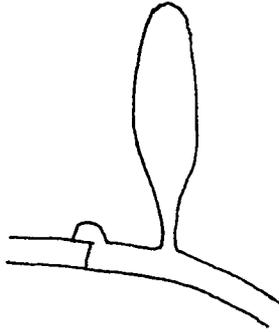
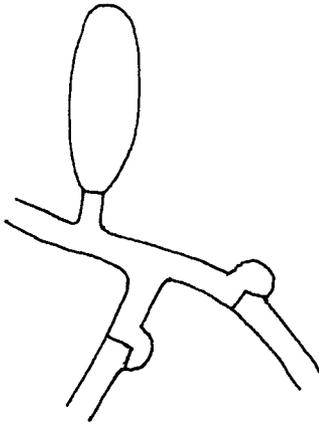
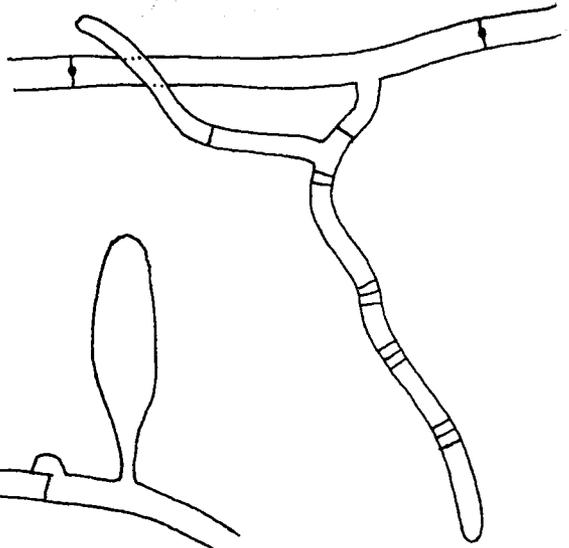
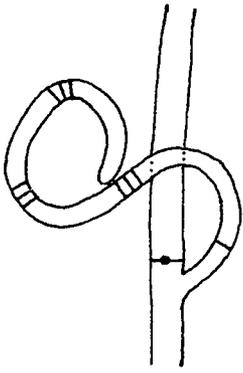
Fig. 152. — *Chlamydo-spores* formées au niveau du carpophore.

Au niveau des lames de *Nyctalis parasitica* (a), du chapeau de *Nyctalis asterophora* (b) et (c), des revêtements piléique (d) et pédiculaire (e) de *Lentinellus cochleatus*.

On reconnaît bien, dans les Fig. (a) (d), (e), que la chlamydo-spore possède une paroi propre, distincte de celle de l'article à l'intérieur duquel elle s'est formée ; cette paroi propre est même nettement complexe chez les *Nyctalis*, présentant notamment une « endospore » (ici trait noir épais) dont la forme est régulièrement arrondie, même chez *N. asterophora*.

Noter que la chlamydo-spore typique se forme avec contraction cytoplasmique. On a représenté par le signe — tout espace de l'article à l'intérieur duquel la chlamydo-spore s'est édifiée qui a été abandonné par le protoplasme lors de sa contraction ; un tel espace peut se produire, soit aux deux extrémités de l'article d'origine (a), soit seulement à son extrémité inférieure (d) et (e). Chez *N. asterophora*, le protoplasme abandonne même les diverticules de l'article d'origine qui rendent celui-ci étoilé, comme le montre la comparaison des Fig. (b) et (c). Ces deux figures ont été exécutées d'après du matériel ayant subi un traitement potassique (KOH, 3 %, 60° C, 24 h) ; ce matériel a été examiné dans l'ammoniaque (c) ou dans une solution aqueuse à 15 % d'acide acétique (b). En (c), seule la paroi propre de la chlamydo-spore est visible ; la paroi des diverticules qui rendent l'article étoilé sur matériel non traité était si confusément discernable qu'elle n'a pu être représentée ; le transfert dans la solution d'acide acétique lui restituait toute sa netteté, mais rendait difficilement visible le contour de la chlamydo-spore figuré en (c), contour qui n'a donc pu être représenté.





Suivant les espèces, la différenciation de l'arthrospore se fait, sans ou avec contraction cytoplasmique ; le fait que l'arthrospore soit plus ou moins cylindracée, et qu'elle ne soit pas enflée par rapport à l'hyphe qui lui a donné naissance, évite toute confusion avec la chlamydo-spore ; les arthrospores qui se forment sans contraction cytoplasmique sont naturellement les plus différentes des chlamydo-spores ; elles proviennent de la désarticulation d'hyphe, par clivage de cloisons ; nous avons illustré plus haut (Fig. 49) des exemples d'arthrospores ou oïdies de ce dernier type, à propos d'*Agaricales* de la famille *Coprinaceae*.

Il est exceptionnel que des arthrospores se forment au niveau du carpophore, par exemple dans la chair, comme dans certains *Cystoderma*. Par contre, elles sont très répandues sur les mycéliums, parfois sur les mycéliums secondaires, bien plus souvent sur les mycéliums primaires.

Très peu nombreuses sont les espèces d'*Hyménomycètes* agaricoïdes qui produisent des **conidies**. Les conidies les plus typiques sont celles qui diffèrent le plus des arthrospores, par le fait que chacune d'entre elles est produite à l'extrémité d'une pointe qui ressemble à un stérigmate ; on en trouve par exemple sur le mycélium de Pleurotes du groupe *Hohenbuehelia*. Il est exceptionnel que des conidies se forment au niveau du carpophore, comme par exemple celles que produit *Collybia racemosa* à l'extrémité des ramifications latérales de son stipe.

3°. LA RAMIFICATION DES HYPHES.

En observant la ramification des hyphe, aux deux extrémités de la dicaryophase, d'une part dans le mycélium, d'autre part dans le sous-hyménium, nous aurons une première idée des variations qu'elle peut présenter.

Au niveau du mycélium.

Chez les *Hyménomycètes* agaricoïdes, c'est toujours la ramification dite « racémoïde » que l'on observe dans un mycélium en culture. Une hyphe, qui s'allonge par son sommet (croissance apicale), émet, plus bas, des rameaux latéraux, qui s'allongent eux-mêmes par leur sommet et qui peuvent également se ramifier. La ramification d'un sapin ou d'un épicéa est aussi une ramification racémoïde.

Au niveau du sous-hyménium. (Fig. 154).

La ramification des hyphe y tend plus ou moins vers la ramification dite « cymoïde ». Alors que, dans la ramification racémoïde, la croissance apicale de l'axe qui a produit les rameaux se poursuit de façon en principe indéfinie, dans la ramification cymoïde la croissance apicale de l'axe cesse plus ou moins tôt ; dans le cas du sous-hyménium, elle cesse parce que l'article terminal de

Fig. 153. — *Arthrospores* et *conidies*.

En haut : chaînes d'arthrospores sur le mycélium de *Flammula lenta* ; il s'agit d'arthrospores se formant avec contraction cytoplasmique, comme les chlamydo-spores typiques. De l'ensemble des trois cloisons qui sépare deux arthrospores consécutives, la cloison médiane est celle qui s'est formée la première, séparant les deux arthrospores l'une de l'autre : les deux autres cloisons se sont formées à la suite de la contraction cytoplasmique. Des arthrospores se formant sans contraction cytoplasmique ont été représentées plus haut (Fig. 49) chez un *Psathyrella* ; deux arthrospores consécutives y sont séparées par une cloison simple.

Autres Figures : *Conidies* formées sur les hyphe mycéliennes d'un Pleurote (*Hohenbuehelia geogenia*) ; deux d'entre elles sont détachées.

l'axe (A1) est devenu une baside (B1) ; alors, naissent de l'axe (A1), plus ou moins près de la baside (B1), un ou plusieurs rameaux (A2), qui vont se redresser, mais dont la croissance apicale va bientôt s'arrêter, parce qu'ils se termineront chacun par une baside (B2). De nouvelles basides (B3) pourront naître à l'extrémité de rameaux (A3), nés des hyphes (A2), et ainsi de suite.

4°. DIFFERENCIATIONS CELLULAIRES ET TISSULAIRES AU NIVEAU DES PARTIES PROFONDES DU CARPOPHORE.

Concernant les hyphes de la chair, *Tricholomatales* et *Asterosporales* montrent une diversité nettement plus grande que les *Agaricales* sensu stricto.

Certes, la plupart des *Tricholomatales* présentent, comme les *Agaricales*, des hyphes fondamentales et des hyphes connectives, souvent, en outre, des hyphes oléifères.

Mais certaines *Tricholomatales*, les *Mycena* de la section *Lactipedes* notamment, et certaines *Asterosporales*, les *Lactarius*, laissent écouler, à la coupure, un latex, suc coloré ou incolore, blanc-laiteux ou opalescent ; ce latex est contenu dans des hyphes particulières, de longs tubes appelés *laticifères*.

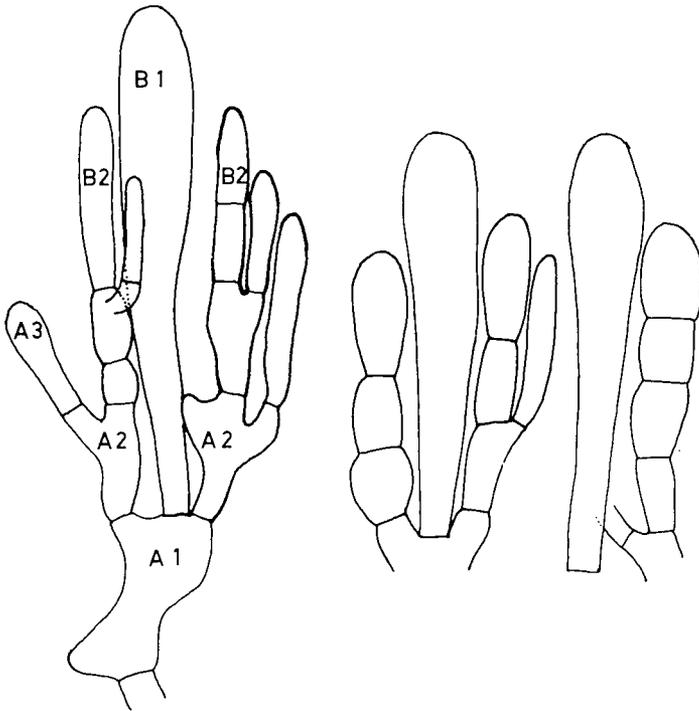


Fig. 154. — Ramification cymoïde dans la région sous-hyménium + hyménium de deux espèces de *Russulaceae* : *Russula delica*, à gauche ; un *Lactaire*, à droite.

Il est évidemment impossible de dire si les articles marqués (B) auraient tous évolué en basides sporifères ; si c'est pratiquement certain pour l'article B1, on ne saurait l'affirmer pour les articles (B2) ; peut-être n'auraient-ils jamais produit de spores, mais il est infiniment probable qu'ils n'auraient plus contribué à une croissance en longueur des rameaux (A2), ce qui est la caractéristique de la ramification cymoïde. Il est également impossible de dire si le rameau marqué (A3) aurait poussé un ou deux articles hyméniens ou s'il aurait lui-même évolué en un article hyménien (B).

D'autre part, plusieurs *Tricholomatales* à chair coriace sont remarquables par la présence, dans la chair, d'hyphes dont au moins certains articles ont une paroi franchement épaissie. (Fig. 166).

Il est sans doute bon de profiter de la diversité que nous offrent *Tricholomatales* et *Asterosporales*, pour classer les différents types d'hyphes ou d'articles que l'on peut rencontrer dans l'ensemble des Champignons à lames.

a. *Types d'hyphes originellement définis par des caractères autres que ceux du contenu.*

α. Types d'hyphes uniquement définis, à l'origine, par leur calibre, leur disposition et éventuellement par la forme de leurs articles. Tissu fondamental et tissu connectif. Structure homo- ou hétéromorphe. Structure homéo- ou hétéromère.

+ . Tissu fondamental et tissu connectif. Structure homo- ou hétéromorphe.

En 1889, FAYOD écrivait : « Si, laissant d'abord de côté..... les différents types de hyphés que l'on rencontre à la surface du thalle....., nous examinons le tissu sous-jacent, nous verrons qu'il se compose, dans les espèces supérieures, de deux sortes d'éléments principaux, qui acquièrent dans certaines parties du thalle un développement très considérable, et leur donnent un cachet particulier, tout en démontrant par là leur individualité.

Nous appellerons le tissu formé par la première catégorie de hyphés, *tissu fondamental*, et celui formé par la seconde *tissu connectif* ».

Selon FAYOD, le tissu fondamental est à base d'éléments qui constituent la charpente du champignon. « Chez les formes supérieures..... le tissu fondamental assume, non seulement dans le stipe et dans la chair piléique une disposition différente, mais les hyphés de ces deux parties ont un caractère différent. Dans le stipe, ils sont fort réguliers et disposés le plus souvent strictement parallèlement à l'axe longitudinal et sont agglutinés ensemble par la substance intercellulaire..... Ils sont aussi rarement anastomosés entre eux. Dans le pileus par contre, ils sont fréquemment plus courts, moins réguliers, fréquemment anastomosés ».

Toujours selon FAYOD, les éléments du tissu connectif des formes supérieures « sont caractérisés par leur indépendance de la direction générale du tissu fondamental et morphologiquement par le fait qu'ils sont en général beaucoup plus ténus et qu'ils réunissent les différents éléments du thalle en se soudant ou même se fusionnant avec eux de la manière la plus irrégulière. Ils sont en outre, généralement pourvus de boucles bien formées ».

Le même auteur précise que, chez les formes inférieures (*Cantharellus*, etc...), le tissu connectif n'est pas développé et que les hyphés du tissu fondamental « sont irréguliers, plutôt courts et entrelacés lâchement et sans ordre aucun. Ils font par conséquent preuve d'une indépendance individuelle relativement grande. Chez ces espèces ils sont les mêmes dans toutes les parties du thalle ».

FAYOD ajoute que, dans un travail consacré à l'anatomie des lames, HEESE « a introduit les expressions *homomorphe* et *hétéromorphe* pour désigner une trame composée d'une seule sorte d'éléments et une autre différenciée en tissu connectif et tissu fondamental. Il convient d'étendre ces expressions à tout le thalle ».

Par des coupes transversales dans le stipe de « formes supérieures », comme les *Mycena*, nous avons montré, en 1938, que les gros articles fondamentaux y sont soudés les uns aux autres suivant des bandes longitudinales assurant la cohésion de l'ensemble des tissus internes, mais qu'ils ménagent entre eux des lacunes longitudinales dans lesquelles circulent les hyphes connectives, dans la partie de leur trajet qui est plus ou moins parallèle à l'axe du stipe (Fig. 6 et 7).

D'après nos observations, les hyphes connectives sont également caractérisées par la présence fréquente, à leur intérieur, de cristaux à coupe optique souvent losangique que VAN BAMBEKE appelait « *cristalloïdes* » en 1902. A la suite d'une étude portant sur plus de 100 espèces de champignons supérieurs de familles variées, dont près d'une quarantaine de champignons agaricoïdes, cet auteur concluait que la présence de cristaux est de règle dans leurs tissus ; comme il l'a fait remarquer, leurs dimensions sont assez variables, de 9 μ à une largeur si faible qu'ils sont presque invisibles, les dimensions les plus fréquentes étant comprises entre 3 et 6 μ .

Il est curieux que VAN BAMBEKE n'ait pas noté, comme nous l'avons fait bien souvent depuis, qu'ils ne sont fréquents que dans les hyphes connectives, les hyphes fondamentales en manquant habituellement.

En 1926, nous avons fait remarquer que l'on peut distinguer, dans la chair du stipe de *Oudemansiella radicata*, deux sortes d'hyphes : les unes volumineuses, les autres plus grêles, ces dernières renfermant seules de petits cristaux souvent losangiques en coupe optique, qui ont la propriété de fixer les colorants basiques (on les dit pour cette raison basophiles) ; ils se détachent en noir sur les préparations colorées par l'hématoxyline ferrique. Ces hyphes à cristaux basophiles (que l'on appelle couramment cristaux) sont certainement les hyphes connectives, car nous avons montré depuis (1938) que, dans les hyphes connectives des *Mycena* « avec l'âge....., des cristaux basophiles, à coupe optique souvent losangique, deviennent abondants ». Nous avons rappelé, en 1945, que la présence de ces cristaux basophiles à l'intérieur d'hyphes est pour nous une caractéristique des hyphes connectives. Il est important de préciser que ces cristaux intracellulaires sont parfaitement visibles sur le vivant, sans aucune coloration, mais qu'ils disparaissent, en un petit nombre de secondes, dans l'ammoniaque ; ils se forment dans le cytoplasme.

Si les hyphes connectives rappellent souvent beaucoup les hyphes mycéliennes, par leur calibre et la forme de leurs articles, les hyphes fondamentales s'en écartent d'autant plus que leur calibre est plus élevé ; de ce fait, l'article fondamental nous apparaît plus évolué que l'article connectif.

On peut distinguer plusieurs degrés d'évolution du tissu fondamental.

Dans la trame des lames et la chair piléique des *Tricholomatales*, les articles fondamentaux sont toujours allongés ; il en est de même dans la chair du stipe, au moins dans la région corticale, à quelque distance du sommet.

Dans la plupart des *Tricholomatales*, les articles fondamentaux sont disposés bout à bout, en chaînes qui en comprennent un très grand nombre. Dans le cadre de ce type structural particulièrement répandu, plusieurs degrés d'évolution peuvent être reconnus ; il arrive qu'on les rencontre dans un même ensemble naturel, comme le genre *Hygrocybe*.

A l'intérieur de ce genre, FAYOD a distingué plusieurs sections, en se basant en partie sur l'allongement plus ou moins grand des articles fondamentaux de la trame des lames ; selon lui, ces articles sont courts chez les *Coccineae*, assez courts chez les *Puniceae*, très allongés chez les *Conicae*. Lorsque les

articles sont courts, ils sont souvent de forme plus ou moins banalement cylindrique, et les hyphes que constitue leur enchaînement se présentent comme des chaînes de saucisses, c'est-à-dire de la façon la plus répandue dans l'ensemble des champignons agaricoïdes. Lorsque ces articles sont très longs, les hyphes qu'ils constituent forment une trame particulièrement régulière, comme l'a bien noté FAYOD pour les *Conicae*. Dans cette section, la longueur des articles fondamentaux de la trame des lames est au minimum de 200 à 400 μm ; pour certains d'entre eux elle peut atteindre 500 μm , 1 000 μm , voire dépasser parfois 2 400 μm dans certaines espèces. En raison de leur grande longueur, ces articles, toujours de fort calibre (largeur dépassant couramment 10-20 μm) paraissent cylindriques à première vue, car ils le sont effectivement sur une grande longueur, mais, comme l'a bien fait remarquer ARNOLDS (1974), leurs extrémités sont plus ou moins longuement atténuées, de sorte que leur forme générale rappelle celle d'un ver du genre *Ascaris*. La chair piléique des *Conicae* présente les mêmes caractères que la trame de leurs lames; elle est aussi régulière et ses articles fondamentaux sont également fort longs, « en *Ascaris* ».

Les articles fondamentaux des *Conicae* apparaissent particulièrement évolués, car ils s'écartent des articles des hyphes connectives et des hyphes mycéliennes, à la fois par leur calibre fort élevé et par leur forme.

Cette différenciation va de pair avec une différenciation dans la morphologie générale du carpophore. Alors que les *Coccineae* ont le chapeau plus ou moins convexe et les lames plus ou moins horizontales et largement adnées, parfois même décurrentes, les *Conicae* ont le chapeau conique-élevé et les lames ascendantes, étroitement adnées à sublibres. Nous retrouvons, en somme, chez les *Hygrocybe*, une corrélation entre la forme du carpophore et la forme de ses articles fondamentaux, du même type que celle que nous avons reconnue chez les Rhodophylles. A cet égard, les *Coccineae* et les *Conicae* peuvent être comparés, respectivement, aux *Entoloma* et aux *Nolanea*.

Si, par rapport aux *Entolomes* à boucles abondantes dans toutes les parties du carpophore, les *Nolanea* nous ont semblé évolués par une tendance marquée à la disparition des boucles, notamment dans le stipe, les *Conicae* paraissent plus évolués que les *Coccineae* et les *Puniceae* par le stock nucléaire de la spore; si celle-ci est le plus souvent uninucléée dans ces deux dernières sections, elle est le plus souvent binucléée chez les *Conicae*.

L'existence de telles corrélations vient fortement à l'appui de ce que nous avons avancé plus haut, concernant le degré d'évolution des différents types d'hyphes fondamentales.

Un autre type d'hyphe fondamentale nous est offert par nombre d'Amanites. Nous le décrirons d'abord dans le stipe. (Fig. 155 et 156).

Sur une coupe transversale du cortex du stipe d'une Amanite on observe une structure (Fig. 155) tout à fait comparable à celle que nous avons figurée pour les *Mycena*. Sur une telle coupe, on distingue en effet très facilement deux sortes d'hyphes; la cohésion du cortex n'est assurée que par les hyphes les plus volumineuses, car ce sont les seules qui soient collées les unes aux autres au niveau de certaines bandes longitudinales; ce sont les hyphes fondamentales de FAYOD; bien que cohérent, l'ensemble des hyphes fondamentales est lacuneux et, dans chaque lacune peuvent s'observer une ou quelques hyphes beaucoup plus grêles, les hyphes connectives de FAYOD.

Mais, sur une coupe longitudinale du stipe, le cortex des Amanites présente une structure relativement originale, dont les grandes lignes ont été décrites dès 1881 par HOFFMANN, et figurées, dès 1886, par BOUDIER. L'originalité de cette

structure peut être résumée comme suit. Alors que les hyphes fondamentales du stipe des *Tricholomatales* autres que les *Amanites* et les *Limacella* sont formées d'articles si nombreux qu'ils forment une file dont on ne voit pas l'extrémité supérieure à l'intérieur du stipe, les hyphes fondamentales du stipe des *Amanita* et des *Limacella* ne comportent que si peu d'articles, souvent un seul, qu'on en voit facilement l'extrémité supérieure libre dans le stipe même. On constate alors que l'hyphe fondamentale des *Amanites* se trouve placée à l'extrémité d'une hyphe connective. Apparemment les articles fondamentaux ne donnent naissance à aucune autre hyphe. En raison de ces particularités des hyphes fondamentales, de nombreuses hyphes de ce type naissent nécessairement à tous les niveaux du stipe, exactement dans le prolongement des hyphes connectives. Lorsque le stipe est médullé, la moelle présente la même hétérogénéité structurale et les rapports morphologiques entre les deux types d'hyphes sont encore plus faciles à saisir que dans le cortex, la moelle étant plus facilement dissociable. On reconnaît, sans difficulté, qu'une hyphe grêle et régulièrement cylindrique de cette moelle se termine par un article fondamental enflé; on remarque que les hyphes cylindriques et grêles renferment, au moins dans certains de leurs articles, des cristalloïdes qui manquent aux articles fondamentaux; ceci confirme que les hyphes grêles correspondent bien aux hyphes connectives des autres *Tricholomatales*.

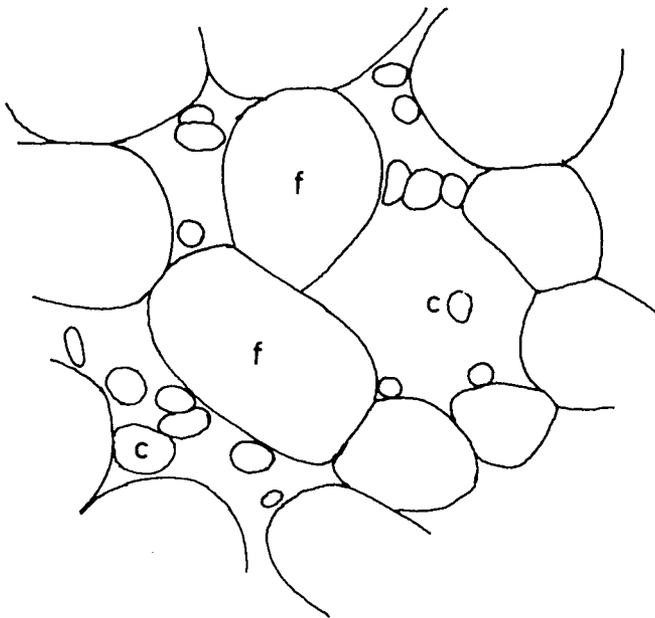


Fig. 155. — Coupe transversale dans la partie non médullaire du stipe d'une *Amanite*. On distingue facilement les articles connectifs grêles (c) des articles fondamentaux (f), et l'on voit que ce sont les larges contacts entre ces derniers (ici les *acrophysalides* de BAS) qui assurent la cohésion de l'ensemble. L'aspect de cette coupe transversale est exactement le même que celui reconnu dans l'immense majorité des *Hyménomycètes* agaricoides, et qui est illustré Fig. 6 du présent mémoire, alors que l'aspect de la coupe longitudinale est bien différent.



Fig. 156. — Coupes longitudinales dans la partie non médullaire du stipe de deux espèces du genre *Amanita* (d'après Bas, in *Persoonia*).

On distingue facilement les articles connectifs grêles (c) des articles fondamentaux (f), progressivement renflés en masse dans leur partie supérieure (*acrophysalides* de Bas). Remarquer que les articles fondamentaux sont portés par des hyphes connectives et qu'ils se terminent librement à leur partie supérieure qui ne porte aucun autre article. Dans l'immense majorité des *Hyménomycètes* agaricoïdes, il n'en est pas de même, comme on peut le voir sur notre Fig. 7.

On comprend que si, dans le cortex du stipe, les articles renflés méritent bien le nom de fondamentaux parce qu'ils occupent la plus grande partie du volume de l'ensemble dont ils assurent la cohésion en raison du fait qu'ils sont soudés les uns aux autres latéralement, ce sont en réalité des articles d'origine secondaire, nés des hyphes connectives qui, par leur forme cylindracée et par leur gracilité relative, rappellent le plus les hyphes mycéliennes.

Chez les Amanites, comme dans d'autres genres d'*Hyménomycètes* agaricoïdes, les articles fondamentaux du stipe sont plus courts dans la partie supérieure de ce dernier, parce qu'elle est la dernière à s'allonger. De ce fait, chez les Amanites, pour une longueur et une largeur déterminées de cortex de stipe, il y a beaucoup plus d'extrémités libres d'hyphes fondamentales au sommet du stipe que plus bas, d'où une plus grande fragilité de la région supérieure du stipe, fragilité qu'en 1926 nous avons rendue responsable du fait que le stipe peut être facilement séparé du chapeau.

Le dimorphisme des articles que nous venons de décrire dans la chair du stipe des Amanites se retrouve dans des tissus profonds d'autres parties de leur carpophore, et même dans la volve. Bien entendu, dans nombre de ces autres parties, les articles fondamentaux ne sont pas forcément cohérents les uns avec les autres comme ils le sont dans le stipe ; par exemple, ils ne forment jamais un ensemble cohérent dans la volve, dont la consistance friable ou, au contraire, plus ou moins relativement tenace est due, en partie, à la plus ou moins grande abondance des articles enflés.

++. Structure hétéromère. (Fig. 157 et 158).

Les *Russulaceae* (*Russula* et *Lactarius*) diffèrent des autres Hyménomycètes agaricoïdes par le fait que, dans la chair, s'observent de très nombreux articles isodiamétriques ou peu oblongs, que l'on appelle « sphérocytes ».

Chez les Russules, les sphérocytes se poursuivent dans la trame des lames, dont ils constituent même la majeure partie, de sorte que, dès *Epicr.*, FRIES définissait le genre *Russula*, en partie, par le caractère « vésiculeux » de la trame. Chez les Lactaires, comme l'a fait remarquer FAYOD, la trame des lames est dépourvue de sphérocytes ou n'en présente que « dans le dos des lamelles ».

Dans la trame des lames des Russules, si l'on peut observer çà et là un sphérocyte isolé à l'extrémité d'une hyphe cylindrique, il est certain que la plupart des sphérocytes sont associés en chaînes, d'ailleurs fragiles, leurs sphérocytes constitutifs se séparent facilement les uns des autres.

Chez *Russula aurata*, la moelle du stipe nous a montré un mélange de gros sphérocytes et d'hyphes cylindriques-allongées, ces dernières correspondant certainement à des hyphes connectives, car plusieurs renferment des cristalloïdes.

Pas plus dans la moelle du stipe que dans la trame des lames de cette espèce les sphérocytes ne nous ont montré la disposition particulière qu'ils manifestent dans le cortex du stipe et dans la chair piléique, disposition qui a été représentée, dès 1839, par CORDA et qui a été réétudiée depuis par nombre d'auteurs. Nous n'insisterons pas davantage sur l'historique du développement de nos connaissances sur ce sujet car il a été résumé par REIJNDERS dans une publication toute récente (1976).

FAYOD a comparé la chair des *Russulaceae* à une éponge dont la trame serait constituée d'hyphes connectives et « dont les lacunes seraient exacte-

ment remplies par les groupes de sphérocyistes». Sur une coupe transversale du stipe, chaque groupe se présente, dans le cas le plus simple, comme une rosette formée de sphérocyistes disposés tout autour d'une hyphe grêle que la coupe a sectionnée en travers et qui, de ce fait, apparaît comme un minuscule cercle sur lequel sont centrés les sphérocyistes ; il est possible que cette hyphe grêle manque parfois et qu'elle soit remplacée par un petit vide circulaire au centre du groupe de sphérocyistes, mais il est peu probable que cette absence d'hyphe axile soit originelle ; sans doute, comme le pense REIJNDERS, qui attribue à cette hyphe axile un rôle inducteur dans la formation de la rosette, cette hyphe peut-elle se détruire une fois ce rôle rempli ?

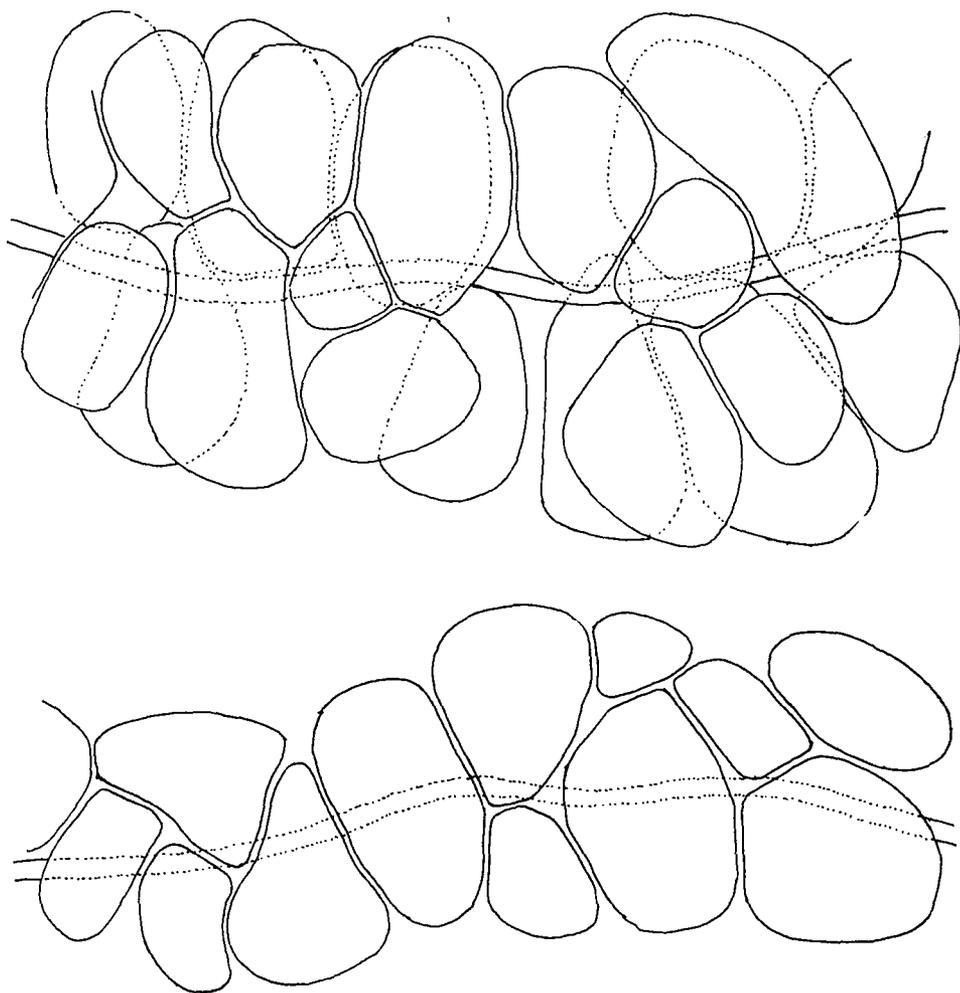


Fig. 157. — Deux cordons de sphérocyistes de la partie de la chair piléique située au dos des lames, tels que vus sur des coupes radiales du chapeau (*Lactarius rufus*).

Remarquer que les sphérocyistes, qui sont loin d'être toujours sphériques, comme leur nom pourrait le laisser croire, sont groupés autour d'un article axial filiforme, si long qu'aucune cloison n'était présente dans la partie figurée. Comparer avec la Fig. 158.

La coupe longitudinale du stipe montre que le terme de « rosette », par lequel on a parfois désigné les groupes de sphérocytes, est inadéquat. En effet, comme l'a écrit FAYOD, « les groupes de sphérocytes sont assez irrégulièrement allongés parce qu'ils suivent les réticules du tissu connectif et qu'ils se ramifient plus ou moins » ; sur nombre de ces coupes longitudinales il est facile de reconnaître l'hyphe grêle autour de laquelle sont agglomérés les sphérocytes. Ces sphérocytes, qui peuvent être disposés en chaînes en comprenant de 2 à 6 par exemple, tirent évidemment leur origine d'hyphe grêles qui entourent leurs groupes.

La disposition peut être plus complexe que celle que nous venons de décrire. A propos des groupes de sphérocytes dont il vient d'être question, REIJNDERS écrit que, chez certaines Russules, « les faisceaux d'hyphe qui tournoient à leur périphérie déposent les sphérocytes de manière à englober plusieurs rosettes primaires dans un complexe ».

D'après nos observations inédites sur des Lactaires variés, l'hyphe axiale, autour de laquelle sont disposés les sphérocytes, a un calibre variant de 2-3 à 4-8 μm suivant les espèces, calibre toujours plus faible que celui des latificères. L'hyphe axiale est formée d'articles beaucoup plus longs que ceux des hyphe connectives qui entourent les cordons de sphérocytes ; ses articles sont souvent si longs que, sur nos coupes, nous n'avons réussi qu'une fois à voir les deux extrémités de l'un d'entre eux, dont la longueur avoisinait 500 μm ; d'après nos mesures, il semble peu probable qu'il en existe dont la longueur soit inférieure à 200 μm . Leurs extrémités sont souvent renflées, en massue ou en oignon. Le contenu des hyphe axiales est différent de celui des latificères ; il arrive qu'on y repère des cristalloïdes, comme dans des hyphe

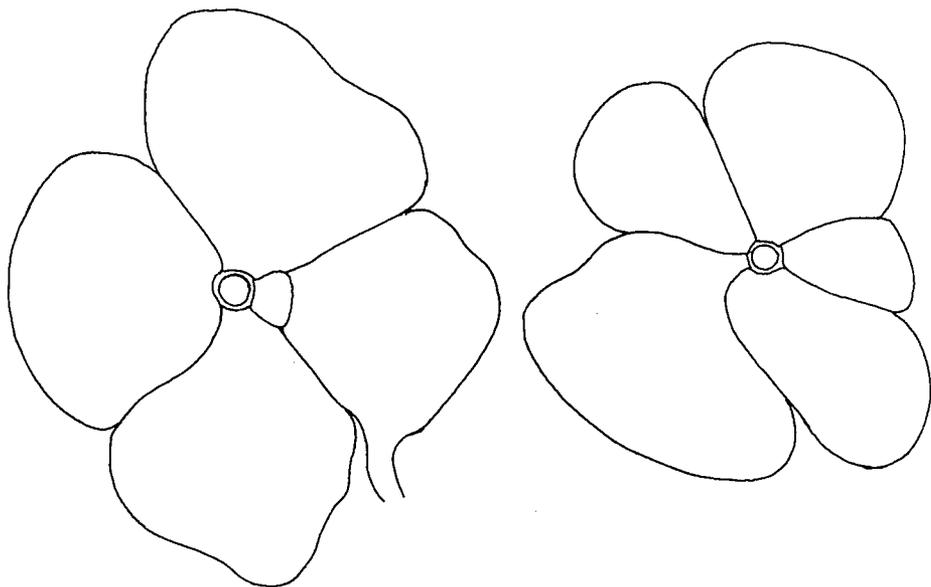


Fig. 158. — Deux cordons de sphérocytes de la chair piléique, tels que vus sur une coupe perpendiculaire à un rayon du chapeau (*Lactarius torminosus*).

Remarquer que les sphérocytes sont groupés autour d'une hyphe axiale grêle, de manière à former un ensemble ayant l'aspect dit « en rosette ». Comparer avec la Fig. 157.

connectives longitudinales qui se trouvent à l'extérieur des cordons de sphérocytes.

Les sphérocytes qui entourent l'hyphes axiale ne sont pas toujours sphériques, ni même absolument isodiamétriques. Si l'on admet que leur longueur correspond à la dimension qu'ils présentent dans le sens de l'allongement de l'hyphes axiale, on peut dire qu'ils ne sont jamais plus longs que larges ; il n'est pas rare qu'ils soient, au contraire, plus larges que longs. En fait, il est difficile de dire, lorsqu'un sphérocyte est un peu oblong, à quelle de ses dimensions correspond sa longueur, pour la raison qu'il est en général impossible de reconnaître de chaînes que constitueraient éventuellement des sphérocytes disposés bout à bout. C'est difficile quand les sphérocytes sont exactement sphériques, mais c'est au moins aussi malaisé lorsqu'ils sont déformés par compression mutuelle ; ils constituent alors des ensembles cohérents dans toutes les directions, étant unis les uns aux autres par une couche mitoyenne d'épaisseur uniforme, comme ils peuvent être collés, par une telle couche, à l'hyphes axiale. Dans ce dernier cas, il n'y a aucun espace aérifère dans les cordons de sphérocytes, alors qu'il y en a toujours dans le tissu connectif qui enrobe ces cordons. Cependant, chez plusieurs Russules où les sphérocytes sont réellement sphériques, des espaces aérifères peuvent s'étendre du tissu connectif aux cordons de sphérocytes inclusivement.

La paroi des sphérocytes est parfois un peu plus épaisse que celle des hyphes connectives.

A la suite de BECK VON MANAGETTA (1923), SINGER (1939) qualifie d'« *hétéromère* » la chair des *Russulaceae*, par opposition à celle des autres Hyménomycètes agaricoïdes dont la chair est dite « *homéomère* ». Il faut évidemment éviter de confondre ces termes avec les termes « *hétéromorphe* » et « *homomorphe* » tels qu'utilisés par FAYOD. La chair *hétéromère* n'est qu'un cas particulier de la chair *hétéromorphe*, caractérisé par le fait que les articles fondamentaux sont des sphérocytes groupés en des sortes de nids.

β. Types d'hyphes en partie définis par des caractères de la paroi cellulaire. Hyphes squelettiques et hyphes conjonctives ou ligatives. Structure mono-, di- ou trimitique. (Fig. 159 et 160).

Dans nombre de champignons dont la chair présente une consistance coriace, subéreuse, voire ligneuse, des hyphes à paroi plus ou moins épaissies se rencontrent dans la chair et éventuellement aussi dans la trame des lames, mais il est rare que ces parties soient uniquement formées de telles hyphes. En général, les articles à paroi épaisse sont accompagnés d'articles à paroi mince, comme R. MAIRE l'a fait remarquer, dès 1902, pour un *Lenzites* et comme nous l'avons indiqué, en 1926, pour deux *Hyménomycètes* agaricoïdes, *Lentinellus ursinus* et *Panus conchatus* puis, en 1928, pour *Lentinus cyathiformis* (que nous appelions *L. variabilis*). A propos de cette dernière espèce, nous avons précisé que les basides naissent d'hyphes à paroi mince, ce que R. MAIRE avait signalé antérieurement (1902) pour le *Lenzites* qu'il avait étudié. Les deux types d'hyphes peuvent différer l'un de l'autre, non seulement par le degré d'épaisseur de leur paroi, mais aussi par d'autres caractères de celle-ci. C'est ainsi que, chez *L. ursinus*, seule devient amyloïde la paroi des hyphes épaissies et que, chez *L. cyathiformis*, après une fixation chromosomique, suivie d'une double coloration Violet cristal-Orange G, les parois minces se colorent en orangé, alors que les parois épaissies prennent une teinte violacée ou mauve foncé.

Les espèces à chair subéreuse ou ligneuse étant particulièrement nombreuses parmi les Polypores, on comprend que les premières recherches visant à classer ces hyphes à paroi épaisse et à reconnaître leur origine aient été effectuées sur des espèces de cet ensemble. Afin de permettre la comparaison précise entre les structures observées chez les *Tricholomatales* à chair coriace ou subéreuse et celles connues chez les Polypores, nous détaillerons quelque peu ce que l'on sait de la structure de la chair de ces derniers.

Ayant fait une étude anatomique approfondie de la chair de quelques Polypores, CORNER a été amené (à partir de 1932) à reconnaître, parmi les hyphes à paroi fort épaisse, deux catégories particulièrement remarquables : les « skeletal hyphae » et les « binding hyphae », que l'on traduit couramment par « **hyphes squelettiques** » et « **hyphes conjonctives** » ; cette dernière expression pouvant prêter à confusion avec l'expression « hyphes connectives » de FAYOD, nous préférons appeler « ligative hyphae », ou « **hyphes ligatives** », comme cela a été proposé, les « binding hyphae » de CORNER.

Ces deux systèmes d'hyphes à paroi fort épaissie prennent souvent un développement si considérable qu'ils finissent alors par masquer les hyphes qui, directement ou indirectement, leur ont donné naissance, les « generative hyphae » de CORNER ou « **hyphes génératrices** ». Les hyphes génératrices échappent d'autant plus facilement à une observation un peu superficielle que, dans bien des espèces, elles sont plus étroites que les hyphes squelettiques et que leur paroi est mince. On les repère plus facilement si l'on traite le fragment de chair à étudier par le mélange colorant de « GIEMSA », comme l'a fait TESTON (1953), au cours de recherches effectuées dans notre Laboratoire sur la différenciation des hyphes de plus de 100 espèces de Polypores dimidiés de la Flore française, la plupart étudiées sur les exsiccata de l'Herbier BOURDOR ; après séjour dans le mélange de GIEMSA, le contenu, généralement abondant, des hyphes génératrices se colore en effet en violet, ce qui rend ces hyphes plus évidentes.

Les hyphes en question méritent bien la dénomination « hyphes génératrices » car elles donnent naissance à tous les autres éléments du carpophore, articles hyméniens compris ; ce sont toujours des hyphes abondamment cloisonnées par des cloisons vraies, c'est-à-dire séparant des articles également vivants ; chez les espèces qui possèdent des boucles, c'est essentiellement sur les hyphes génératrices qu'on les observe.

Selon TESTON, chez les Polypores dimidiés, les hyphes ligatives accompagnent presque toujours des hyphes squelettiques ; de telles espèces ont donc les trois systèmes d'hyphes : génératrices, squelettiques et ligatives ; c'est pourquoi CORNER les dit « **trimitiques** ». Une espèce qui n'a qu'une catégorie d'hyphes à paroi épaissie en plus des hyphes génératrices est dite « **dimitique** ».

Enfin, chez ceux des Polypores dont la consistance est plus charnue, il n'y a, ni hyphes squelettiques, ni hyphes ligatives ; ces espèces sont dites **monomitiques**.

Ces trois catégories d'espèces, mono- di- et trimitiques, sont loin d'être tranchées l'une par rapport à l'autre ; si, dans certaines espèces, les hyphes ligatives diffèrent beaucoup des hyphes squelettiques, dans d'autres elles leur ressemblent davantage, de sorte qu'il est facile de concevoir que la limite entre espèces trimitiques et espèces dimitiques ne soit pas tranchée.

Il est évident que c'est en étudiant une espèce franchement trimitique que l'on se rend le mieux compte des caractéristiques qui permettent de distinguer

les hyphes ligatives des hyphes squelettiques, puisque celles-ci s'y trouvent côte à côte.

Selon TESTON, dans une espèce trimitique donnée, les hyphes ligatives se distinguent des hyphes squelettiques par au moins l'un des caractères suivants :

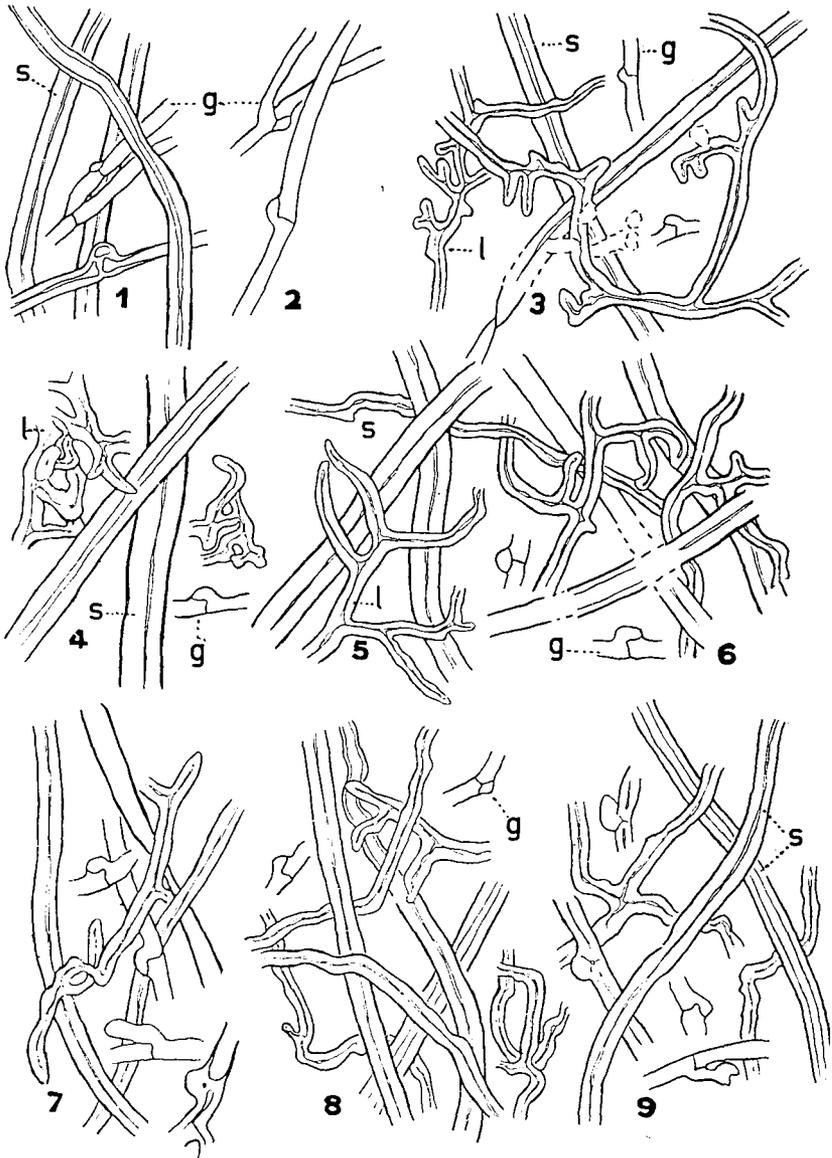


Fig. 159. — Structures monomitique (2), dimittique (1) et trimitique (3) à (9) de la chair du carpophore (d'après TESTON). Les Fig. (3) à (9) sont relatives à des espèces qui ont été classées ou sont classées dans le genre de *Polyporei* agaricoïde *Lenzites*; les Fig. (4) à (6) se rapportent à deux espèces actuellement considérées comme de « vrais » *Lenzites*.

Hyphes génératrices (g), ligatives (l), et squelettiques (s).

ramification plus fréquente (les hyphes squelettiques les plus typiques se présentent comme de longues fibres non ramifiées ; il arrive cependant, dans certaines espèces, qu'elles le soient plus ou moins),

forme très sinueuse dans le détail,

calibre plus réduit,

non colorabilité par le mélange de GIEMSA (les hyphes squelettiques se colorent en violet ou en rouge dans le GIEMSA, en rouge par le Rouge Congo) ; la colorabilité des hyphes ligatives par le GIEMSA diminue en même temps que leur calibre ; elles restent le plus souvent incolores dans ce mélange.

La structure trimitique de la chair est très frappante dans celles des espèces à lames et chair blanches ou blanchâtres que FRIES classait dans son genre *Lenzites*, notamment *L. betulina* et ses satellites, *L. variegata* et *flaccida*.

D'après TESTON, on peut reconnaître, dans la chair de ces *Lenzites* :

des hyphes génératrices $\times 3-4 \mu\text{m}$, à paroi mince, à cloisons bouclées,

des hyphes squelettiques $\times 5-8 \mu\text{m}$, en forme de longues fibres non ramifiées, dont la paroi fort épaisse se colore en violet dans le mélange de GIEMSA,

des hyphes ligatives, $\times 3-4 \mu\text{m}$, ramifiées et sinueuses, dont la paroi épaisse reste incolore dans ce mélange de colorants.

Dès 1902, étudiant la structure de la chair d'une espèce de ce groupe, à l'aide d'une double coloration (fuchsine basique + vert lumière) de coupes de matériel fixé au préalable par un liquide chromosmique, R. MAIRE avait parfaitement distingué et sommairement décrit les trois types d'hyphes des *Lenzites* trimitiques, notant même une différence de colorabilité entre les hyphes que nous appelons aujourd'hui squelettiques et celles que nous appelons ligatives ; dans ses préparations les hyphes squelettiques étaient colorées en rouge, les hyphes ligatives en vert.

Il semble que les hyphes génératrices des *Lenzites* aient échappé à FAYOD (1889), cet auteur n'y mentionnant que des hyphes à paroi épaisse. Il signale des hyphes « fort longs et pourvus d'une membrane épaissie jusqu'à obturation complète de leur lumière » qui sont évidemment nos hyphes squelettiques, hyphes qui « produisent adventivement de fines petites branches en forme de vrilles rameuses, souvent aussi entièrement obturées par l'épaississement de leurs parois », fines branches qui correspondent évidemment à nos hyphes ligatives, et que FAYOD considérait comme représentant une forme particulière de son tissu connectif. FAYOD écrit très justement que les hyphes en vrille sont surtout évidentes chez *L. betulina* et espèces voisines, mais qu'elles sont très réduites ou nulles chez ceux des *Lenzites* friesiens dont la chair est brune, et dont KARSTEN a fait son genre *Gloeophyllum*.

A ce jour, on n'a pas signalé des *Tricholomatales* trimitiques. Il faut en effet remarquer que, malgré la présence de lames qui l'avait fait ranger par FRIES dans ses *Agaricini*, le genre *Lenzites* ne peut être classé dans l'ordre *Tricholomatales*. FRIES a d'ailleurs parfaitement reconnu que les affinités de ses *Lenzites* sont du côté de champignons qu'il plaçait dans ses *Polyporei*, particulièrement du côté des espèces à hyménophore labyrinthe qu'il réunissait dans son genre *Daedalea* et qu'il rapprochait des *Trametes*, et non du côté des autres *Agaricini*. Malgré la position qu'il assignait aux *Lenzites*, à la fin de ses *Agaricini*, FRIES écrivait (*Epicr.*) : « *Lenzites* est genus *Polyporeum* ».

Jusqu'à plus ample informé, le caractère trimitique de la chair est une particularité des *Poly pores* ; il ne faut toutefois pas oublier que, d'après la révision de TESTON, seulement 25 % des *Poly pores* dimidiés de notre flore sont trimitiques ; environ 50 % sont dimitiques et 25 % monomitiques.

Selon CORNER, les hyphes squelettiques typiques apparaissent dans les régions du carpophore qui sont en croissance, ce qui fait qu'elles deviennent relativement droites et qu'elles s'allongent tellement qu'il est difficile de repérer leur bout libre sur des dilacérations du tissu de la chair ; elles naissent toujours d'hyphes génératrices ; on ne voit pas comment il pourrait en être

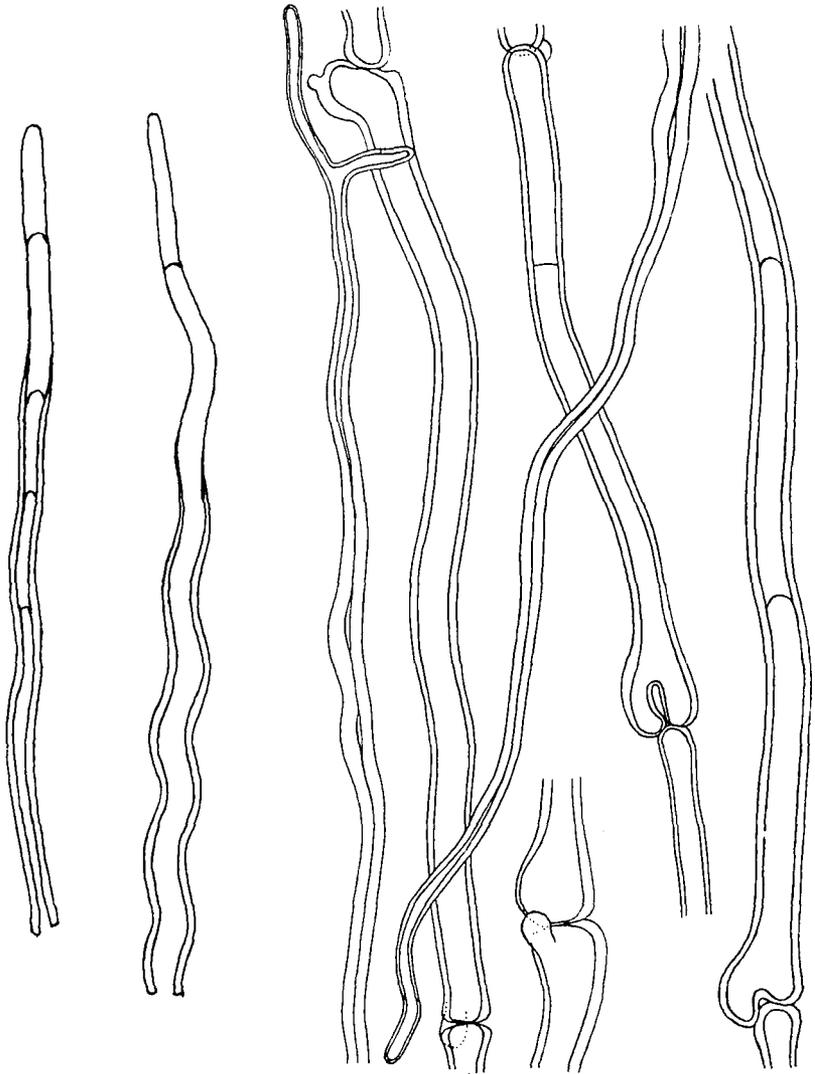


Fig. 160. — Hyphes à paroi épaisse de la chair piléique de *Polyporus alveolaris* D.C. ex Fr. (= *Favolus europaeus* Fr.) (à gauche) et de *Lentinus adhaerens* (à droite).

Remarquer qu'aux extrémités longuement effilées des *hyphes squelettiques* à paroi épaisse, celle-ci est restée plus ou moins mince. Noter également la présence de cloisons de retrait, fines et bombées en verre de montre. Chez le *Polyporus*, il a été vérifié que les noyaux des hyphes squelettiques sont toujours éloignés de l'extrémité libre de l'article terminal, même lorsqu'il n'y a pas de cloisons de retrait.

autrement chez les nombreuses espèces dimitiques. Pour mieux reconnaître les caractères de l'hyphe squelettique et son origine, TESTON a placé en atmosphère humide la tranche d'un carpophore frais d'une espèce dimitique bouclée; sur la surface de section s'est alors développé un fin duvet formé par les hyphes qui avaient poussé à partir de la section. Dans ce duvet se trouvaient, à la fois, des hyphes génératrices à cloisons nombreuses et bouclées et des hyphes squelettiques. On pouvait alors constater que, conformément aux vues de CORNER, l'hyphe squelettique typique n'est en fait que l'article terminal non ramifié d'une hyphe; sa paroi est si épaisse que sa lumière est complètement obturée; elle ne s'amincit que vers l'extrémité libre où l'on observe de fines cloisons bombées en verre de montre, à convexité tournée du côté du bout libre; il s'agit de cloisons qui jalonnent les différentes étapes du retrait du protoplasme à partir de l'extrémité libre; ces cloisons, dites de retrait, ne sont donc en aucune façon comparables aux cloisons des hyphes génératrices, lesquelles séparent les uns des autres des articles initialement vivants, contenant cytoplasme et noyaux; si celles-ci sont bouclées dans nombre d'espèces, les cloisons de retrait ne le sont jamais.

Les hyphes squelettiques sont souvent reliées aux hyphes génératrices par de longues hyphes aux caractères intermédiaires, à paroi moins épaissie que celle des hyphes squelettiques, mais à cloisons déjà sans boucles.

Selon CORNER, les hyphes ligatives, de croissance lente et très intriquées, ne peuvent prendre naissance qu'en arrière de la zone de forte croissance où sont nées les hyphes squelettiques. TESTON écrivait: « Rien ne nous permet de penser que le système conjonctif peut dériver directement du système générateur car il n'existe jamais sans le système squelettique et dans tous les cas nous l'avons vu naître sur des hyphes squelettiques, soit comme une ramification terminale, soit comme une ramification latérale ». Cette opinion, qui rejoint celle de FAYOD, n'est pas unanimement partagée et, par exemple CORNER a noté que, dans l'une des espèces étudiées par lui, le système ligatif peut dériver des hyphes intermédiaires ou des hyphes génératrices. Une origine du système ligatif à partir des hyphes génératrices est d'ailleurs obligatoire pour les espèces que SINGER qualifie d'« **amphimitiques** », espèces qui possèderaient des hyphes ligatives, mais seraient dépourvues d'hyphes squelettiques.

Toute hyphe de la chair dont la paroi est épaissie n'est pas forcément une hyphe squelettique ou une hyphe ligative. Selon CORNER et selon CUNNINGHAM (1947), une hyphe à paroi épaisse qui présente des boucles sur son trajet doit être rangée dans le système générateur. DONK a proposé (1964) l'étiquette « **hyphes sclérifiées** » pour désigner les hyphes génératrices dont la paroi est épaissie. Comme l'a fait remarquer TESTON, dans plusieurs Polypores dimidiés dont toutes les hyphes sont bouclées, qui sont donc monomitiques, on peut cependant distinguer deux sortes d'hyphes: hyphes à paroi mince accompagnées d'hyphes à paroi épaisse; elle a proposé l'étiquette « **pseudodimitiques** » pour désigner de telles espèces.

Si la distinction entre espèces monomitiques, dimitiques et trimitiques peut sembler séduisante pour le Systématicien, il est bon de rappeler que TESTON a écrit qu'au cours de son étude, il lui « a été souvent difficile de placer une hyphe dans l'un des trois systèmes antérieurement définis et de décider si l'espèce étudiée était mono- ou di-, di- ou trimitique ». Concernant ce type de caractère, TESTON conclue « qu'il ne permet que rarement de reconnaître et de définir des groupes naturels, mais qu'il peut être utilisé avec avantage pour sérier les espèces à l'intérieur de tels groupes ».

γ. Structure sarcodi- ou trimitique.

Ces structures ont été définies en 1966 par CORNER, à propos de l'étude du genre *Trogia*, dont les espèces typiques, essentiellement exotiques, ont une surface hyménifère d'allure cantharelloïde.

Comme les dimitiques typiques étudiées plus haut, les **sarcodimitiques** présentent deux sortes d'articles dans la chair du stipe et du chapeau : des articles étroits, $\times 3-8 \mu\text{m}$, qui forment des hyphes génératrices très ramifiées-entrelacées, et des cellules beaucoup plus larges $\times 10-30 \mu\text{m}$, longues, atténuées aux deux extrémités, ce qui fait que les septa qui séparent deux de ces articles consécutifs sont bien plus étroits que le corps de ceux-ci. Selon CORNER, ces longues et larges cellules fusiformes correspondent aux articles squelettiques de la construction typiquement dimitique, dont ils diffèrent par leur grande largeur et le fait que leur paroi n'est pas épaissie ou ne l'est que très peu.

La structure **sarcotrimittique** diffère de la sarcodimitique par le fait que de nombreuses hyphes génératrices épaississent de bonne heure leur paroi, au point que leur lumière devient linéaire. CORNER insiste sur le fait que ces hyphes génératrices à paroi épaisse naissent comme des ramifications d'hyphes génératrices à paroi mince, qu'elles ne sont donc pas simplement de vieilles hyphes génératrices ayant épaissi à la longue leur paroi, et il fait remarquer que, si ces hyphes caractéristiques de la construction sarcotrimittique ressemblent aux hyphes conjonctives ou ligatives des Polypores à structure typiquement trimitique par leur étroitesse, par la grande épaisseur de leur paroi et par le fait qu'elles s'entrelacent entre les larges hyphes squelettiques, elles en diffèrent par le fait qu'elles sont septées, comme le sont les hyphes génératrices typiques.

Pour nous, il est tout à fait évident que les deux sortes d'hyphes des sarcodimitiques de CORNER correspondent exactement aux deux sortes d'hyphes distinguées par FAYOD dans ses « formes supérieures » d'Agaricinés ; les hyphes génératrices grêles et les hyphes squelettiques enflées des sarcodimitiques correspondent respectivement aux hyphes connectives et aux hyphes fondamentales de FAYOD. Le thalle sarcodimitique, au sens de CORNER, ne représente pas autre chose que le thalle hétéromorphe de FAYOD. Un thalle hétéromorphe aux articles fondamentaux particulièrement larges, longs et atténués aux deux extrémités se rencontre chez diverses *Tricholomatales* comme *Hygrophorus conicus* ou *Collybia platyphylla*. Mais il est bien certain que, dans nombre de *Tricholomatales* à chair hétéromorphe, les articles fondamentaux sont cylindriques, brusquement contractés au niveau des cloisons, formant ainsi des hyphes « en chaînes de saucisses ».

La structure hétéromorphe de FAYOD ou la structure sarcodimitique de CORNER étant extraordinairement répandue chez des champignons lamellés de familles variées, nous nous étonnons que CORNER, l'ayant reconnue chez *Mycena acicula* et *M. lactea*, ait pu, sous ce seul prétexte, ranger ces deux espèces dans le genre *Trogia*, qui, d'après notre expérience personnelle sur la structure des champignons, devrait alors renfermer la majorité des *Hyménomycètes* à lames, sinon tous. CORNER, qui redéfinit le genre *Trogia*, en partie d'après la présence d'une construction sarcodimitique (ou sarcotrimittique) écrit d'ailleurs que nombre de ces *Trogia*, qui sont communs dans les forêts des tropiques, sont généralement pris pour des espèces de *Cantharellus*, *Clitocybe*, *Collybia*, *Hygrophorus*, *Mycena*, *Omphalina*, *Pleurotus* et *Stereum* !

b. *Disposition des hyphes dans la trame des lames des Tricholomatales.*

Chez les *Agaricales*, au sens étroit où nous prenons ici cet ordre, la trame des lames est souvent régulière, plus rarement emmêlée. Comme on l'a vu, ces deux types de structure peuvent se rencontrer dans un même genre, voire dans un même individu, quand la trame, régulière chez les jeunes, s'emmêle chez l'adulte. Le genre *Lepiota* illustre ce propos. Aussi n'a-t-on délimité aucun genre d'*Agaricales* en se basant sur la structure de la trame des lames.

Chez les *Tricholomatales*, il n'en est pas de même ; en dehors de la structure régulière et de la structure emmêlée, qui sont les structures les plus répandues dans cet ordre, on observe, dans trois genres, une structure particulière, la structure divergente ou bilatérale, structure que l'on ne rencontre ailleurs que dans l'ordre *Boletales*, qu'elle aide à caractériser.

α. Structure divergente. Structure bilatérale. (Fig. 161 et 162).

La structure divergente est particulièrement frappante dans le type de trame que FAYOD (1889) appelait « trame bilatérale », et qu'il définissait comme suit : « La trame proprement dite est réduite à un mince plan moyen (médiostrate), à partir duquel ses éléments se déjettent, le plus souvent obliquement en ligne courbe, vers l'hyménium ». « Cette disposition est caractéristique pour les *Hygrophores* et les *Amanites* » écrivait cet auteur, qui excluait, rappelons-le, du genre *Hygrophorus*, tel que l'avait conçu FRIES, les *Hygrocybe* et la plupart des *Camarophyllus*.

Cette structure est déjà visible à la loupe, dans des coupes pratiquées à main levée sur matériel vivant ; elle s'y traduit même souvent, à l'œil nu, par le fait que chaque coupe transversale de lame se fend en deux, suivant son plan de symétrie, de façon quasi spontanée.

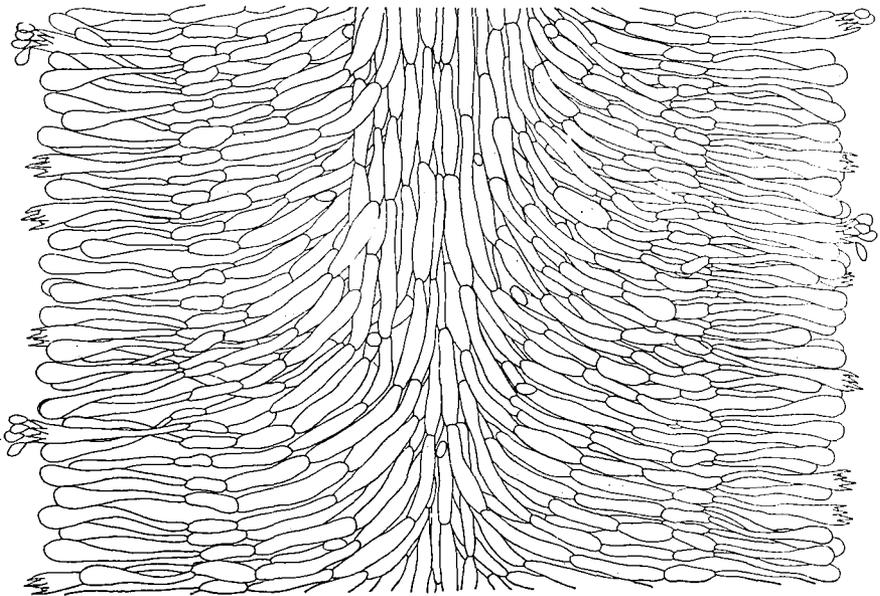


Fig. 161. — Trame divergente d'un *Hygrophorus* (= *Limacium*). (d'après HESLER et SMITH).

Mais on connaît des divergences beaucoup plus discrètes, car elles ne se manifestent que sur les bords d'un médiostrate qui présente, sur une grande épaisseur, une structure plus ou moins régulière. FAYOD (1889) a sans doute reconnu ce type de trame chez le champignon qu'il déterminait *Omphalia oniscus*, et dont il disait que « la trame pourrait presque être considérée comme bilatérale ». En 1943, nous écrivions que *Omphalia asterospora* s'écarte des *Omphalia* sensu stricto, notamment par « la trame de ses lames assez régulière au médiostrate (à hyphes seulement un peu divergentes vers le sous-hyménium), tous caractères que l'on retrouve dans plusieurs *Clitocybe* hygrophanes typiques ».

En fait, ce type de trame, caractérisé par le fait que les hyphes externes du médiostrate, par ailleurs plus ou moins régulier, divergent légèrement en direction du sous-hyménium, se rencontre dans des *Clitocybe* de groupes variés (notamment aussi des *Candicantes*), comme l'a montré SINGER, qui l'a considéré comme un sous-type de trame régulière, qu'il qualifiait, en 1949, de « sub-bilatéral-subrégulier », avant de l'appeler, à partir de 1962, « sous-type *Clitocybe* ».

Récemment (1976) nous avons reconnu, chez certains *Hygrocybe*, une divergence des hyphes les plus externes de la trame, par ailleurs régulière sur une grande épaisseur.

Chez quelques espèces dont la trame ne nous a montré aucune trace de divergence chez l'adulte, une légère divergence serait, selon SINGER, sensible dans les carpophores jeunes ; ce serait le cas pour *Armillaria luteovirens*, *Catathelasma imperiale* et *Flammulina velutipes*.

Ceci est en accord avec de nombreuses observations faites sur des primordiums par REIJNDERS, qui prétend que, même chez des *Hyménomycètes* agaricoïdes dont la trame est régulière chez l'adulte, celle-ci est tout entière composée d'hyphes divergentes dans les plis qui sont à l'origine de leurs lames, ce qui le conduit à l'idée que le caractère « trame divergente » est plus primitif que le caractère « trame régulière ».

Pour REIJNDERS (1963), les expressions « trame divergente » et « trame bilatérale » ne doivent plus être considérées comme synonymes. Cet auteur n'utilise le qualificatif « divergente » que pour les Hygrophores et pour les *Boletales*, réservant le qualificatif « bilatérale » pour les Amanites.

Dans la trame que REIJNDERS appelle **divergente**, les hyphes divergentes se prolongent par les hyphes du sous-hyménium, qui portent les basides.

La trame que REIJNDERS appelle **bilatérale**, celle des Amanites par exemple, est caractérisée par une différenciation des hyphes tout à fait comparable à celle décrite plus haut dans la chair du stipe des mêmes champignons. Les hyphes de la trame bilatérale qui frappent le plus, parce que plus larges que les autres, pour nous les hyphes fondamentales, hyphes qui sont réduites à de courtes chaînes ou même à un seul article, se terminent librement dans la trame, atteignant tout au plus la région sous-hyméniale. Les articles sous-hyméniens, d'où naissent les basides, ne sont pas portés par ces articles fondamentaux ; ils terminent des hyphes généralement peu larges, pour nous les hyphes connectives. REIJNDERS prétend que, chez le primordium, la trame des lames est d'abord régulière et que ce sont seulement les hyphes fondamentales, nées sur les hyphes de cette trame régulière, qui prennent l'orientation divergente caractéristique des trames bilatérales. BAS (1969) prétend au contraire que, même avant la différenciation des hyphes fondamentales, la trame des lames est déjà bilatérale-divergente.

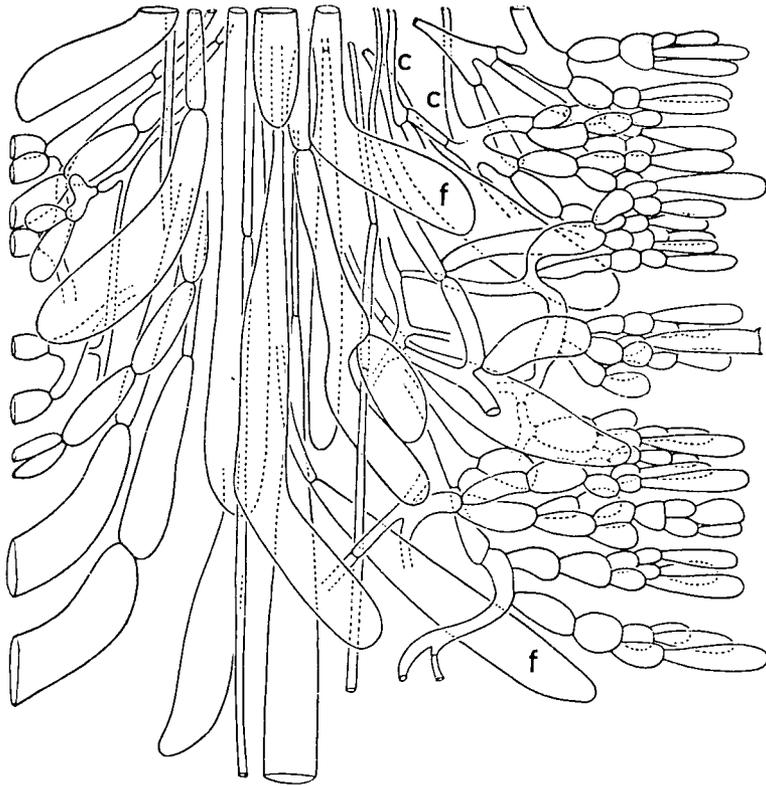


Fig. 162. — Trame bilatérale d'une Amanite, telle que vue sur une coupe transversale de lame (d'après BAS, in *Persoonia*). Le sous-hyménium et l'hyménium n'ont été représentés que sur le côté droit.

Remarquer que les articles sous-hyméniens sont portés par des hyphes grêles, issues du médiostate, alors que les gros articles fondamentaux, qui divergent à partir du plan médian, se terminent librement, sans rien porter, dans la région du sous-hyménium ou au-dessous d'elle; c'est, pour REIJNDERS, la caractéristique de la trame bilatérale *sensu stricto*.

Comparer le comportement des articles fondamentaux de la trame des lames à celui que les articles fondamentaux montrent dans le stipe (Fig. 156).

Quoi qu'il en soit, les types de trame que REIJNDERS appelle trame divergente et trame bilatérale sont reliés par des intermédiaires. BAS, à qui nous devons (1969) d'excellents dessins de la structure des lames des Amanites, a montré que, chez plusieurs Amanites de la section *Lepidella*, les articles enflés se terminant librement dans la trame des lames, et donc indépendants du sous-hyménium, sont nuls ou très rares.

Dans le genre *Limacella*, que l'on peut difficilement éloigner du genre *Amanita*, la trame des lames semble construite comme celle de ces *Lepidella*. Déjà le dessin que nous avons publié, en 1926, d'une partie de la trame des lames de *Limacella illinita*, semblait montrer que, chez cette *Amanitaceae*, ce sont les hyphes divergentes de fort calibre qui donnent naissance aux articles du sous-hyménium. Doutant de l'exactitude de cette observation de jeunesse, nous avons repris récemment l'étude de la trame des lames chez un autre *Limacella*, *L. glioderma*, et nous n'avons pas vu de bouts libres aux hyphes

qui rendent la trame typiquement divergente ; les gros et longs articles divergents portent les articles du sous-hyménium celluleux. (Fig. 163).

En somme, dans la famille *Amanitaceae*, voire dans le genre *Amanita*, coexistent certainement les deux types structuraux appelés par REIJNDERS trame divergente et trame bilatérale ; ces types y sont, selon toute vraisemblance, reliés par des intermédiaires et ne sont donc pas fondamentalement distincts, contrairement à ce que croyait cet auteur.

Inversement, si les Hygrophores du sous-genre friesien *Limacium* (les *Hygrophorus* de FAYOD) ont une trame divergente au sens de REIJNDERS, on observe, chez quelques espèces du sous-genre friesien *Hygrocybe*, une structure qui n'est pas sans rappeler celle de la trame bilatérale au sens de REIJNDERS. Comme nous l'avons reconnu récemment (1976), chez ces espèces, si la trame est régulière dans l'ensemble, elle est divergente sur ses bords et cette divergence est due aux hyphes fondamentales des parties latérales de la trame, qui se recourbent en direction de l'hyménium, et dont l'extrémité est libre, c'est-à-dire sans connexions avec le sous-hyménium ou avec l'hyménium ; ces hyphes divergentes se terminent, soit au pied de l'hyménium, soit parfois dans l'hyménium même, entre les basides.

β. Structure régulière. Structure emmêlée.

Chez certaines espèces de *Tricholomatales*, comme celles du genre type *Tricholoma*, la trame des lames est très régulière.

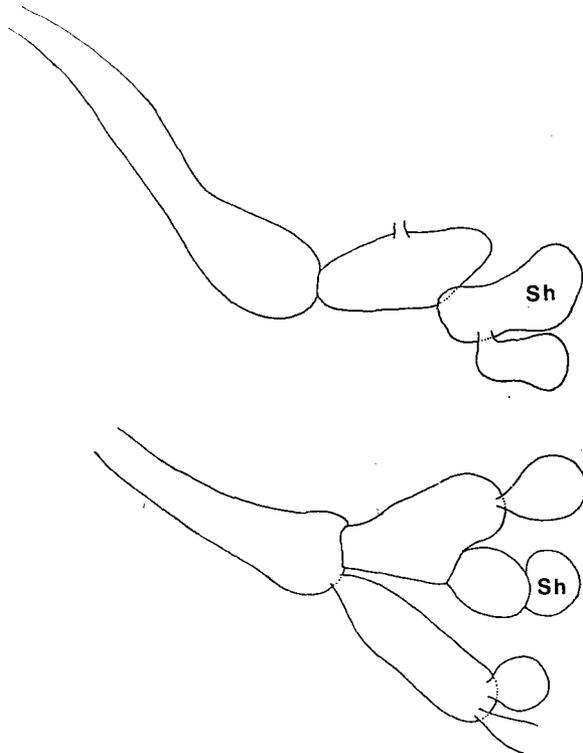


Fig. 163. — Quelques hyphes de la trame des lames de *Limacella glioderma*, pour montrer que les articles du sous-hyménium celluleux (Sh) sont portés par des articles eux-mêmes portés par les longs articles fondamentaux qui divergent à partir du plan médian, situé à gauche de la partie figurée ici.

Chez celles dont les lames sont franchement arquées-décourbées, la trame de celles-ci tend souvent à s'emmêler, au moins dans sa partie inférieure. Les espèces à lames décourbées des genres *Cantharellus* et *Camarophyllus* en fournissent une première illustration, et FAYOD définissait en partie ces deux genres par le caractère emmêlé de la trame.

Il est vrai que FAYOD a, en partie, défini sa tribu *Clitocybeae* par « Lamelles décourbées, arquées... Trame régulière », mais, d'après nos observations personnelles sur le genre type *Clitocybe*, la trame n'y est jamais très régulière. Il serait plus exact de dire qu'elle est souvent assez régulière ou qu'elle présente au moins une tendance à la régularité dans la majorité des espèces du genre. En effet, si la trame est plus ou moins régulière dans sa partie la moins éloignée de l'arête, il est assez fréquent qu'elle s'emmêle vers la base, au médiocre et, dans plusieurs *Clitocybe* authentiques, nous l'avons trouvée emmêlée dans toute son étendue. Ce qui vient d'être dit, qui résulte de l'observation de coupes transversales de lames, est confirmé par l'examen de coupes radiales du chapeau passant par le plan de symétrie des lames, qui révèle que, si la trame est parfois enchevêtrée dans toute son étendue, elle ne l'est assez souvent que vers la base, tendant alors manifestement à la régularité vers l'arête.

Le caractère « trame emmêlée » était considéré par FAYOD comme un caractère des formes inférieures, de formes relativement primitives dirions-nous. L'étude de l'ordre *Agaricales*, tel qu'ici conçu, nous a plus d'une fois amené à une opinion diamétralement opposée ; qu'il suffise de rappeler que les Lépiotes les plus évoluées par l'ensemble de leurs autres caractères, des caractères de leurs spores notamment, sont souvent des espèces à trame emmêlée, alors que la trame est régulière chez les Lépiotes qui sont, dans l'ensemble, plus primitives.

Il est possible que, chez quelques *Tricholomatales*, le caractère « trame emmêlée » soit un caractère primitif, en particulier dans les genres où il accompagne le caractère primitif « Lames décourbées ». REIJNDERS pense que, lorsque le caractère « trame emmêlée » est déjà présent à l'état primordial, il s'agit d'un caractère primitif ; ce serait le cas pour *Phyllostopsis nidulans*, pour les ex Chanterelles que sont *Cantharellula umbonata* et *Geopetalum carbonarium*, ainsi que pour les vraies Chanterelles que sont *Cantharellus cibarius* et *tubaeformis*.

c. Types d'hyphes définis par des caractères du contenu.

Les **laticifères** sont des exemples classiques de telles hyphes. Dans nombre d'espèces, leur contenu, appelé *latex*, offre des caractères bien particuliers, qui le distinguent du contenu des hyphes ordinaires. Les hyphes appelées **oléifères** par FAYOD constituent un second type d'hyphes définies par des caractères du contenu.

En 1892, VAN BAMBEKE groupait laticifères et hyphes oléifères sous l'étiquette **Hyphes vasculaires**. Pour les mettre en évidence, il préconisait la technique suivante.

Immerger des coupes faites à main levée dans une solution d'acide osmique à 1 %, pendant 5 à 10 minutes. Après lavage, les plonger pendant 5 à 10 minutes, dans le mélange d'EHRlich-BIONDI, qui est constitué à partir de solutions aqueuses saturées d'Orange G (100 cc), de fuchsine acide (20 cc) et de vert de méthyle (50 cc). Enfin déshydrater et monter au Baume, après passage par l'essence de girofles. Lorsque le contenu des hyphes vasculaires n'est pas noirci par l'acide osmique, il se colore généralement en rouge.

En utilisant cette technique, VAN BAMBEKE dit avoir mis des hyphes vasculaires en évidence chez tous les *Hyménomycètes* agaricoïdes étudiés par lui (une centaine d'espèces).

α. Hyphes oléifères.

Selon FAYOD, « Dans le cas le plus simple », ces hyphes « ne se distinguent du tissu ambiant que par leur contenu d'apparence huileuse » ; cet auteur les dit surtout fréquentes dans le tissu connectif, et ajoute « Leur contenu, dans bien des cas, paraît ne devenir huileux qu'à la mort des cellules ; au moins ai-je fréquemment vu augmenter de beaucoup la matière huileuse dans des hyphes de coupes que j'observais depuis quelques heures ».

Selon VAN BAMBEKE, ces hyphes ne méritent pas le qualificatif : oléifère, utilisé par FAYOD pour les désigner, car ce n'est que très exceptionnellement qu'elles noircissent à l'acide osmique.

En 1938, nous partagions cette opinion de VAN BAMBEKE, ayant remarqué que le contenu des hyphes oléifères « persiste après inclusion à la paraffine (donc après passage par des solvants des graisses), même sur des pièces qui ont été fixées par des mélanges non osmiés ». Comme FAYOD, nous pensions que ces hyphes « meurent de bonne heure ; on les trouve parfois rompues transversalement, surtout dans le pied, ce qui prouve qu'elles n'ont pu suivre l'allongement de ce dernier ». Nous précisons alors, qu'après inclusion dans la paraffine, le contenu des hyphes oléifères se montre fortement basophile, ce qui permet de comprendre que nous n'ayons pu y mettre de noyaux en évidence.

β. Laticifères. (Fig. 164, 165, 166).

L'intérêt systématique des hyphes oléifères est très faible, car on peut en mettre en évidence dans des espèces appartenant à des genres fort variés. Les laticifères sont beaucoup plus importants à considérer pour le Systématicien, car on ne les rencontre que dans un petit nombre de genres, *Lactarius* par exemple, voire seulement dans une section d'un genre, comme la section *Lactipedes* du genre *Mycena*.

Les laticifères des Lactaires sont des tubes cylindriques, parfois très ramifiés, de calibre assez considérable. D'après nos observations, ce calibre varie de 6-8 μm à 15-20 μm , suivant les espèces. En 1938, nous avons montré, chez *Mycena erubescens*, à quel point le calibre des laticifères peut varier, d'une région à une autre du même carpophore, précisant que, s'il peut atteindre 28 μm dans la chair piléique, il est beaucoup plus réduit (5-10 μm) dans l'épicutis.

L'abondance d'un écoulement de latex à la coupure implique évidemment que les laticifères ne présentent pas de cloisons, ou qu'ils n'en présentent qu'un nombre réduit, par rapport à celui des hyphes ordinaires. En 1889, FAYOD écrivait : « Je n'ai jamais pu y découvrir de cloisons chez les *Lactarius*, quoique j'aie passé souvent des heures à les rechercher à l'aide de colorants, tels que l'éosine fixée par l'acide acétique dilué, qui colore très fortement les laticifères et permet de les suivre facilement. DE BARY et PATOUILLARD disent cependant en avoir aperçu ». Il est hors de doute que, dans certaines espèces de Lactaires, quelques cloisons se rencontrent dans les laticifères ; nous en avons observé à plusieurs reprises chez *L. torminosus*. FAYOD dit en avoir « vu chez le *Mycena galopoda*, mais ces cloisons étaient pour la plupart en voie de résorption » ; on peut se demander s'il ne s'agirait pas plutôt de cloisons restées imparfaites.

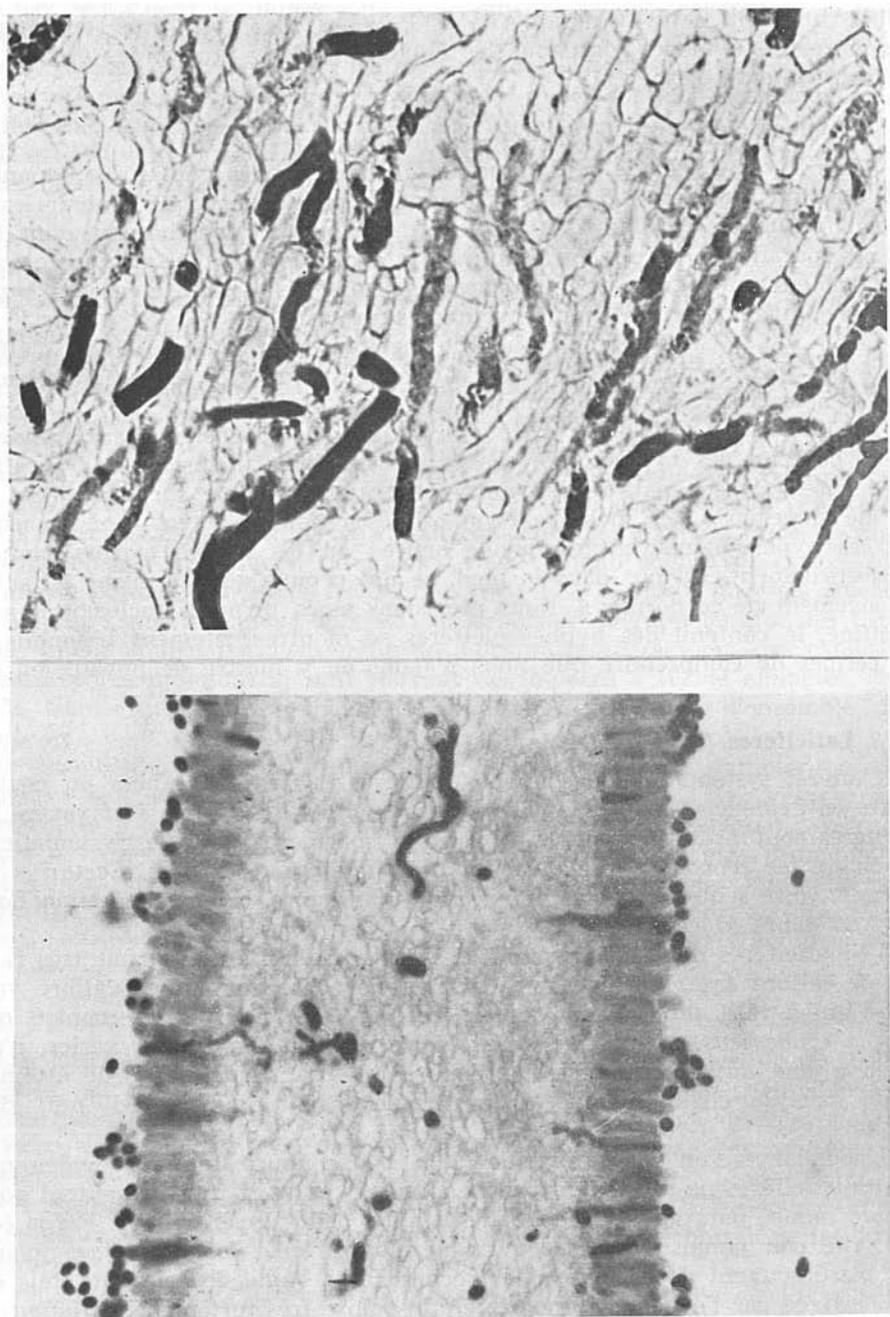


Fig. 164. — Coupes au microtome de lames de *Lactarius torminosus* incluses dans la paraffine après imprégnation de 24 heures dans une solution aqueuse d'acide osmique à 2 %.

En haut : coupes passant par le plan de symétrie d'une lame ou par un plan voisin. Les laticifères tranchent sur les cellules banales par leur contenu noirci.

En bas : coupe transversale dans une lame, à un plus faible grossissement. En noir, le contenu des laticifères, des cystides et des spores.

Chez les Lactaires, il arrive, mais chez certaines espèces seulement, que la paroi des laticifères soit plus ou moins différente de celle des autres hyphes, qu'elle soit, par exemple, un peu épaissie ou (et) métachromatique en mauve ou pourpré, en présence de Bleu de crésyl.

Si la plupart des latex sont opaques, comme l'est le lait, c'est pour la même raison : comme le lait, ce sont des émulsions. Lorsqu'on observe une goutte de latex de Lactaire, entre lame et lamelle, on est frappé par la présence de gouttelettes innombrables, mais souvent très fines, 0,5 à plus ou moins 1 μm ; dans certaines espèces, comme *L. lignyotus* et *picinus*, elles tendent, dans ces conditions d'observation, à se fusionner en gouttes plus grosses, pouvant atteindre ou dépasser 6 μm .

La coloration du latex des espèces de la section *Dapetes* est due à la coloration de ces gouttelettes.

Chez nombre de Lactaires, nous avons noté une tendance plus ou moins frappante à la formation de cristaux biréfringents à partir de ces gouttes. Chez *L. lignyotus* et *picinus*, les grosses gouttes provenant de la fusion de gouttes plus petites, perdent leur forme ronde et se transforment en cristaux ; très vite, un frottis du latex de ces espèces n'est plus qu'un énorme amas de cristaux. Dans de nombreux Lactaires, les cristaux formés à partir des gouttelettes émulsionnées sont de petite taille : ce sont, par exemple, de petites lames, parfois courbées en verre de montre. Cette transformation des gouttes en cristaux est plus ou moins rapide : dans certains cas, dans le latex venant tout juste de s'écouler d'une coupure, nous n'avons pu voir de guttules émulsionnées ; il n'y avait, à leur place, que de petites lames cristallines, comme si la transformation des gouttes en cristaux se produisait immédiatement après la coupe du carpophore ou comme si elle s'était produite, sous l'action de conditions défavorables, à l'intérieur même du carpophore entier.

Au lieu d'étudier le latex qui s'est écoulé d'un laticifère sectionné, on peut naturellement l'observer en place, à l'intérieur des laticifères, sur des coupes un peu épaisses. Pour étudier son aspect à loisir, il est préférable de le fixer. Pour fixer le contenu, avec l'aspect qu'il présente sur le vivant, nous ne connaissons qu'une seule substance, malheureusement d'un prix élevé, le tétr oxyde d'osmium (vulgairement « acide osmique »). Nous laissons des fragments de carpophores pendant 24 à 48 heures dans une solution aqueuse à 2 % de cette substance. Si on n'a pas le loisir d'étudier le matériel sitôt après cette imprégnation osmique, on peut le conserver dans l'alcool, au moins pendant plusieurs jours. Le moment venu, on y exécute des coupes, à main levée ou après inclusion à la paraffine ; mais, dans ce dernier cas, il est nécessaire de pratiquer, après l'imprégnation osmique, une postfixation dans une solution convenable, car des pièces qui n'ont été traitées que par une solution ne renfermant que du tétr oxyde d'osmium ne supportent pas l'inclusion dans la paraffine, se contractant de façon excessive dans la paraffine maintenue liquide par la chaleur.

Chez *L. torminosus*, seul Lactaire sur lequel nous ayons expérimenté, après imprégnation osmique, chaque goutte de la substance émulsionnée dans le latex se présente comme une petite boule noire ; la substance des gouttes a réduit le tétr oxyde d'osmium en osmium métallique opaque. C'est pourquoi, si l'on réalise une postfixation, il faut éviter de le faire en utilisant des substances oxydantes, telles que, par exemple l'acide chromique, l'oxydation faisant repasser l'osmium métallique insoluble à l'état d'oxyde soluble. C'est aussi pourquoi, en fixant le matériel vivant par un mélange chromosmique (type FLEMMING),

on n'obtient pas du tout le même résultat qu'après une simple imprégnation osmique. Le mélange chromoosmique ne conserve pas les gouttes du latex et communique tout au plus, au contenu du laticifère, une coloration brunâtre diffuse, comme R. MAIRE l'avait observé, en 1902, avec *Lactarius deliciosus*.

La substance des gouttelettes de l'émulsion qu'est habituellement le latex des Lactaires est soluble dans l'alcool. Sur des coupes de matériel frais conservées quelques jours dans l'alcool absolu, le contenu des laticifères n'est plus guttulé; il ne consiste plus qu'en un protoplasme résiduel, très finement ou confusément floconneux à floconneux-spongieux, parfois d'ailleurs très densément.

La solubilité dans l'alcool de la substance émulsionnée du latex était déjà connue de BOUDIER (1867) et de FAYOD (1889), et ce dernier auteur ajoutait qu'elle est également soluble dans l'éther et le chloroforme. En traitant un extrait alcoolique par l'eau, BOUDIER avait obtenu une substance cristallisée, du latex de *Lactarius controversus*.

En examinant, entre lame et lamelle, une goutte de latex de *Mycena galopus*, venant tout juste de s'écouler de la section d'un stipe, nous avons constaté

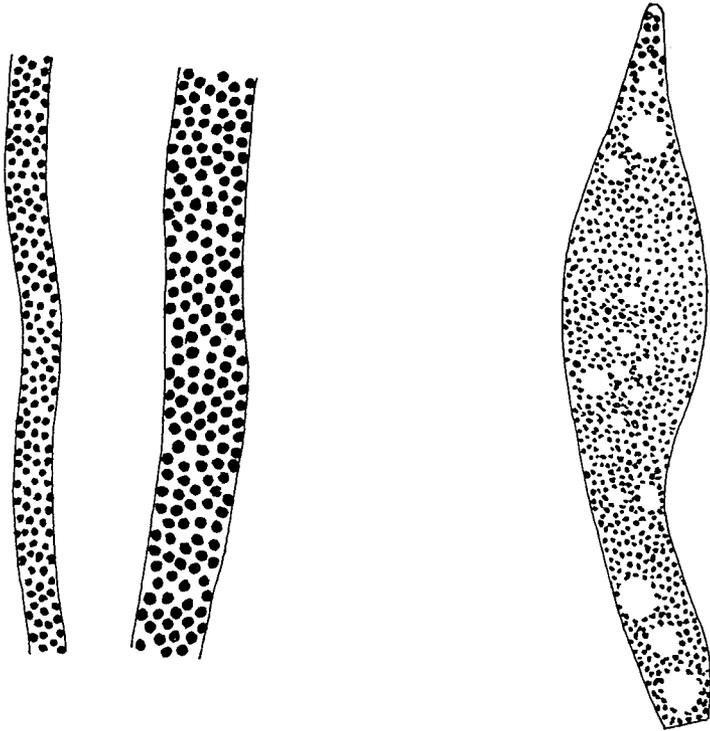


Fig. 165. — Aspect du contenu cellulaire des laticifères et des cystides de *Lactarius torminosus*, après imprégnation de 24 heures dans une solution aqueuse d'acide osmique à 2 %.

A gauche : deux tronçons de laticifères de la trame des lames.

A droite : une pleurocystide de type macrocystide.

Remarquer que, comme les laticifères, les macrocystides sont bourrées de fines gouttelettes fortement osmioréductrices et qui, de ce fait, se présentent comme de petites boules noires.

que l'émulsion en laquelle il consiste a une allure tout à fait comparable à celle qui forme le latex de nombreux Lactaires. On y voit d'innombrables gouttelettes, pour la plupart minuscules, 0,5-0,7 μm par exemple ; dispersées parmi elles peuvent se remarquer quelques gouttes sensiblement plus grosses, plus ou moins 2 μm . Sur des coupes de carpophores, examinées directement dans l'eau, on peut voir le latex en place dans les laticifères ; il présente les mêmes caractères que celui du latex isolé ; c'est une émulsion extrêmement dense de gouttelettes très fines, contenue dans des tubes qui, dans le stipe, sont de fort calibre, 15-25 μm par exemple.

Après imprégnation osmique d'un stipe, les laticifères se détachent en noir sur le fond incolore des autres hyphes ; comme chez les Lactaires, ce sont les gouttelettes émulsionnées qui sont noires.

En 1907, ARNOULD et GORIS ont reconnu que, si l'on monte des coupes de carpophores de *Russulaceae* dans un réactif composé d'une aldéhyde, la vanilline, dissoute dans de l'acide sulfurique additionné de son volume d'eau, on peut voir, dans plusieurs espèces, les laticifères se détacher en bleu foncé sur le fond devenu plus ou moins rouge des autres éléments ; c'est le contenu des laticifères qui se colore.

On a montré depuis que, sur les mêmes espèces, on obtient également une coloration différentielle du contenu des laticifères en remplaçant la vanilline par d'autres aldéhydes. Le résultat varie toutefois d'une aldéhyde à une autre.

La coloration prise par le latex en présence de réactifs sulfoaldéhydiques convenables peut naturellement être notée, non seulement au microscope, sur des coupes de carpophores, mais également à l'œil nu, en mélangeant, sur une lame de verre, une goutte de réactif et une goutte de latex qui s'est écoulé d'une section ; cette dernière méthode est la plus sensible ; elle peut parfois révéler l'apparition de couleurs qui ne frappent pas sous le microscope.

Si les réactifs sulfoaldéhydiques colorent nombre de latex blancs, ou modifient la teinte de latex naturellement colorés, ils sont sans action sur la teinte naturelle d'autres latex. Les latex du premier type sont dits sulfoaldéhydes + (ou, par abréviation, sulfo +) ; ceux du second type, sulfoaldéhyde — (ou sulfo —). Le latex est sulfo — chez *Mycena galopus* et *erubescens*, comme chez plusieurs Lactaires, alors qu'il est sulfo + chez nombre de ces derniers.

Des laticifères particulièrement typiques par leur contenu émulsionné en une multitude de gouttelettes osmioréductrices, et qui se colore de façon différentielle en présence de réactifs sulfoaldéhydiques (sulfo +) peuvent être présents dans la chair et les lames de certains champignons dont le carpophore ne laisse apparemment écouler aucun latex à la section. Plusieurs Russules et tous les *Lentinellus* sont dans ce cas. La brièveté des laticifères ou la présence de cloisons trop nombreuses peuvent évidemment être des facteurs empêchant un écoulement important de latex à la section du carpophore.

Il semble impossible de donner du laticifère une définition qui soit valable pour toutes les espèces. Comme nous venons de le rappeler, des champignons qui ne laissent pas écouler de latex à la coupure peuvent présenter des laticifères bien définis par des caractères de leur contenu. D'autre part, dans certains champignons qui présentent des laticifères indiscutables, le latex qu'ils contiennent est sulfo — et limpide comme de l'eau ; *Lactarius helvus* fournit un exemple classique de ce dernier cas.

Si des laticifères à contenu limpide comme de l'eau se trouvaient dans des champignons autres que des *Russulaceae*, comment pourrait-on les distinguer des hyphes fondamentales puisqu'ils ont le même calibre moyen ou fort que

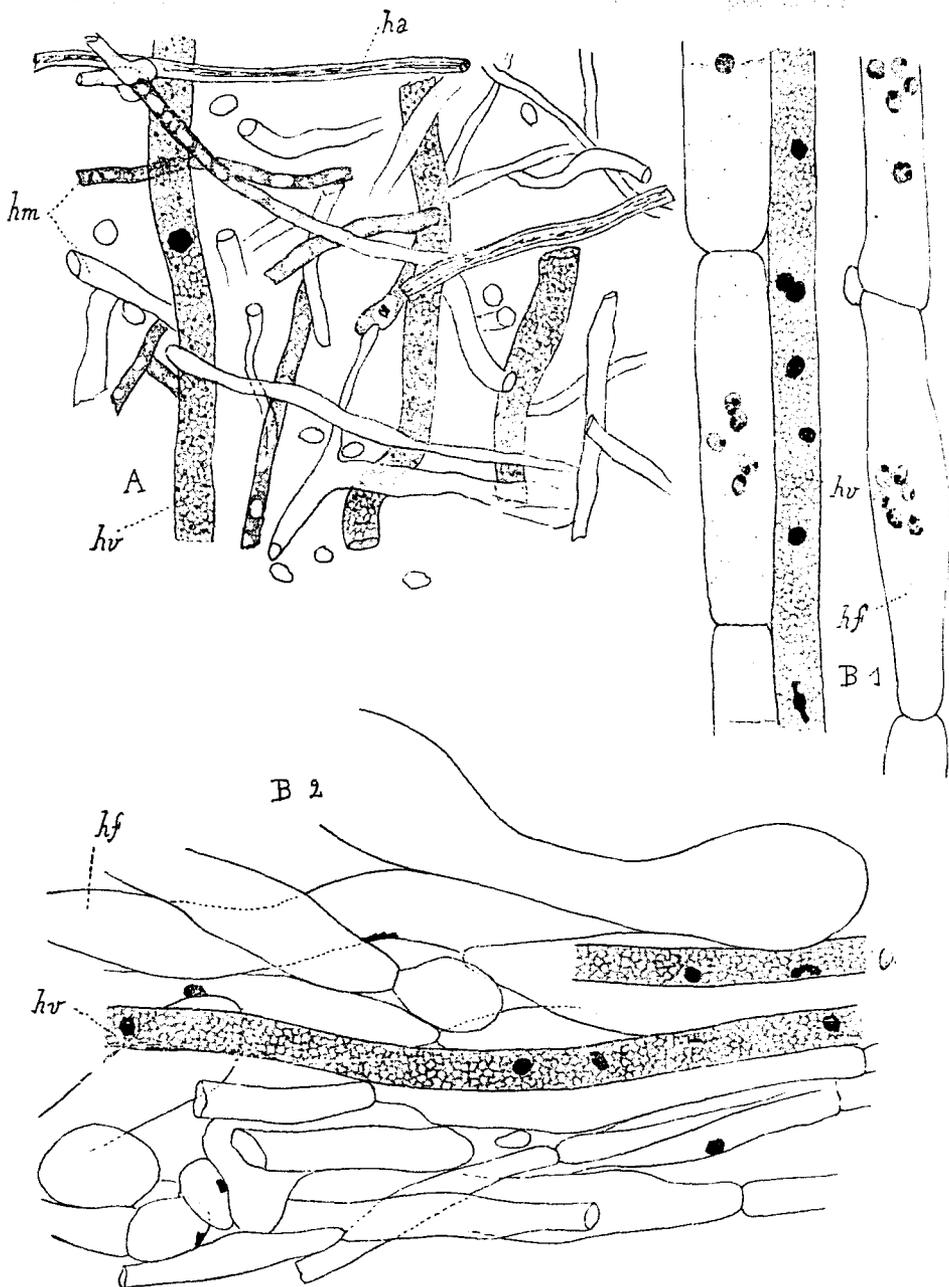


Fig. 166. — Coupes colorées à l'hématoxyline ferrique de chair d'espèces à laticifères, montrant l'aspect de ceux-ci lorsqu'ils n'ont pas subi de fixation osmique ou lorsqu'ils ont été blanchis par l'eau oxygénée. Les laticifères se reconnaissent à la densité de leur contenu protoplasmique, dont l'aspect finement réticulé est aussi caractéristique.

ces dernières ? L'absence ou la rareté des cloisons dans le laticifère semble alors le seul critère utilisable.

Le fait qu'à la section d'un carpophore, à la section transversale du stipe par exemple, s'écoule un suc relativement abondant, mais limpide comme de l'eau, n'est pas une preuve de la présence de laticifères, car cet écoulement peut provenir d'hyphes fondamentales dont les articles sont larges et en outre anormalement allongés (cas de *Hygrophorus conicus*, où la longueur des articles fondamentaux des lames oscille entre 600 et plus de 2400 μm selon ARNOLDS, 1974) ; l'étude attentive de coupes permettra seule d'apporter une réponse sûre.

Comme nous l'avons souligné en 1938, dans notre Monographie « Le genre *Mycena* », les laticifères restent vivants aussi longtemps que les hyphes environnantes, et de nombreux noyaux y sont facilement mis en évidence. En utilisant la coloration de GIEMSA sur des frottis de latex de Lactaires et de Mycènes, nous avons pu vérifier depuis, que ce latex renferme de nombreux noyaux. A ce point de vue, les laticifères des *Hyménomycètes* agaricoïdes sont tout à fait comparables à ceux des Phanérogames.

C'est, au moins en partie parce qu'ils sont vivants et donc que leur paroi élastique est distendue, comme l'est celle des autres cellules vivantes du carpophore, que des capillaires aussi fins que le sont les laticifères laissent écouler une partie importante de leur contenu lorsqu'on les sectionne ; du fait de cette section, la pression interne de la cellule vivante, qui en distendait la paroi, est supprimée, ce qui fait que la paroi élastique revient sur elle-même, refoulant le contenu.

Dans les régions du carpophore des *Russulaceae* qui présentent des cordons de sphérocytes, l'hyphe axiale d'un cordon n'est jamais un laticifère d'après nos observations. Dans ces régions, les laticifères se trouvent exclusivement ou surtout dans le tissu connectif qui enrobe ces cordons de sphérocytes ; de là, leurs ramifications ne pénètrent même pas entre les sphérocytes chez les espèces où ceux-ci sont unis par une couche mitoyenne, mais il arrive qu'elles se glissent entre les sphérocytes chez des espèces, telles que plusieurs Russules, où ces derniers, globuleux, ménagent entre eux des méats qui le permettent, comme elles font entre les sphérocytes de la trame de leurs lames, qui ne sont jamais unis en cordons et ne forment jamais d'ensembles cohérents.

5°. CYSTIDES DES LAMES ET DERMATOCYSTIDES.

Depuis FAYOD, on appelle **dermatocystides** des éléments qui ressemblent aux cystides typiques, mais qui, au lieu de se trouver, comme ces dernières, sur les lames, se trouvent dans les revêtements stériles du chapeau et (ou) du stipe.

Les dermatocystides sont donc des éléments différenciés de couches superficielles des parties stériles du carpophore. Ces couches peuvent présenter bien d'autres différenciations qui, depuis PATOUILLARD (1887) et surtout depuis FAYOD (1889), ont été utilisées par les Systématiciens. Il serait logique de les traiter à cette place ; pour éviter d'inutiles redites, nous n'en dirons cependant rien

Lentinellus ursinus : chair piléique (A). Remarquer qu'outre les laticifères, elle comprend au moins deux sortes d'hyphes : des hyphes à paroi mince (hm) et des hyphes à paroi épaisse, celle-ci amyloïde (ha).

Mycena erubescens (= *fellea*) : chair du stipe (B1), montrant un laticifère entre deux hyphes fondamentales (hf) ; chair piléique (B2).

ici, ayant déjà évoqué ce thème dans notre Historique des Classifications et nous proposant d'y revenir dans le cadre de l'étude des genres par laquelle s'achèvera ce mémoire.

a. *Pleurocystides* et *cheilocystides*. (Fig. 165, à droite, 167 et 168).

L'étiquette « cystide » s'applique avant tout à des articles de la surface des lames, autres que les pseudoparaphyses. Même dans ce sens restreint, le vocable cystide groupe des articles qui peuvent être fort différents morphologiquement ou (et) physiologiquement.

Il suffit d'examiner *Pluteus cervinus* pour s'en convaincre. Chacun connaît les cystides à crochets de cette espèce ; elles ne se trouvent que sur les faces des lames ; des cystides présentes sur les faces des lames, mais qui, dans d'autres espèces que *Pluteus cervinus*, peuvent se rencontrer à la fois sur les faces et sur l'arête sont dites **pleurocystides**. L'arête des lames de *Pluteus cervinus* est dépourvue de cystides à crochets, mais elle est couverte d'articles obovales ou piriformes, à paroi mince, qui la rendent stérile, et qu'on ne retrouve pas sur les faces des lames. Bien que ces articles ne ressemblent pas du tout aux cystides à crochets, nombre d'auteurs les appellent aussi cystides ; ils les classent simplement dans une catégorie spéciale, celle des **cheilocystides**, catégorie qui groupe les articles stériles que l'on ne trouve que sur l'arête des lames ; « poils marginaux » est synonyme de « cheilocystides ».

Lorsqu'un champignon possède des cheilocystides ou poils marginaux, ceux-ci sont présents, à la fois sur les grandes lames et sur les lamellules, mais il ne faut pas oublier que, comme l'a montré JOSSERAND (1936), l'arête des lamellules peut n'en présenter que là où celle-ci se trouve au même niveau que l'arête des grandes lames, la partie postérieure ascendante de l'arête des lamellules ayant la même structure que les faces des lames. Cet auteur a reconnu le fait, notamment chez *Pluteus cervinus* et *Russula amoena*.

Les pleurocystides sont des cystides particulièrement typiques car, étant dispersées parmi les basides, ce sont des articles différenciés, de nature indiscutablement hyméniale. On ne saurait en dire autant des cheilocystides, du moins lorsque celles-ci tapissent si densément l'arête des lames que celle-ci ne présente plus aucune baside, ce qui est fréquent pour ce type de cystide. Dans ce cas, des ressemblances entre les cheilocystides et des articles superficiels des revêtements, particulièrement du revêtement piléique, ne sont pas rares. Le genre *Mycena* en fournit maints exemples. On sait que d'assez nombreuses espèces de ce genre présentent des cheilocystides obovales, dont la partie supérieure est hérissée en brosse par des diverticules ; or, dans ces mêmes espèces, les hyphes superficielles du revêtement piléique présentent cette dernière caractéristique, bien que, par leur forme cylindracée et par leur position couchée, elles s'écartent des cheilocystides. On sait que la coloration de l'arête des lames des Mycènes de la section *Calodontes* est due à ce que les vacuoles des cystides de cette arête sont pigmentées ; or les cellules superficielles du revêtement piléique des *Calodontes* présentent souvent une pigmentation vacuolaire du même type que celle de ces cystides. De même, la coloration brune de l'arête des lames d'un *Pluteus* voisin de *P. cervinus*, *P. atromarginatus*, est due à une pigmentation vacuolaire des poils marginaux, du même type que celle des articles du revêtement piléique. Dans plusieurs Mycènes de la section *Glutinipedes*, la ressemblance entre l'arête des lames et les revêtements s'étend à des couches un peu plus profondes ; l'arête des lames de ces espèces est en effet gélifiée, comme le sont les revêtements piléique et

pédiculaire ; de ce fait, de même que l'on peut séparer le revêtement piléique gélatineux-élastique, on peut séparer l'arête des lames sous forme d'un filament élastique-tenace. Le même phénomène s'observe chez cette autre *Tricholomatale* qu'est *Panellus mitis*.

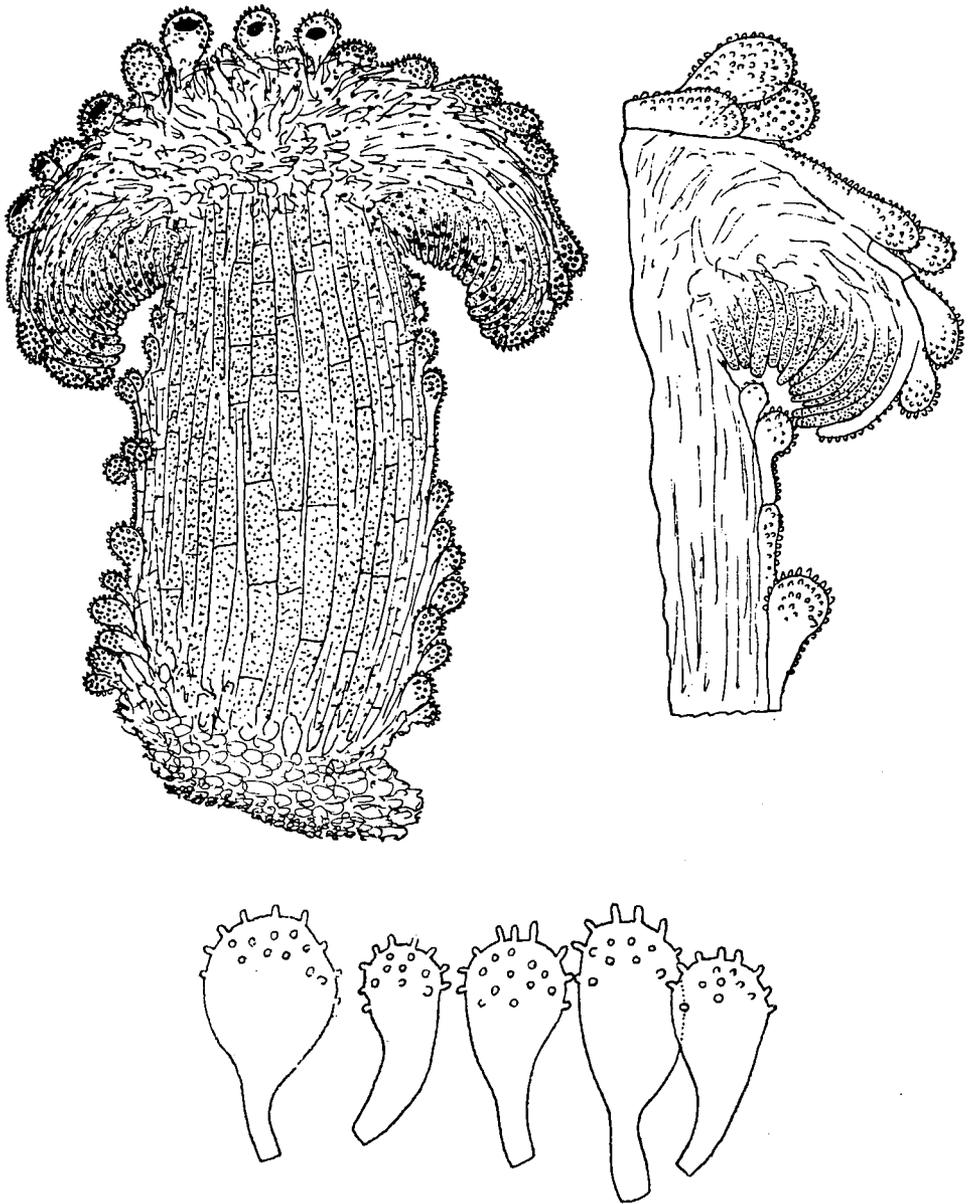


Fig. 167. — Articles diverticulés « en brosse » dans les revêtements du chapeau et du stipe (en haut) et sur l'arête des lames (en bas) de deux espèces de *Mycena*. Les articles en brosse de l'arête des lames sont figurés à un plus fort grossissement que ceux des revêtements piléiques et pédiculaires, que l'on voit ici sur des coupes axiales de primordiums.

Si nous appelons souvent « **poils marginaux** » ce que nombre d'auteurs appellent « cheilocystides », c'est surtout parce que, dans nombre de cas, ces articles se rattachent davantage aux éléments des revêtements stériles qu'à l'hyménium. Les Mycènes qui possèdent des cystides en brosse, non seulement sur l'arête des lames, où elles sont serrées, mais aussi sur leurs faces, où elles sont dispersées, nous montrent cependant qu'il est impossible de séparer nettement poil marginal et cystide.

Les genres dans lesquels dominent les espèces dont l'arête des lames est uniquement ou surtout couverte de basides fertiles sont bien plus nombreux chez les *Tricholomatales* que chez les *Agaricales*. Sont dans ce cas les genres *Camarophyllus*, *Cantharellula*, *Clitocybe*, *Hygrocybe*, *Hygrophorus* (= *Limacium*), *Lepista*, *Limacella*, *Leucopaxillus*, *Lyophyllum*, *Omphalina*, *Tricholoma*, etc...

Dans nombre de *Tricholomatales*, le contenu des cystides, qu'elles soient faciales ou marginales, ne présente pas de caractères remarquables ; tout au plus, les vacuoles y sont elles colorées dans certaines espèces, comme par exemple chez les *Mycena* de la section friesienne *Calodontes*.

Il n'est pas rare que la couche externe de la paroi de la cystide soit gonflée en un mucilage, au niveau d'une calotte apicale ou d'un manchon sous-apical ; cette partie mucilagineuse, gonflée, échappe assez souvent à une observation un peu superficielle, en raison de son indice de réfraction généralement très faible, sauf lorsqu'elle a englobé des éléments réfringents, comme par exemple des basidiospores.

Dans d'autres *Hyménomycètes* agaricoïdes, on trouve des cystides qui se font surtout remarquer par des caractères de leur contenu, autres qu'une éventuelle coloration des vacuoles ; il semble qu'il s'agisse toujours de pleurocystides.

b. *Cystides dont le contenu ne présente pas de caractères remarquables.*

La paroi reste mince ou s'épaissit suivant les espèces.

Des cystides pointues, à paroi épaisse et brune, cystides dites « **spinules** », ne se rencontrent, parmi les *Hyménomycètes* agaricoïdes, que chez *Marasmius cohaerens*.

En général, chez les *Hyménomycètes* agaricoïdes, la paroi des cystides est incolore ou au plus jaune, même lorsqu'elle s'épaissit. On appelle « **métuloïdes** » (COOKE, 1879) ou « **lamprocystides** » (ROMAGNESI, 1944) les cystides à parois épaisses qui ne sont pas des spinules. Alors qu'aucune excrétion figurée n'est présente à la surface des spinules, il est fréquent que les métuloïdes soient couronnés ou coiffés par un ensemble d'excrétions cristallines, vivement biréfringentes, que l'on croit généralement formées d'oxalate de chaux. Nous avons déjà fait connaissance avec les métuloïdes couronnés que l'on rencontre dans nombre de *Cortinariaceae* du genre *Inocybe*. Parmi les *Tricholomatales*, les espèces du genre *Hohenbuehelia* nous offrent des exemples particulièrement beaux de cystides coiffées d'un capuchon cristallin.

Les excrétions ne sont pas rares, même au niveau de cystides dont la paroi reste plus ou moins mince.

Si les excrétions sont cristallines et fortement biréfringentes dans certaines espèces, elles sont d'allure différente et isotrope dans d'autres. En 1912, KNOLL a montré que le capuchon mucilagineux qui coiffe le sommet des cystides de *Collybia tenacella* (= *stephanocystis*) doit son opacité à la présence de nombreuses gouttelettes excrétées à l'intérieur même du mucilage, gouttelettes de

nature probablement résineuse, car elles se colorent par la teinture d'orcanette et sont solubles dans l'alcool.

En 1944, ROMAGNESI écrit qu'il n'est pas parvenu (au moins sur le frais) à colorer l'exsudat des cystides des *Marasmius* (*Collybia*) *tenacellus* et *conigenus* (au sens de FAVRE, c'est-à-dire *stephanocystis* de la « Flore analytique ») par des colorants particulièrement liposolubles, comme le Bleu BZL Ciba et l'Ecarlate cérol BX. Mais nous venons de vérifier que les gouttelettes de l'exsudat sont osmioréductrices et de reconnaître que, chez *C. stephanocystis*, l'exsudat des cystides réagit en bleu en présence de sulfopipéronal, comme le contenu des laticifères de nombreux Lactaires, dont on sait depuis peu qu'il doit cette propriété à la présence de substances proches de celles qui sont caractéristiques des essences et des résines. (Voir plus loin : F).

En 1938, nous avons reconnu que les cystides de *Mycena bryophila* et de *M. pseudolactea* excrètent également des gouttelettes, et nous nous sommes assuré que celles que produisent les cystides de la première de ces espèces sont fortement osmioréductrices (elles noircissent en présence de tétroxyde d'osmium (= acide osmique). (Fig. 168).

De telles cystides, pourvues d'une incrustation résineuse, ont été appelées « oléocystides » par CORNER. L'emploi de ce terme nous paraît peu recommandable, car il est certain que cette incrustation n'est pas plus lipidique que le contenu des hyphes oléifères; nous aurions préféré, par exemple, « rétinocystides ».

c. *Cystides dont le contenu présente des caractères remarquables.*

En général il n'y a pas d'incrustations du côté externe de leur paroi, du moins d'incrustation ayant les caractères évoqués à l'instant.

Avec ROMAGNESI, on peut distinguer : les *chrysocystides* et les *macrocystides*.

α. **Chrysocystides.** (Fig. 94 et 95).

Nous avons décrit ce type de cystide chez les *Agaricales* de la famille *Strophariaceae*; rappelons que la chrysocystide renferme une vacuole énorme, dont le contenu, non remarquable sur le vivant, présente pourtant des affinités tinctoriales bien particulières: fixation du Bleu Coton en solution lactique (ROMAGNESI), de l'hématoxyline ferrique et du carmin acétoferrique; avant d'avoir reconnu ces deux dernières caractéristiques, nous avons remarqué que, sur exsiccata traités par l'ammoniaque, le contenu de cette vacuole, ne se regonflant pas, se présente comme une volumineuse inclusion très réfringente.

Si, dans certaines espèces, ces cystides restent incolores, dans d'autres leur contenu prend une coloration jaune vif (d'où leur nom); nous pensons que l'accumulation de pigments jaunes dans une chrysocystide est liée à la mort de celle-ci.

Les chrysocystides sont inconnues chez les *Tricholomatales* et les *Asterosporales*. Par contre, nombre d'espèces du dernier de ces ordres, des Russules et des Lactaires, présentent un autre type de cystide à contenu remarquable, qui est inconnu chez les *Agaricales*, celui que ROMAGNESI (1944) a appelé « macrocystide ».

β. **Macrocystides.** (Fig. 165, à droite).

En 1944, ROMAGNESI caractérisait, en partie, la macrocystide par le fait que « son contenu est d'aspect spécial, et assez bien rendu par le terme de : pailleté »; on y distingue, soit des sortes d'aiguilles, soit des masses réfringentes.

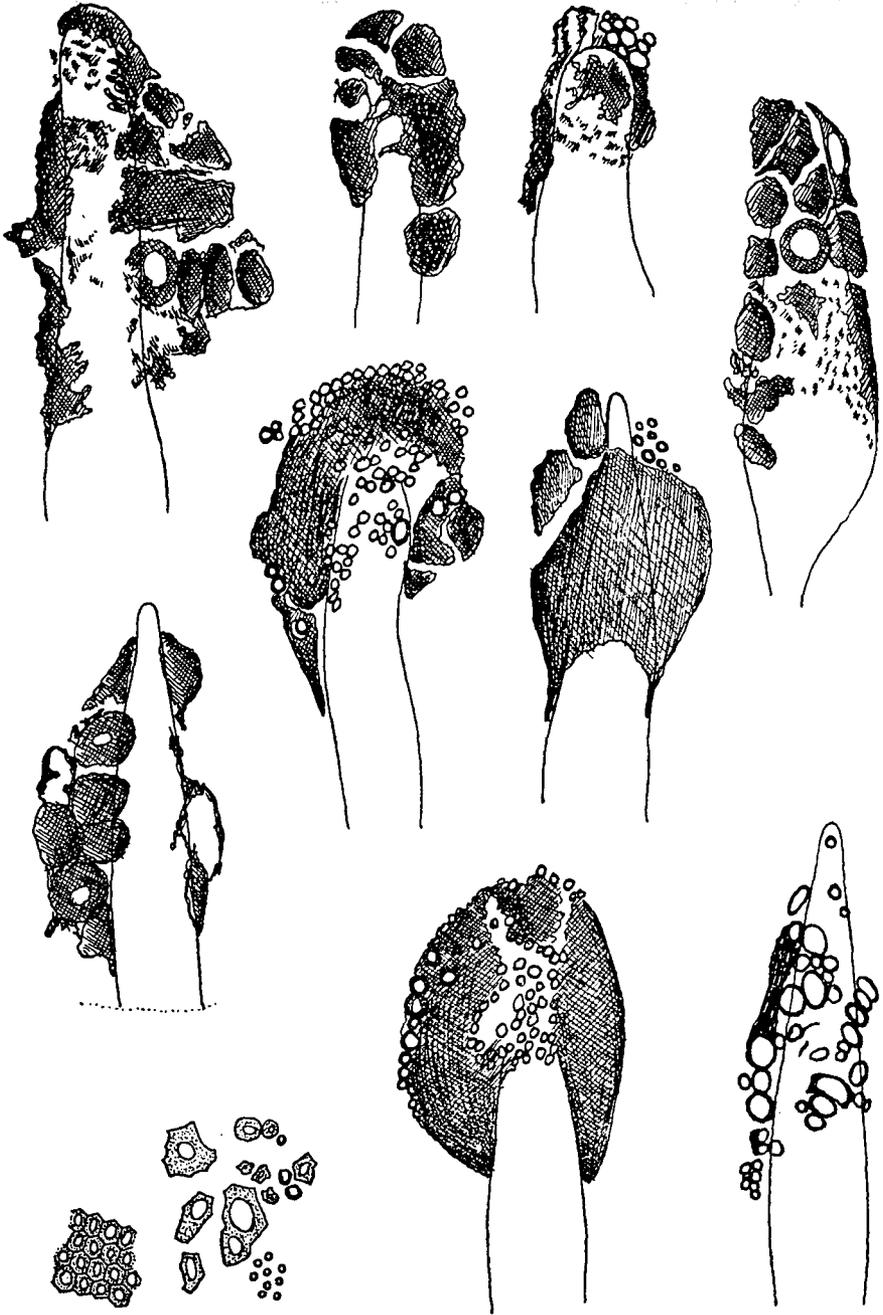


Fig. 168. — Cystides de *Mycena bryophila*, avec leur encroûtement ayant fortement réduit l'acide osmique.

(à suivre).