

RECHERCHES SUR LE DÉVELOPPEMENT ET L'HISTOGENÈSE DANS LES ASTÉROSPORALES

A. F. M. REIJNDERS

Amersfoort, Pays-Bas

(With Plates 13-17)

Cette étude est dédiée à Monsieur H. Romagnesi, en hommage respectueux pour sa grande monographie sur les Russules et à cause de tout l'intérêt que cet éminent observateur a toujours porté aux données ontogéniques.

Chez *Lactarius* aussi bien que chez quelques espèces de *Russula* du moins, les pelotes de sphérocytes sont précédées de la formation de rosettes primaires, qui vues en coupes transversales se montrent composées d'un cercle de petites sphérocytes autour d'une hyphe centrale.

Les complexes de sphérocytes dans la trame des carpophores de *Russula* sont généralement plus larges: ils englobent plusieurs rosettes primaires. Les complexes de sphérocytes dans les Lactaires se groupent généralement autour de l'axe du carpophore, du moins dans le stipe.

L'hyphe centrale ou axile d'une rosette primaire qui n'est pas un laticifère, est susceptible d'exercer une influence inductrice sur les hyphes environnantes qui détermine leur croissance et la formation d'une chaîne de petites sphérocytes.

Des complexes de sphérocytes se présentent également dans le pied rudimentaire d'une espèce d'*Arcangiella* et d'une espèce d'*Elasmomyces*, une hyphe inductrice paraît être présente aussi dans ce cas.

Il est probable que les structures particulières que l'on rencontre dans la trame des Astérosporaes et que l'on a dénommées rosettes (primaires), se rattachent à certains caractères généraux du tissu de bulbes qui se présentent chez un grand nombre d'Agaricales.

Le tissu emmêlé dans lequel naissent les complexes de sphérocytes, remplit une très grande partie des primordiums des Astérosporaes, à l'encontre de la situation chez les Agaricales où un tissu emmêlé (caractéristique du bulbe) se localise souvent à la base du pied, surtout dans les stades plus avancés.

Une grande partie au moins des cystides chez les Russules sont homologues aux poils: une des fonctions de ces éléments est la protection des primordiums contre le dessèchement dans les jeunes stades.

INTRODUCTION

La présente publication traite en premier lieu de la genèse des îlots de sphérocytes dans la chair des Lactaires et des Russules, bien connus de tous ceux qui s'occupent de ces genres. Notre attention a été dirigée fortuitement sur ce phénomène qui n'a toujours pas été étudié d'une manière intégrale. Lorsque nous eûmes observé le

groupement des sphérocytes en forme de rosette autour d'une hyphe centrale dans une coupe transversale du stipe de jeunes carpophores d'un Lactaire, nous ne réussîmes pas à retrouver la même disposition dans la chair des Russules. Dans la trame de celles-ci, les sphérocytes sont généralement agglomérées en groupes plus étendus dans lesquels les rosettes ne se dessinent plus distinctement: disposition qui suggère la conclusion que les rosettes y font défaut. Ce n'était qu'après une étude prolongée des coupes que nous nous sommes aperçu qu'elles s'y présentent quand même, mais seulement dans de jeunes stades et par endroits. La répartition et la genèse des rosettes (comme vues en coupes transversales) dans la chair des Astéroporales qui ont été traitées dans les manuels mycologiques relatifs aux laticifères (de Bary, 1884; Fayod, 1889; Lohwag, 1941; etc.), seront donc notre point de départ.

La découverte des laticifères dans les champignons remonte à Schultz 1823 — ce même auteur est censé avoir observé pour la première fois les rosettes (1839) — mais c'est Corda (1839: tab. 3, tab. 4, tab. 7 fig. 106, tab. 10 fig. 139) qui les a représentées exactement dans ses *Icones fungorum*. Il nomme la plante dans laquelle il a étudié ces structures: *Agaricus (Russula) foetens* var. *lactiflua*, et c'est à cause de cette nomenclature que l'on se trouve dans l'incertitude quant à la vraie nature de cette espèce: s'agit-il d'une Russule ou quand même d'un Lactaire? *Russula foetens* var. *lactiflua* n'est pas reconnu ailleurs et on ne peut admettre qu'il y ait des spécimens de *Russula foetens* Fr. qui émettent du lait. De l'autre côté, la figure 139 évoque plutôt le tissu d'une Russule que d'un Lactaire: les îlots de sphérocytes se composent de plusieurs rangées. Quoiqu'il en soit, il est assez improbable que les auteurs suivants aient observé les rosettes de sphérocytes avec leurs hyphes axiles dans la chair des Russules, bien qu'ils aient supposé tous leur présence chez les dernières, analogue à leur disposition dans les Lactaires. Néanmoins, de nos jours, Lenz (1971: pl. IV fig. 28) les a reproduites, mais sans hyphe axile.

De nombreux auteurs se sont occupés de la nature de cette hyphe axile; c'est seulement Hoffmann (1861: Tafel 2) qui a nié son existence, en y admettant simplement un méat intercellulaire. Il y a en effet des coupes transversales qui renferment des rosettes où cette hyphe axile fait défaut dans les Lactaires (par exemple *Lactarius deliciosus* (L. ex Fr.) S. F. Gray), comme l'a remarqué Oehm (1931), mais dans la plupart des cas, elle est présente et se dessine nettement. Selon Weiss, on peut même trouver deux ou trois fragments de ces hyphes au centre des rosettes, au lieu d'une. Schultz et Corda étaient déjà les premiers qui y vissent un laticifère, après eux Istvanffi (1896), Rouge (1907) et Oehm (1931), se sont prononcés dans le même sens, tandis que de Bary (1884) et Weiss (1885) décrivent l'hyphe centrale des rosettes comme une hyphe protenchymatique ordinaire. Pour en faire la détermination, on s'est servi de divers colorants ou de réactifs (acide sulfurique); cependant, sous ce rapport, ceux-ci sont sujets à caution. Fayod (1889) qui avait fait la distinction entre laticifères et hyphes oléifères, pensait que l'hyphe axile se rangeait dans la dernière catégorie. (Cf. aussi Lohwag, 1941: 384, 387; Lentz, 1954: 146; Reijnders, 1963: 273-274).

Oehm (l.c.) qui avait donc opté pour la nature laticifère de l'hyphe centrale, a

également remarqué que cette dernière manquait dans environ un tiers des coupes de rosettes chez le *Lactarius deliciosus*. Lohwag a avancé l'idée que quand les rosettes sont une fois présentes, les laticifères poussent accidentellement dans le canal central.

Tandis que le désaccord régnait donc sur la nature de l'hyphe axile, les auteurs ont tous admis que les sphérocystes sont issus d'hyphe filamenteuses ordinaires, donc protenchymatiques. Rouge (l.c.) a même figuré exactement les hyphe hélicoïdales autour d'une hyphe centrale (dite laticifère) avec les sphérocystes naissantes.

Voilà donc un bref résumé de ce qui était connu de ces remarquables structures dans la chair des Astérosporales. Nous nous proposons de décrire la genèse des rosettes d'une manière plus détaillée et dès leur origine, ce qui nous permettra de comparer aussi leur situation chez les Russules et les Lactaires. En plus de ces observations sur les rosettes et leur hyphe axile, nous fixerons notre attention sur les autres structures de ces primordiums curieux qui dévient considérablement de ceux des vrais Agaricales.

La recherche des primordiums des espèces du genre *Russula* est difficile. On est forcé de les découvrir dans le sol, faute de cultures qui fructifient. Mais, en règle générale, leur croissance dans le sol paraît être très lente, en d'autres termes ils restent cachés pendant une période relativement longue et quand les jeunes carpophores se montrent en sortant du sol, les primordiums avoisinants ont disparu. En outre, les Russules ne poussent pas en groupes serrés dans la plupart des cas; quoique le nombre d'exemplaires d'un mycélium puisse être grand, ces champignons sont souvent assez éloignés les uns des autres (comme par exemple les bolets). Les espèces dont nous avons réussi à récolter tout de même des primordiums sont: *Russula anthracina* Romagnesi, *R. ochroleuca* Fr. et *R. fragilis* Pers. ex Fr.; ce sont des espèces appartenant à des groupes très différents (selon la classification de Romagnesi, au sous-genre des *Compactae*, aux *Ingratae* et aux *Piperinae*; selon Singer (1975) aux *Compactae*, aux *Ingratae* et à *Russula*). À part ces trois espèces, nous serons à même de décrire quelques particularités structurales des primordiums d'une espèce d'*Arcangeliiella* et d'une espèce d'*Elasmomyces*, grâce à une petite série de coupes que nos amis viennois, M. et Mme Mader, nous ont envoyée. La comparaison de la trame de ces espèces hypogées avec celle des Russules, s'avérera extrêmement utile.

Le nombre des publications qui s'occupent du développement des Lactaires et des Russules est encore très restreint, à l'exception des études susmentionnées sur les rosettes et leur hyphe centrale (Reijnders, 1963: 142, tableau synoptique). Heim (1937) a fait quelques observations sur le développement d'un Lactaire et de deux Russules annelées de la flore malgache, surtout au point de vue de l'origine de l'anneau. Kühner (1926: 225) a examiné quelques stades très jeunes de *Lactarius rufus* (Scop. ex Fr.) Fr. mais, pas plus que ses prédécesseurs, il n'a pas réussi à élucider la vraie nature de l'hyphe axile des rosettes, ce qu'il reconnaît lui-même (l.c.: 39). Enfin, nous avons décrit l'ontogénie de quelques structures de *Russula emetica* (Schaeff. ex Fr.) S. F. Gray et de *Russula olivacea* (Schaeff. ex Secr.) Fr. (Reijnders, 1963) et la naissance des îlots de sphérocystes, mais les hyphe axiles qui se manifestent quand même chez les Russules, ont échappé à notre perception; nous en traiterons la cause dans les pages suivantes.

Nous étions donc bien surpris en découvrant que ces rosettes se trouvent généralement à la base de l'évolution de ces pelotes de sphérocytes dans les Astérosporales, les Russules y comprises.

DESCRIPTION DES DÉVELOPPEMENTS

LACTARIUS MAMMOSUS (Fr.) Fr.

(1) Le premier stade que nous avons examiné, se compose d'un petit pédicule élané (longueur 1575 μm , largeur à la base 530 μm , largeur en haut 380 μm), qui ne montre pas encore de trace du développement du chapeau, sauf la présence d'hyphes palissadiques à la surface, tout en haut (sur une distance de 130 μm). On remarquera la différence de la figure avec celle des primordiums des Russules. Dans la partie centrale de la moitié inférieure, on observe déjà des chaînes doubles de sphérocytes avec leurs hyphes axiles; la bande corticale qui est privée de ces cellules élargies, a déjà une largeur d'environ 110 μm . On y trouve des hyphes très minces en direction longitudinale (diamètre 1,5–2 μm) et des laticifères (d'une largeur de 5–10 μm) qui accusent généralement la même orientation. Le tissu entre les pelotes de sphérocytes se compose d'hyphes emmêlées (diamètre 3–5 μm , leur largeur diminue vers le haut). Les complexes de sphérocytes sont plus larges à mesure qu'ils se trouvent plus bas; il en est de même pour le diamètre (jusqu'à environ 40 μm) des sphérocytes qui sont généralement un peu étirées dans le sens transversal. Les complexes de sphérocytes se développent évidemment à partir de la base, donc de bas en haut. Les hyphes axiles sont presque toujours fortement colorées, ce qui prouve qu'elles sont encore jeunes; elles ont une direction strictement longitudinale (comme les laticifères sous l'écorce, mais pas dans la partie centrale) et se montrent souvent sur un long espace dans la coupe. Plus en haut, où les sphérocytes sont petites ou manquent encore, les hyphes axiles sont tout de même présentes; elles se dessinent comme des lignes foncées, parfois presque parallèles et pas très distantes les unes des autres. Le diamètre de ces hyphes (2–5 μm) est bien inférieur à celui des laticifères (5–10 μm): nous les avons photographiées ensemble (Pl. 13A) dans la partie inférieure du pédicule, colorées selon le triple procédé de Flemming (pour les colorants voir: Discussion). Une autre différence notable avec les laticifères est que les hyphes axiles sont cloisonnées, voire multicloisonnées. Nous insérons également une photographie de la partie supérieure du pédicule où l'on voit naître les sphérocytes (encore minuscules) autour des hyphes axiles; plusieurs d'entre elles sont encore dépourvues de ces chaînes (Pl. 13B).

(2) Le deuxième stade est celui de la Planche 13C (longueur 2,2 mm, diamètre un peu au-dessus de la marge saillante 844 μm). On remarquera que les rangées de sphérocytes qui se prolongent dans la partie piléique, sont groupées autour de l'axe du primordium et qu'elles occupent la majeure partie de la trame. Mais dans une zone sous-corticale du pied et une couche un peu plus large sous la surface piléique,

elles manquent, ainsi que dans la marge piléique. Celle-ci se compose d'hyphes parallèles protenchymatiques qui sont dirigées vers le bas et convergent un peu. Les hyphes palissadiques de l'hyménium sont décourrentes sur le stipe; il y a probablement des cystides. Outre les laticifères qui s'étendent en sens longitudinal sous l'écorce du pied, on en trouve des fragments répandus dans la trame centrale; il leur manque une direction déterminée.

Dans les rangées de sphérocytes, qui sont dans la plupart des cas doubles (l'une à côté de l'autre), on observe par-ci par-là des hyphes axiles, susceptibles de se trouver sur un large espace dans la coupe; dans la plupart des cas, elles sont déjà vides et beaucoup plus minces que les laticifères. Dans la partie piléique les doubles rangées de sphérocytes sont plus jeunes, ce qui explique pourquoi on y trouve plus d'hyphes axiles intactes que dans le pied où les hyphes centrales sont déjà plus ou moins détériorées. Pas de piléipellis.

(3) La Planche 13D représente une coupe transversale de la partie supérieure d'un pied (diamètre 725 μm). L'attention portera sur les îlots de sphérocytes qui sont groupés autour de l'axe. La Planche 13E représente sous un grossissement plus fort cette configuration. Cette coupe transversale permet de constater qu'un ensemble de sphérocytes (qui, à la coupe longitudinale, se présente comme un corps oblong ou même étiré), consiste généralement en une rosette ou, tout au plus, en deux ou trois rosettes réunies. Entre les groupes de sphérocytes serpentent des fascicules minces d'hyphes protenchymatiques. On observera que presque chaque rosette est munie d'une hyphe axile mince, se dessinant comme un petit cercle ou point foncé. Le volume de ces groupes se limite fréquemment à une seule rosette, s'augmentant parfois de cellules disposées en forme de spirale autour de l'hyphe axile. Il arrive que, dans ces coupes, celle-ci ne soit pas coupée exactement en sens transversal et qu'elle soit probablement entraînée par le couteau, de sorte qu'un véritable fragment d'hyphe est visible dans la coupe. Parfois ce sont les extrémités supérieures de ces hyphes qu'on observe ainsi; nous avons photographié de tels fragments qui sont toujours minces et un peu en massue sur la Planche 14A (observez la flèche). Quelques rosettes primaires avec un cercle de cellules à dimensions plus réduites autour d'une hyphe centrale, se trouvent parmi les ensembles plus étendus de sphérocytes, surtout au pourtour de ce dernier.

La coupe longitudinale du premier stade et cette coupe transversale permettent de reconnaître des hyphes axiles qui traversent le tissu en sens longitudinal (dans le stipe) sans être accompagnées de rangées de sphérocytes. La coupe transversale montre dans le tissu, entre les rosettes et le contour du stipe, des petits ronds de teinte plus foncée; dans la coupe longitudinale, les hyphes axiles isolées se dessinent comme des lignes également plus colorées (Pl. 13B). Il s'ensuit de ces observations que les hyphes axiles (qui, d'après leur fonction s'appellent aussi "hyphes inductrices") n'exercent cette influence que par endroits (voir Discussion).

La question de la nature de cette hyphe centrale a été discutée par les auteurs plus anciens et ils ont émis des opinions très différentes sous ce rapport (voir: Introduction et Discussion).

RUSSULA ANTHRACINA Romagn.

Les jeunes primordiums des Russules accusent tous à peu près la même forme trapue, à pied court et à partie latérale du chapeau se manifestant dès un jeune stade. Nous avons renoncé à les figurer encore et toujours et nous allons entamer tout de suite les détails. Ces détails sont: la genèse des groupes de sphérocytes, celle du piléipellis et de l'hyménophore.

(1) Quant à la première, les rosettes primaires se montrent déjà dans un stade très jeune (longueur env. 1,4 mm, diamètre de la partie piléique également 1,4 mm) dans le stipe aussi bien que dans le chapeau dont la trame est presque complètement occupée par ces structures, sauf à l'extrême bord où les hyphes sont emmêlées ou parallèles. Mais dans la partie supérieure du pied, il existe une zone où les rosettes sont absentes. Ce primordium est gymnocarpe, la marge piléique est hérissée de longs poils. Le piléipellis se compose d'éléments dressés, agglutinés les uns aux autres et dont les extrémités sont libres, elles se recourbent et s'appliquent contre la face supérieure du chapeau (Pl. 14B). Les hyphes palissadiques de l'hyménophore naissent dans l'angle entre la face inférieure du chapeau et du pied.

(2) Dans un stade un peu plus avancé (longueur et largeur 2,4 mm), nous avons trouvé des îlots de sphérocytes assez étendus dans le pied et dans la trame piléique auprès de l'axe; dans les parties latérales de la trame se présentaient de nombreuses rosettes primaires, mais d'un diamètre beaucoup plus réduit que celui des groupes axiaux. Par-ci par-là, nous avons rencontré des hyphes centrales des rosettes qui s'étendaient sur un large espace dans la coupe. L'hyménium sans basides mûres est décurrent sur le pied; il y a déjà des cystides proéminentes qui paraissent être septées. Le subhyménium naît sous les palissades, ses sphérocytes sont encore petites (diamètre 3-4 μm) par comparaison aux sphérocytes des îlots dont le diamètre est déjà de 25 μm , mais les sphérocytes des rosettes primaires en voie de formation, sont également menues.

(3) Nous passons à un stade plus développé, un jeune champignon pour ainsi dire (diamètre du chapeau 5,6 mm, longueur 6,3 mm). La répartition des îlots plus grands de sphérocytes et des rosettes est identique à celle du stade précédent; les sphérocytes manquent dans la partie recourbée du chapeau à partir du niveau de la face inférieure de celui-ci, la trame dans cette partie est emmêlée (pas d'hyphes parallèles). Il y a déjà des plis lamellaires (pas très hauts encore) qui accusent la même structure que celle de *Russula emetica* (Reijnders, 1963: 41, pl. 8 figs. 1-3). Le médiostrate s'édifie d'hyphes parallèles à cellules assez courtes, le subhyménium cellulaire est déjà large et les fentes interlamellaires sont complètement bourrées de cystides assez grandes et en majeure partie cloisonnées. Les rosettes manquent encore dans la trame de ces lames; ce n'est que plus tard qu'elles s'y manifesteront également. Le piléipellis est maintenant gélifié à un haut degré, la contenance des hyphes ne se dessine que par des stries minces traversant la masse de mucus et qui sont rarement élargies en forme de massue.

(4) Une coupe tangentielle du chapeau d'un stade encore plus avancé (Pl. 14D,

épaisseur sans lames 2,3 mm, hauteur des lames env. 0,6 mm) nous a permis de faire les observations suivantes. La chair piléique est entièrement criblée de groupes de sphérocytes qui sont séparées les unes des autres par de minces faisceaux d'hyphes sans direction prévalente. C'est seulement dans une mince zone au-dessus des lames que les sphérocytes manquent partiellement, car elles descendent déjà dans leur trame. Dans la plupart des cas, les sphérocytes sont rangées en forme de simples rosettes autour d'une hyphe centrale, surtout dans la zone inférieure du chapeau. Le subhyménium est bien développé et large, avec des cellules d'un diamètre beaucoup plus réduit que celles des sphérocytes des rosettes, lesquelles ont évidemment une tout autre origine. Le subhyménium est traversé de cystides qui sont donc très longues, ou bien il s'agit ici de laticifères qui se terminent en une cystide (Pl. 14E). C'est probablement à cause du fait que les laticifères ne se distinguent guère des autres hyphes par suite d'une coloration peu favorable, que nous n'étions pas à même de dépister exactement les rapports entre les laticifères et les autres éléments de cette espèce. La trame des lames se compose d'abord d'hyphes approximativement parallèles, mais plus tard, des sphérocytes, partiellement arrangées en rosettes primaires, s'y manifestent à partir du niveau supérieur (Pl. 15A).

Le piléipellis gélifié est relativement épais (env. 164 μm), ses hyphes sont plutôt emmêlées; nous n'avons pas remarqué de dermatocystides, quoique le volume des hyphes gélifiées puisse s'élargir un peu; les laticifères manquent dans la couche sousjacente (subpellis) (Pl. 14C).

RUSSULA OCHROLEUCA (Pers. ex Secr.) Fr.

(1) Un primordium très jeune (Pl. 15B, longueur 788 μm , largeur au niveau du rebord 441 μm paraît être édifié à l'aide d'hyphes parfaitement emmêlées, d'une dimension très variable. Parmi les hyphes grêles (diamètre 2-3 μm), on en trouve de plus larges (diamètre 5 μm) et le nombre d'extrémités arrondies et libre s'avère être élevé (diamètre 5-8 μm). Le primordium est enveloppé de poils perpendiculaires à la surface sur le pied et rayonnants sur le chapeau. Particulièrement à la marge piléique, ils sont d'une longueur considérable. On observe des laticifères dans la chair et surtout sous le pourtour du chapeau, leur diamètre s'élève jusqu'à env. 11 μm , leur contenance est un peu métachromatique. Il n'y a pas de piléipellis différencié.

(2) Tandis que la partie piléique s'agrandit, le stipe reste court, de sorte que le primordium prend une forme trapue et robuste (longueur 1,2 mm, largeur environ 1 mm, pas figuré). Les hyphes parallèles ne se montrent qu'à l'extrême marge du piléus. Les extrémités libres et arrondies des hyphes sont répandues dans toute la trame. Dans le stipe, nous remarquons une partie subcorticale avec des hyphes grêles qui fixent davantage l'hématoxyline et une partie centrale, laquelle se compose d'hyphes densément entrelacées (diamètre 3-5 μm), sans méats, qui serpentent, et accusent déjà partout une tendance hélicoïde autour des pelotes de petites sphéro-

cystes; ces parties sont traversées de faisceaux horizontaux. La découverte de rosettes y est un peu difficile, peut-être à cause de la direction longitudinale de la coupe. Par contre, nous avons découvert de telles structures dans la partie supérieure de la trame piléique, sous la surface. Elles sont encore très petites, évidemment dans une phase initiale. Le tissu à spirales nombreuses se continue un peu au-dessus du niveau des lames, mais la plus grande partie de la trame piléique se compose d'hyphes intriquées en tous sens. Les hyphes palissadiques de l'hyménophore commencent à se développer dans l'angle entre le pied et la face inférieure du pileus.

(3) Dans un stade bien plus avancé qui représente déjà un petit champignon (longueur env. 7 mm, largeur du pileus 6,7 mm), on retrouve les mêmes détails structuraux. Les complexes de sphérocytes occupent tout le pied, sauf une zone subcorticale assez épaisse et le centre de la trame piléique, à l'exception d'une zone sous la surface supérieure et la marge recourbée dont la partie inférieure, à partir du niveau des lames, est édifiée d'hyphes parallèles que l'on ne trouve nulle part dans les autres tissus de ces espèces classées autrefois dans les Agaricales, mais bien différentes des autres champignons qui constituent cet ordre (Pl. 15C). Nous avons photographié les pelotes de sphérocytes et des hyphes qui se joignent à elles (tout en accusant souvent une tendance spiroïdale), avec les faisceaux d'hyphes entre elles qui relèvent le même phénomène quant à leur croissance dans des coupes transversales (Pl. 15D). Les rosettes primaires y sont évidentes, mais les pelotes ont souvent englobé plus d'une rosette par l'activité des hyphes qui les entourent et qui déposent toujours de nouvelles cellules en chaînes hélicoïdes. Dans les parties latérales du chapeau, mais surtout dans la zone subpelliculaire, on rencontre davantage d'îlots moins étendus à une rosette, mais le plus souvent il y a du moins quelques cellules complémentaires, disposées au pourtour d'elles. En examinant attentivement les coupes, on découvre par-ci par-là des hyphes axiles des rosettes qui ont été saisies dans le sens de leur longueur, surtout dans les coupes longitudinales des primordiums. Sur la photographie (Pl. 16A) nous en voyons deux, l'une fortement colorée, probablement à cause d'une contenance protoplasmique abondante, l'autre déjà vide et partiellement détériorée. Ces fragments d'hyphes axiles ont été découverts dans une coupe du troisième stade. Les rosettes manquent également dans une mince couche entre la partie centrale de la trame piléique et les lames. Celles-ci sont caractérisées par un mince médiostate à hyphes parallèles et un subhyménium large, à cellules d'un petit diamètre, plein de granules fortement colorées qui sont partiellement des noyaux et partiellement des dolipores volumineux. Les lames sont gainées d'un revêtement ininterrompu de grosses cystides dont les extrémités ne se touchent pourtant pas partout dans les fentes interlamellaires (cf. les autres Russules). L'hyménium n'est pas décurrent sur le pied, mais celui-ci est entièrement revêtu de poils qui accusent seulement parfois la forme d'une cystide en haut du stipe sous le chapeau. Le pilépellis est de nature simple chez cette espèce, se composant d'éléments dressés, bien serrés, mais cette couche est surmontée de poils métachromatiques lâches dont le contenu paraît avoir disparu (Pl. 16B).

RUSSULA FRAGILIS (Pers. ex Fr.) Fr.

Étant donné que les particularités du développement de cette espèce et de la précédente se ressemblent beaucoup, nous renonçons à décrire le développement de *Russula fragilis* en présentant des stades successifs comme nous le faisons d'habitude. Nous rencontrons par exemple chez les deux espèces la même figure trapue du jeune primordium et la même organisation générale des tissus. Les pelotes de sphérocyistes se rangent auprès de l'axe dans le pied aussi bien que dans le jeune chapeau, plus tard elles apparaissent aussi dans les parties latérales de celui-ci. La forme des complexes n'est pas étirée, ni en sens longitudinal comme chez les Lactaires, mais ils sont globuleux, ellipsoïdaux ou oblongs. Nous les avons photographiés (Pl. 16C) pour démontrer que leur genèse se produit de la même manière que chez les autres Russules: d'abord il se forme une rosette primaire, de dimensions peu étendues en tous sens, mais qui peuvent être étirées le long de l'hyphe axile (Pl. 16D), ensuite les faisceaux d'hyphes protenchymatiques environnants déposent de nouvelles cellules contre les rosettes en forme de chaînes spiralées, l'agglomération s'accroît de plus en plus par l'activité de nouvelles hyphes qui s'infléchissent, tandis que leurs extrémités percent le corps cellulaire. Finalement naissent des ensembles de cellules qui ont assimilé plusieurs rosettes. Quand le nombre des pelotes est grand, leur croissance diminue, probablement sous une influence inhibitoire mutuelle des complexes.

L'hyménophore a la structure usuelle des Russules. Nous n'avons pu observer un sub-hyménium celluleux précoce, de sorte que le médiostate est probablement large chez les jeunes. Les fentes interlamellaires sont étroites et les faces des lames contiguës strictement parallèles. Les fentes sont comblées de cystides volumineuses (Pl. 16E, détail d'un chapeau d'une largeur d'environ 4 mm).

Nous tenons à fixer l'attention sur le développement des cystides chez les Russules, question d'une grande importance sans aucun doute, que nous nous proposons de discuter ici et encore plus loin. En voici la description. Un primordium dont le chapeau a environ 1,6 mm de large, est entièrement enveloppé d'éléments dressés; sur le pied, ce sont des caulocystides en grande partie subcylindriques et cloisonnées (Pl. 16F, par exemple $25,5 \times 5 \mu\text{m}$), parfois subulées ou avec l'extrémité en collier de perles; sur le chapeau il y a des pilocystides obtuses en forme de cigare, également cloisonnées (Pl. 17A, $35-50 \times 6,5 \mu\text{m}$); à la marge piléique se trouvent des poils allongés qui représentent simplement l'extrémité d'hyphes parallèles de cette partie ($144 \times 3-4 \mu\text{m}$), et dans l'hyménium on trouve des cheilo- et pleurocystides similaires, obtuses, relativement larges et uniloculaires.

Nous avons photographié la marge piléique et la face inférieure d'un piléus de 2,1 mm de large (Pl. 17B), afin de représenter un ensemble de ces structures superficielles: les poils de la marge, $55 \times 2 \mu\text{m}$, les cheilocystides environ $32-48 \times 6,5 \mu\text{m}$, sans cloisons et obtuses et les caulocystides jusqu'à $48 \times 5 \mu\text{m}$, fusiformes, subulées, parfois à extrémité en collier de perles et multicloisonnées. Le passage de ces dernières aux cystides hyméniales est assez abrupt, mais dans la zone circumpédiculaire qui touche aux lames, on peut trouver les deux espèces de cystides mêlées.

Finalement, nous avons photographié les poils de la marge piléique du stade plus âgé (diamètre du piléus 4 mm, Pl. 17C), parce que ces poils sont susceptibles d'accuser quelques caractéristiques de cystides: ils sont devenus plus larges, multilobés et ont une extrémité obtuse ou en collier de perles. Il est donc impossible de bien établir les différences entre les pilocystides et ces poils. À la suite de comparaisons analogues, H. Romagnesi (1967: 57) arrive à conclure "Aussi peut-on supposer que la dermatocystide ne serait en somme qu'un poil, analogue à ceux du chevelu fondamental, mais ayant évolué vers une fonction sécrétrice". Nous croyons que nos observations ontogéniques soutiennent vigoureusement cette conclusion qui s'applique également aux caulocystides et probablement aussi aux cystides hyméniales.

Lorsque les primordiums sont encore très petits, on voit déjà apparaître entre les pilocystides de fines lignes fortement colorées qui s'élèvent environ jusqu'à la surface du chapeau, tandis que plusieurs cystides dépassent cette face. Elles représentent le contenu protoplasmique des poils pelliculaires (que Romagnesi appelle cuticulaires), dont les parois sont déjà en voie de gélification. Nous avons photographié les deux composantes du pilépellis d'un stade un peu plus avancé (Pl. 17D).

Nulle part, nous ne sommes parvenus à déceler des connexions entre cystides et laticifères chez cette espèce. Quant aux cystides hyméniales, on peut admettre qu'elles n'existent pas et leur absence apparente dans le pilépellis et le cortex du pied peut être attribuée à deux causes: elles y sont réellement défaut ou bien la coloration à l'hématoxyline ne permet pas de les dépister. Quoique les cystides elles-mêmes aient évidemment un contenu métachromatique (plus gris que le reste de la coupe), on n'observe pas non plus de laticifères dans la trame des primordiums: leur différenciation morphologique (par exemple la largeur) semble donc être peu notable.

On peut donc conclure que les rapports des cystides et des poils chez cette espèce sont assez compliqués; pour une comparaison plus détaillée avec les autres espèces étudiées, nous renvoyons à la discussion.

ARCANGELIELLA species.

Le développement d'*Arcangeliella stephensii* (Berk. & Br.) Zeller & Dodge = *Octaviania stephensii* (Berk. & Br.) Tul., a été étudié par Fischer (1925; voir Reijnders, 1963: 210-213). Ce Gastéromycète curieux qui, cependant, occupe certainement une place parmi les Astérosporales (Malençon, 1931) commence par être gymnocarpe, le primordium ressemble beaucoup aux jeunes stades de *Russula* et, quoique le stipe reste court, il est bien développé au début. Dans un très jeune stade déjà, la partie latérale du chapeau s'est infléchie et la marge piléique touche à la base du stipe. À la face inférieure du chapeau, pavée d'hyphes palissadiques, se forment des plis qui, en s'anastomosant, feront naître les logettes de la gléba.

Nous devons quelques belles coupes de jeunes primordiums d'une espèce voisine à nos amis M. et Mme Mader de Vienne. Il n'y a qu'un aspect de ce développement

sur lequel nous voulons fixer l'attention: c'est la présence de pelotes de sphérocytes dans le pied et, à un degré moindre, dans la couche supérieure de la trame du piléus. Dès le stade où la largeur est de 1,6 mm et la hauteur de 1,2 mm par exemple (la largeur dépasse la hauteur comme chez beaucoup de primordiums de *Russula*), et avec un stipe de $630 \times 500 \mu\text{m}$, elles sont présentes dans un tissu emmêlé à hyphes relativement larges (par exemple $5 \mu\text{m}$ à la base du pied) et à nombreuses extrémités libres (diamètre environ $6,5 \mu\text{m}$). La tendance spiralée des hyphes autour de ces îlots de cellules rondes est évidente, mais ces ensembles de petites figures circulaires (auxquelles s'ajoutent les inévitables coupes transversales d'hyphes), sont bien plus courts que chez les Lactaires et même les Russules: pour autant que les coupes bidimensionales permettent d'en juger, on dirait qu'ils sont souvent globuleux. Nous ne sommes pas à même de déterminer s'il existe dans tous les cas une hyphe centrale (à fonction inductrice; néanmoins nous avons pu observer une telle hyphe une fois); les pelotes sont plus irrégulières que chez les Lactaires et, dans une certaine mesure, elles sont analogues à de telles agglomérations dans les bulbes des Agaricales en général, auxquelles nous vouerons un autre article. De telles configurations se présentent également dans la couche souscorticale de la trame piléique (mais elles ne sont pas très nettes dans la partie centrale de celle-ci qui consiste en des hyphes lâches, emmêlées), mais là, elles sont beaucoup plus petites. Il est possible que ce tissu extérieur provienne de celui du bulbe primordial, tandis que le tissu intermédiaire (donc des parties centrale et latérale du chapeau) est né par l'activité secondaire de la marge piléique. Les laticifères abondent dans ce tissu.

Nous avons photographié deux de ces pelotes d'un stade plus développé (diamètre 5 mm, hauteur 4 mm, largeur du stipe, déjà très rudimentaire, $950 \mu\text{m}$). Un de ces ensembles montre clairement une extrémité libre autour de laquelle se groupent des cellules, l'autre présente la tendance hélicoïde et une chaîne de petites cellules.

Grâce à l'obligeance de M. Mader nous venons de recevoir encore une série de coupes d'*Elasmomyces krjukowensis* Buchh. (= *Macowanites krjukowensis* (Buchh.) Sing. & Smith) qui nous a mis à même de constater que les rapports structuraux relatifs aux complexes de sphérocytes égalent ceux d'*Arcangeliella*. Ces complexes sont encore plus nets chez l'*Elasmomyces* car les sphérocytes sont plus grandes. Ils se montrent dans le stipe, la columella et la partie extérieure de la trame piléique dont la couche extérieure deviendra le périidium, mais ils manquent dans la trame des cloisons de la gléba (formation secondaire). Dans ce cas aussi nous avons pu observer une fois une hyphe axile, de sorte qu'on peut admettre que celle-ci se présente chez ces genres gastéroïdes des Astérosporales de façon plus générale.

DISCUSSION

LA NATURE DE L'HYPHE AXILE.—Nos connaissances actuelles de la structure de la trame de *Lactarius* reposent sur des études anciennes que nous avons énumérées dans l'Introduction. Les observations concernent toute une série d'espèces dont le

Lactarius deliciosus a été étudié le plus souvent. On a été intrigué par la structure curieuse des rosettes et on a essayé de déterminer la vraie nature de l'hyphe axile lorsqu'on avait appris sa présence générale. Nous croyons inutile de mentionner une à une toutes les opinions des chercheurs (cf. aussi l'aperçu de cette littérature chez Lohwag, 1941 : 384-388; Reijnders, 1963 : 273-274) ; il suffit de relever les conclusions de Oehm (1931) qui a examiné cette question en dernier lieu. Oehm a observé que l'hyphe axile manquait au centre d'un tiers des rosettes et il a conclu, à la suite de l'application de colorants, qu'elle représente un laticifère chez le *Lactarius deliciosus*. Déjà en vertu de considérations purement morphologiques, nous ne pouvons pas nous rallier à ces conclusions de Oehm. Les hyphes axiles ne sont certainement pas des laticifères chez le *Lactarius mammosus* et elles sont censées avoir une toute autre fonction. Quoique la largeur des hyphes soit en général un critère peu favorable à la détermination de leur vraie nature, les laticifères sont en moyenne tellement plus larges que les hyphes axiles, que l'on les distingue facilement dans la coupe, même quand ces dernières ne sont pas encore entourées de sphérocytes. Certes, le nombre de laticifères minces est aussi élevé dans les coupes et des cas de doute sont possibles. Alors, on se rendra compte de la deuxième grande différence entre ces éléments. Les hyphes axiles sont cloisonnées et la distance des cloisons n'est pas toujours grande. En général, les auteurs sont d'accord sur l'absence des cloisons dans les laticifères, ou bien on y a rencontré des septums quand ils sont jeunes, mais ceux-ci disparaissent plus tard, du moins en partie, de sorte que les septums intacts sont toujours bien éloignés les uns des autres. Troisièmement : les hyphes axiles se dégradent déjà bientôt, de sorte que l'on rencontre dans les coupes de jeunes primordiums de telles hyphes centrales qui sont vides et qui se fragmentent bientôt. Nous avons vu plus d'hyphes axiles peu colorées et fragmentées que de telles hyphes de teinte foncée et bien intactes ; ces dernières se présentent principalement dans les stades initiaux, tel le premier stade de *Lactarius mammosus*. Les laticifères, par contre, restent, s'élargissent encore et sont caractérisés par un contenu dense, bien colorable.

Ces trois critères sont assez convaincants à nos yeux pour établir des différences fondamentales entre laticifères et hyphes centrales ; par surcroît, nous avons essayé, quelques colorants pour voir s'il est possible de produire par cette voie une différenciation déterminante entre ces éléments. Il va de soi que nos coupes sont peu appropriées à cette fin, car les solvants comme l'éthanol, le xylène, etc. ont enlevé beaucoup de substances qui peuvent être cruciales à ce point de vue. Aussi n'avons-nous pas réussi à obtenir un résultat satisfaisant. Les coupes qui étaient colorées à la safranine-vert rapide montraient effectivement une différenciation. Il y avait dans les coupes des hyphes vasiformes qui avaient pris une teinte rouge, tandis que les autres éléments étaient bleu-vert. Ce n'étaient pas les fragments des vaisseaux les plus larges qui se dessinaient de cette manière ; ils étaient bleu-vert comme l'autre tissu, mais dans ces fragments se trouvaient par-ci par-là des taches rouges : les laticifères les plus larges n'accusaient cette couleur que par endroits. Il y avait également des fragments d'hyphes axiles qui étaient teintés de rouge ; il faut donc constater le même comportement envers ces colorants de ces dernières et des vaisseaux minces. Mais la

plupart des hyphes axiles étaient déjà vides, donc un peu colorées en bleu. Environ le même phénomène se produisait avec la méthode de Mallory (orange G, bleu d'aniline, fuchsine acide), tandis que la méthode de Flemming (triple coloration: safranine, violet de gentiane, orange G) nous procurait des coupes très belles et bien colorées, mais d'une teinte uniforme. Probablement, la très forte capacité colorante du violet de gentiane en était la cause. Le bleu de crésyl, colorant métachromatique, ne donnait pas non plus de résultats remarquables. Les coupes qui avaient pris une teinte bleu foncé renfermaient des laticifères qui avaient absorbé beaucoup de colorant et qui, observés dans l'ammoniaque et à la lumière du jour, accusaient une teinte rouge foncé peu constante.

Les différences susmentionnées des deux premières colorations entre les tubes plus minces qui prennent davantage une couleur rouge que les vaisseaux plus larges, pourraient se rapporter à la différence entre hyphes oléifères et laticifères que l'on distingue après Fayod (voir aussi Lenz, 1954). Romagnesi (1967) signale la présence des deux espèces d'hyphes dans la chair des Russules, mais il ne se sert pas du terme hyphe oléifère. Si une telle coloration était déterminative (mais nous croyons qu'il n'en est pas ainsi), elle pourrait désigner une certaine affinité entre les hyphes oléifères et les hyphes axiles des pelotes de sphérocytes.

Il vaut mieux considérer la fonction des hyphes axiles au lieu de tirer de telles conclusions qui sont sujettes à caution. Car tout le processus de la naissance des sphérocytes par l'activité d'hyphes se tournant autour de l'hyphe axile, suggère la conclusion que cette dernière exerce une influence inductrice, propice à une répartition favorable des groupes de sphérocytes. À l'heure actuelle, cette manière de voir s'impose, mais les auteurs précédents ne connaissaient pas encore l'importance énorme de ce principe en embryologie. Nous proposons donc de nommer les hyphes axiles: hyphes inductrices.

L'absence de l'hyphe centrale dans un tiers des rosettes chez les carpophores adultes de *Lactarius deliciosus* s'explique par la dégradation rapide des hyphes inductrices quand elles se sont acquittées de leur tâche. Weiss (1885) et Oehm (1931) ont également observé plus d'un petit cercle au centre des rosettes; ils les attribuent à des ramifications des hyphes axiles. Nous n'avons pas observé plus d'une hyphe centrale dans les rosettes de *Lactarius mammosus*, ce qui ne veut pas dire qu'elles n'existent pas chez les autres espèces.

LACTARIUS ET RUSSULA.—Les Lactaires présentent donc un système inducteur d'hyphes minces qui, dans les très jeunes stades, sont orientées en sens longitudinal et qui sont probablement issues d'hyphes ordinaires protenchymatiques (mais l'examen de cette origine est extrêmement difficile dans les coupes microtomiques). Autour de ces hyphes naissent les sphérocytes au bout d'hyphes hélicoïdes qui accusent généralement dans le pied une direction transversale. Ainsi se forment ces complexes de sphérocytes qui sont étirés, du moins dans le stipe. Nous avons appelé rosette primaire l'ensemble d'une hyphe inductrice avec un cercle de sphérocytes autour d'elle. Le nombre des rosettes primaires réunies dans les complexes est

toujours réduit; dans la plupart des cas, ils ne se composent que d'une rosette primaire.

Dans l'introduction, nous avons touché à la question de l'absence apparente des rosettes primaires dans la chair des Russules. On doute parfois des anciennes observations, mais il est possible que Schultz (1822) les ait vues. Dans la trame des Russules adultes, on trouve des amas de sphérocytes (presque toute la chair en est remplie) avec quelques faisceaux d'hyphes protenchymatiques qui restent. Néanmoins, il est possible de les dépister dans les coupes de jeunes stades, comme nous l'avons montré. Au début, elles sont également étirées en sens longitudinal ou dans le chapeau en sens radial. Mais les faisceaux d'hyphes qui tournoient à leur périphérie déposent les sphérocytes de manière à englober plusieurs rosettes primaires dans un complexe. Les complexes de sphérocytes sont donc plus irréguliers chez les Russules et plus larges que chez les Lactaires, et plus tard, quand les hyphes inductrices se sont désagrégées, on n'observe plus la structure typique des rosettes; donc les sphérocytes font simplement partie d'un ensemble plus étendu.

Il est à noter que nous avons trouvé des îlots de sphérocytes dans le pied rudimentaire de l'*Arcangeliella* et de l'*Elasmomyces*, membres gastéroïdes des Astérosporales. Il y a des structures qui évoquent celle des rosettes primaires, la présence d'une hyphe axile a été observée également chez ces espèces; mais la structure des groupements de sphérocytes chez l'*Arcangeliella* species paraît être plus simple, en évoquant davantage celle de pelotes comparables dans les bulbes d'Agaricales vrais (voir aussi Phylogénie à la suite de la Discussion).

LE PILÉPELLIS ET LES CYSTIDES.—Romagnesi se sert des termes cutis, subcutis et épicutis. Selon lui, le cutis peut se composer d'hyphes emmêlées (*Russula foetens*), dans d'autres cas le cutis est constitué par des hyphes à peu près parallèles ou tout au plus faiblement emmêlées. L'épicutis est généralement caractérisé par des hyphes dressées; il représente la partie la plus intéressante et renferme les éléments qui ont été décrits par Romagnesi d'une manière très détaillée au profit de la taxinomie. Comme nous avons adopté la nomenclature de Lohwag (Reijnders, 1963: 25), nous parlons de cortex, cutis et derme dans un sens restreint. Le cutis est toujours un revêtement à hyphes couchées parallèles à la surface, le derme à hyphes redressées. C'est pourquoi, nous préférons désigner les tissus que Romagnesi a appelés subcutis, cutis et épicutis par les noms: subpellis, pilépellis et épipellis, selon une suggestion de C. Bas qui a proposé le terme pilépellis pour l'ensemble des revêtements qui se restreignent au chapeau, donc non pas pour les voiles.

Russula anthracina a un pilépellis complètement gélifié dans les stades un peu plus avancés; cette couche est née d'hyphes approximativement dressées, mais non pas strictement parallèles, qui se collent les unes aux autres (Pl. 14B). Quelques extrémités de ces hyphes se recourbent et s'appliquent contre la gelée. Plus tard, les hyphes dans celle-ci sont franchement emmêlées (Pl. 14C). Romagnesi appelle cette couche l'épicutis, mais alors le cutis manque, car en-dessous on ne trouve que des hyphes banales, intriquées, qui ne se distinguent point de celles de la trame entre les îlots de sphérocytes. Il n'y a guère de pilocystides.

Russula ochroleuca montre dans un stade très jeune de longs poils autour de tout le primordium; parmi les poils du stipe on observe des éléments qui accusent la forme d'une caulocystide. À la base de ces poils métachromatiques, à pigment incrustant, se développent sur le chapeau des hyphes très minces, également dressées (cf. l'espèce de *Russula* qui suit); ce sont les éléments qui se gélifient après. Nous n'avons pu observer d'"hypoderme de sphérocytes" (Romagnesi, 1967: 380).

Dans les pages précédentes, nous avons amplement décrit les cystides de *Russula fragilis*: les caulocystides cloisonnées et souvent pointues, les cheilo- et pleurocystides en forme de cigare sans cloisons et les pilocystides également obtuses, mais multicloisonnées. Le pilépellis s'achève un peu plus tard par le développement d'éléments minces également dressés en grande partie, et qui commencent d'emblée à se gélifier. Ce sont donc les poils "cuticulaires ou épicuticulaires" de Romagnesi, mais au début ils ne s'élèvent pas jusqu'au niveau des extrémités des cystides.

On trouve à peu près les mêmes particularités chez *Russula emetica* (Schaeff. ex Fr.) S. F. Gray dont nous avons publié quelques structures du développement dans notre livre de 1963 (Reijnders, 1963: 40-42, pl. 7 et 8). Par conséquent, les trois types de cystides et les longs poils de la marge piléique se présentent également chez cette espèce. Les pilocystides sont très grandes; en dessous on observe des poils d'abord en massue; leur gélification semble être plus tardive.

Russula olivacea (Schaeff. ex Secr.) Fr. est d'emblée également recouverte d'un chevelu, mais sans cystides. Les poils accusent des formes très variées, surtout sur le chapeau: ils sont relativement longs et plusieurs d'entre eux ont des articles élargis; ils sont par exemple ampullacés, mais parfois aussi en massue par un article terminal gonflé. À la marge piléique, les poils sont élançés.

Avant de tirer une conclusion générale sur une fonction éventuelle des cystides chez les Russules, nous rappelons un phénomène qui se présente probablement chez la plupart des espèces de ce genre, sinon chez toutes, c'est que les fentes interlamellaires, dites vallécules, sont d'abord parfaitement bourrées de cystides dont les extrémités se touchent les unes les autres. Nous avons représenté ces structures chez *Russula emetica* dans notre livre de 1963 (pl. 8 figs. 1 et 2) et pour *Russula fragilis* dans le présent article (Pl. 16E). En les comparant à la situation des pilocystides chez *Russula fragilis* (Pl. 17A), où celles-ci se serrent également de manière à former une couverture unie, on est forcé d'admettre que les cystides, comme les poils de ces revêtements, servent à diminuer l'évaporation. Quand on considère toutes les formes passagères entre poils et cystides, cette conclusion s'impose encore davantage. La sécheresse affecte en premier lieu les revêtements des primordiums qui présentent souvent des détériorations dues à cette cause. Ceci ne veut pas dire que cette adaptation pendant l'état primordial constitue la seule fonction des cystides (cf. aussi Reijnders, 1963: 292). Nous sommes donc d'accord avec Romagnesi (1967: 57): lorsqu'il compare les "dermatocystides" et les "poils": il attribue aux premières une fonction sécrétrice, mais celle-ci n'a pas été prouvée à l'exception d'autres encore et ceci regarde également les cystides hyméniales.

Résumant, nous concluons: Les primordiums de beaucoup d'espèces de Russules

sont enveloppés d'emblée par un chevelu dans lequel peuvent se présenter des éléments accusant la forme de cystides et qui peut se gélifier localement. Le piléipellis montre souvent une différenciation de ces éléments: les cystides apparaissent d'abord de manière à constituer une couche unie, de petits poils dont les parois se gélifient naissent bientôt au niveau de la base des cystides.

PHYLOGÉNIE.—Le *Lactarius mammosus* dispose donc dans ses carpophores d'un système d'hyphes susceptibles d'exercer une influence inductrice en faveur de la naissance de complexes de sphérocytes: des cellules qui se gonflent beaucoup et qui constituent finalement la majeure partie de la trame. On peut admettre que tous les Lactaires sont pourvus de telles hyphes, comme toutes les espèces de *Russula*. En étudiant plusieurs parties des coupes de primordiums, on remarque que les hyphes inductrices ne sont pas accompagnées partout de chaînes de sphérocytes. Il faut donc qu'il y ait d'autres facteurs qui déterminent la naissance des sphérocytes. Nous les rencontrons chez les Lactaires, près de l'axe du primordium, mais non pas dans les tissus périphériques et ceux-ci en sont également dépourvus chez les Russules. La formation des pelotes de sphérocytes commence pour les deux genres à la base du pied et au centre de la trame piléique, de sorte que la succession de ce processus est basifuge et centrifuge. On en trouve les premières traces au centre du pied en bas et au milieu de la trame piléique. Il est probable que les pelotes de sphérocytes enraient la croissance d'autres masses avoisinantes, en d'autres termes qu'elles exercent une influence inhibitoire les unes sur les autres. En vertu de telles considérations, l'influence inductrice locale devient plausible.

Une autre caractéristique des primordiums des Astérosporales, est que la plus grande partie de leur trame est remplie d'hyphes emmêlées en tous sens; on ne trouve les hyphes fasciculées et parallèles qu'à l'extrême marge du chapeau et sur la face inférieure de celui-ci pour constituer la trame des lames. Par lesdits tissus, ces primordiums ont plutôt l'air d'un bulbe sorti de la terre. Nous avons déjà relevé que les complexes de sphérocytes se trouvent également dans le stipe rudimentaire de l'*Arcangeliella* et d'*Elasmomyces*, comme probablement dans la columella, mais qu'ils sont là moins étendus, parfois un peu irréguliers et parfois sans hyphe axile décelable. Une étude provisoire de bulbes d'Agaricales, nous a révélé l'existence d'une série de structures susceptibles d'éclaircir les rapports tels qu'on les trouve chez les Astérosporales. Des grumelots d'éléments courts, formés d'hyphes densément intriquées, d'hyphes enroulées, accusant une croissance hélicoïdale, de multiples extrémités libres de ramifications des hyphes; on retrouve ces structures dans les bulbes d'espèces du genre *Agaricus* par exemple, mais plutôt isolées et non pas réunies en cet ensemble caractéristique de la trame des Astérosporales: les îlots de sphérocytes nés de rosettes primaires.

Ensuite, on est porté à des comparaisons encore plus audacieuses avec une trame également déviante de celle des autres Agaricales, celle des Amanitacées. Mais nous renonçons à entamer ces questions ici; nous nous réservons de les traiter dans un article suivant sur la structure des bulbes en général.

REMERCIEMENTS

Nous avons pu réaliser cette étude grâce à une subvention de la fondation BION. Monsieur le Professeur O. F. Uffellie nous a fourni l'occasion de réaliser les colorations et nous lui en exprimons toute notre reconnaissance.

Nous remercions vivement nos amis M. et Mme Mader de Vienne de leur obligeance à mettre à notre disposition les coupes d'*Arcangeliella* et d'*Elasmomyces*.

Nous remercions également Mme P. W. A. Lambert-Rölkens qui a fait la plupart des coupes, Mme A. Schutte-Kleine des soins qu'elle a pris du texte français et M. H. van Kooten de ses microphotos de qualité supérieure.

Summary

In *Lactarius*, as well as in at least some species of *Russula*, the development of clumps of spherocysts, occurring in the trama of the carpophores is initiated by the formation of structures which, as seen in section, resemble rosettes. These consist of a central hypha sheathed with small spherocysts.

The clumps of spherocysts in *Russula* are in general much larger, and usually more primary rosettes are involved. This condition contrasts with the narrow complexes in *Lactarius* which are drawn out longitudinally and generally arranged round the axis of the primordium, at least in the stipe.

The central hypha is believed to induce locally the formation of chains of spherocysts by exerting directional influence upon the surrounding protenchymatic hyphae while stimulating them to produce cells. After this action the central hypha soon disintegrates.

Clumps of spherocysts occur also in the rudimentary stipe of *Arcangeliella* and in *Elasmomyces*; it is probable that here, too, a certain hypha is responsible for their formation.

The complicated construction of the trama of the Asterosporales may correspond with some structures generally present in the bulbs of Agaricales consisting of knots of much entangled hyphae with short cells, curving and winding hyphae and many free ends of hyphal ramifications.

In the primordia of Asterosporales a considerable portion of the trama consists of a similar intricate and polymorphous tissue, parallel hyphae being found only at the extreme margin of the pileus and in the trama of the gills.

The majority of the cystidia of *Russula* is homologous to hairs, one of the functions of these elements being the protection of the primordium against exsiccation.

BIBLIOGRAPHIE

- BARY, A. DE (1884). Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze etc. Leipzig.
CORDA, A. C. J. (1839). Icones fungorum hucusque cognitorum III. Pragae.

- FAYOD, V. (1889). Prodrôme d'une Histoire Naturelle des Agaricinés. *In* *Annls Sci. nat. (Bot.)* VII 9: 181-411.
- GRIMSTONE, A. V. & SKAER, R. J. (1972). A guidebook to microscopical methods. Cambridge.
- HOFFMANN, H. (1861). *Icones analyticae fungorum* I. Giessen.
- ISTVANFFI, G. (1896). Untersuchungen über die physiologische Anatomie der Pilze etc. *In* *Jb. wiss. Bot.* 29: 391-440.
- KÜHNER, R. (1926). Contribution à l'étude des Hyménomycètes et spécialement des Agaricacés. Thèse Paris.
- LENTZ, P. L. (1954). Modified hyphae of Hymenomycetes. *In* *Bot. Rev.* 20: 135-199.
- (1971). Analysis of modified hyphae as a tool in Taxonomic research in the higher Basidiomycetes. *In* R. H. Petersen (éditeur) — Evolution in the higher Basidiomycetes: 99-127.
- LOHWAG, H. (1941). Anatomie der Asco- und Basidiomyceten. Berlin.
- MALENGON G. (1931). La série des Asterosporées. *In* *Rec. Trav. cryptog. dédiés à L. Mangin:* 1-20.
- OEHM, G. (1931). Die Rosettenhyphe bei *Lactarius deliciosus* L., eine Milchhyphe. *In* *Arch. Protistenk.* 74: 148-152.
- REIJNDERS, A. F. M. (1963). Les problèmes du développement des carpophores des Agaricales et de quelques groupes voisins. Den Haag.
- ROMAGNESI, H. (1967). Les Russules d'Europe et d'Afrique du Nord. Paris.
- ROUGE, E. (1907). Le *Lactarius sanguifluus* Fr. et la lipase. *In* *Zentbl. Bakt. ParasitKde*, II. Abt. 18: 403-417.
- SAINTE-HILAIRE, A. DE (1837). Mémoire de M. Schultz de Berlin sur les vaisseaux du latex: *In* *Annls Sci. nat. (Bot.)* II 7: 257-276.
- SCHULTZ, C. H. (1822). Ueber den Kreislauf des Saftes im Schöllkraute und in mehreren andern Pflanzen etc. Berlin.
- SINGER, R. (1975). The Agaricales in Modern Taxonomy. 3d Ed. Vaduz.
- WEISS, A. (1885). Ueber gegliederte Milchsaftgefäße im Fruchtkörper von *Lactarius deliciosus*. *In* *Sber K. Akad. Wiss. Wien (Math.-nat. Kl. I)* 91: 166-202.

LÉGENDE DES PLANCHES 13-17

PLANCHE 13

Figs. A-E. *Lactarius mammosus*. — Fig. A. Chaînes de sphérocytes avec les hyphes axiles (a) et laticifères (l) dans l'écorce de la partie inférieure du stipe d'un jeune primordium $\times 250$. — Fig. B. Hyphes axiles (a) avec sphérocytes naissantes et laticifères (l) dans la partie supérieure du stipe du même primordium $\times 250$. — Fig. C. Coupe longitudinale d'un jeune primordium $\times 25$. — Fig. D. Coupe transversale d'un stipe d'un jeune primordium $\times 62,5$. — Fig. E. Partie centrale du stipe du même primordium $\times 250$.

PLANCHE 14

Fig. A. *Lactarius mammosus*. Rosette avec l'extrémité d'une hyphe axile (a) dans une coupe transversale du même primordium $\times 250$.

Figs. B-E. *Russula anthracina*. — Fig. B. Piléipellis d'un jeune stade $\times 250$. — Fig. C. Piléipellis d'un stade avancé $\times 160$. — Fig. D. Coupe tangentielle du chapeau d'un stade avancé $\times 25$. — Fig. E. Partie inférieure de la trame piléique avec une cystide (c) traversant le subhymenium $\times 160$.

PLANCHE 15

Fig. A. *Russula anthracina* Rosettes primaires (r) descendant dans la trame des lames $\times 250$.
 Figs. B–D. *Russula ochroleuca*. — Fig. B. Marge piléique et trame d'un très jeune stade $\times 250$.
 — Fig. C. Partie latérale du chapeau d'un stade relativement avancé $\times 25$. — Fig. D. Pelotes de sphérocytes dans la trame $\times 250$.

PLANCHE 16

Figs. A, B. *Russula ochroleuca*. — Fig. A. Hyphes inductrices au centre de chaînes de sphérocytes dans la partie supérieure de la trame piléique d'un stade avancé $\times 250$. — Fig. B. Piléipellis $\times 500$.
 Figs. C–F. *Russula fragilis*. — Fig. C. Rosettes primaires et agglomérations de sphérocytes $\times 250$. — Fig. D. Hyphe axile dans la trame piléique $\times 250$. — Fig. E. Lames et cystides d'un primordium dont le chapeau a une largeur de 4 mm $\times 250$. — Fig. F. Caulocystides d'un primordium $\times 500$.

PLANCHE 17

Figs. A–D. *Russula fragilis*. — Fig. A. Pilocystides d'un primordium $\times 500$. — Fig. B. Poils (a) de la marge piléique, cheilocystides (b) et caulocystides (c) d'un primordium dont le chapeau a une largeur de 2,1 mm $\times 250$. — Fig. C. Poils de la marge d'un piléus qui a une largeur de 4 mm $\times 500$. — Fig. D. Piléipellis d'un stade relativement avancé $\times 500$.
 Figs. E, F. *Arcangeliiella* spec. — Fig. E. Pelotes de cellules courtes dans le tissu du pied $\times 416$.
 — Fig. F. Pelote de sphérocytes montrant la tendance spiralée $\times 600$.









