PERSOONIA

Published by the Rijksherbarium, Leiden Volume 7, Part 2, pp. 217-248 (1973)

ARCHITECTURE DE LA PAROI SPORIQUE DES HYMÉNOMYCÈTES ET DE SES DIFFÉRENCIATIONS

R. KÜHNER

Université Claude Bernard (Laboratoire de Mycologie associé au C.N.R.S.), Lyon I, France

(Planches 20 à 23)

Mise au point critique des connaissances actuelles acquises grâce à la microscopie photonique et à la microscopie électronique par transmission.

I—INTRODUCTION

Les mycologues ne disposant que du microscope à lumière ont depuis longtemps distingué deux couches dans la paroi de nombreuses spores, couches qui ont été baptisées endospore et épispore ou exospore pour rappeler leurs positions respectives. Il est rare que l'endospore soit facilement visible sur la spore fraîche; elle est naturellement indiscernable dans ces conditions lorsque l'épispore est noirâtre.

Dans quelques cas on a pu distinguer, à l'extérieur de l'épispore, une couche que l'on a appelée périspore. Coprinus narcoticus (Batsch ex Fr.) Fr. montre, autour de la couche noire généralement considérée comme épispore, une périspore beaucoup plus pâle, épaisse, qui, par dessiccation, se ratatine en se fripant. Chez d'autres Agaricales à spores noirâtres la périspore passe généralement inaperçue lors des observations courantes. V. Fayod, à qui revient le mérite d'avoir démontré son existence, l'a appelée exospore, parce que, n'ayant pas vu l'endospore cachée par l'épispore noirâtre, il a été conduit à considérer cette dernière comme étant l'endospore.

Les recherches précises faites en photonique dans la période moderne ont conduit à l'idée que, dans bien des cas, la paroi sporique comprend plus de trois couches; la terminologie ancienne que nous venons de rappeler est alors trop pauvre. Pour créer le moins possible de termes nouveaux on peut, comme l'ont fait M. Locquin et J. Perreau-Bertrand par exemple, utiliser le mot exospore pour désigner une couche située entre l'épispore et la périspore, et non plus comme synonyme d'épispore. Des néologismes sont cependant indispensables. L'observation attentive de la périspore de Coprinus narcoticus montre qu'elle comprend, outre une épaisse couche interne, une fine pellicule qui la limite du côté externe. En microscopie électronique, cette pellicule tranche brutalement sur les parties sous-jacentes de la périspore par sa très grande opacité; c'est l'éctospore de R. Heim.

De grands progrès dans la connaissance de l'architecture de la paroi sporique ont été réalisés grâce à la microscopie électronique. Encore peu nombreux sont cependant les mémoires où la paroi sporique des Hyménomycètes est étudiée avec cette technique sur des espèces suffisamment nombreuses et variées dans leurs affinités pour qu'on ait pu tenter de dégager des idées générales et d'aborder les délicats problèmes d'homologies.

On doit tout d'abord citer trois thèses: celle de H. A. P. Burge, malheureusement restée inédite, portant sur la paroi des Russulacées et de genres supposés affines, celle de J. Perreau-Bertrand consacrée à la paroi d'espèces à spores ornées, enfin celle de L. M. Meléndez-Howell centrée sur l'étude des pores germinatifs. Les recherches qui ont conduit à l'élaboration des deux derniers mémoires ont été effectuées sous la direction du Professeur Roger Heim.

Parmi les travaux plus récents, il faut citer une publication de H. Clémençon, qui étudie la paroi, non seulement chez des espèces à spores ornées, mais aussi chez des espèces à spores lisses, et les nombreuses notes de Mlle M. Besson, devenue Mme Antoine, dont l'ensemble constitue la partie fondamentale d'une Thèse où sont étudiées les parois et leurs différenciations dans une centaine d'espèces.

Il est évident qu'au fur et à mesure que s'accumulaient de nouveaux résultats, certaines idées ont évolué. Il était impossible qu'il en fût autrement; la série de notes de M. Besson, dont la publication s'est échelonnée de 1969 à 1972, en fournit un exemple typique, qui montre la nécessité d'une synthèse de l'ensemble des résultats. Si nous nous décidons aujourd'hui à présenter un raccourci des connaissances actuelles sur l'architecture de la paroi sporique des Hyménomycètes, c'est d'abord qu'ayant été le Directeur des recherches de M. Besson-Antoine, nous avons pu suivre pas à pas le déroulement de ses recherches d'électronique, mais c'est aussi parce que, parallèlement, nous avons poursuivi des investigations en microscopie photonique sur le même thème.

Le pouvoir de résolution du microscope à lumière étant beaucoup plus faible que celui du microscope électronique, on est tenté de penser qu'il ne peut être d'un grand secours lorsqu'il s'agit d'étudier un ensemble aussi peu épais que l'est souvent une paroi sporique.

Il faut pourtant reconnaître que, dans une foule de cas, la microscopie photonique a fourni d'importantes indications, plus particulièrement sur des spores soumises à des traitements convenables. Un traitement à chaud (120 °C par exemple) par une lessive de base forte (par ex. KOH) s'est révélé particulièrement utile dans une foule de cas (M. Besson & R. Kühner, 1972a). Pour une concentration suffisante en KOH les spores des chromosporés sont plus ou moins décolorées, ce qui permet alors de bien voir des couches profondes qui, dans la spore non traitée, peuvent être difficilement visibles, voire totalement invisibles au travers de couches pigmentées plus externes.

Il ne faut cependant pas oublier que les traitements alcalins violents, tels que ceux qui décolorent les spores de chromosporés lysent souvent plus ou moins certains constituants morphologiques de la paroi; il est facile de constater, par exemple, que pour des concentrations assez fortes le traitement potassique élimine souvent complètement les épines ou verrues qui ornent la surface de nombreuses spores. Aussi,

pour tirer le meilleur parti de cette technique, est-il recommandé d'essayer des lessives de concentrations variées, entre 0,5 % et 10 % par exemple.

Même si la couche externe de la paroi est incolore ou n'est que faiblement colorée sous le microscope, elle peut empêcher de bien voir les couches situées au-dessous d'elle lorsque son indice de réfraction est particulièrement élevé. Si V. Fayod a considéré que la paroi sporique des Rhodophyllus est simple, c'est qu'il n'a vu que la couche superficielle, polyédrique, de la paroi, parce qu'elle est si réfringente que, malgré sa teinte à peine rosée sous le microscope, elle empêche de bien voir la ou les couches qui sont au-dessous. Des traitements alcalins convenables mettent facilement ces dernières en évidence, soit, s'ils sont violents, en les dégageant par suite de l'élimination de la couche polyédrique qui les enveloppait (R. Kühner, 1948), soit s'ils sont plus modérés en gonflant celle-ci, en l'hydratant, et par suite en abaissant son indice de réfraction (M. Besson & R. Kühner, 1972c). D'une façon générale, chez les Hyménomycètes, les couches profondes de la paroi sont plus résistantes aux traitements alcalins violents que les couches superficielles.

Il est évident que tout traitement qui, à l'image du traitement potassique, gonfle exclusivement certaines couches ou les gonfle plus que d'autres, est susceptible de créer entre couches contiguës des différences d'indices de réfraction, parfois considérables, qui facilitent l'étude de la paroi. C'est ainsi, par exemple, qu'en soumettant les spores des Lépiotes de la section *Procerae* à l'action de l'ammoniaque puis à celle de l'acide acétique (traitement ammoniaco acétique), on gonfle bien plus certaines couches de la paroi que d'autres, comme M. Locquin l'a reconnu le premier, ce qui permet de distinguer des détails structuraux indiscernables en photonique sans ce traitement.

Il ne faut pas oublier que certains traitements hydratants sont susceptibles de provoquer d'importantes déformations lorsqu'ils gonflent de façon inégale différentes couches de la paroi. Si par exemple la paroi gonfle moins dans la région externe que dans sa région interne, les couches internes pourront se plisser; en examinant par un bout, en microscopie photonique, des spores ayant subi l'action de la potasse à l'autoclave, on remarque souvent que la face interne de la paroi, du côté du protoplasme, présente quelques gros plis longitudinaux dont la formation ne peut être due qu'à des inégalités de gonflement alcalin.

Il est clair que la déshydratation exigée par l'inclusion dans les résines pratiquée en vue des observations en électronique peut également donner à certaines structures une allure fort différente de celle qu'elles ont sur le frais. On sait que la périspore de Coprinus narcoticus se contracte en séchant, de sorte que sur matériel d'herbier l'ectospore est ratatinée contre l'épispore noire, fripée-plissée contre elle. Il est certain que les ondulations que montre, en électronique, l'ectospore de Coprinus cineratus Quél. var nudisporus Kühner (M. Besson & R. Kühner, 1972b: Pl I fig. 1), ont une origine analogue, à savoir la contraction, par déshydratation, de l'épaisse couche sous-jacente.

Des éléments morphologiques de la paroi, qui n'ont que 0,1 μ , voire que 0,05 μ d'épaisseur sur les ultracoupes de matériel inclus dans les résines, peuvent être très

facilement discernés en microscopie photonique lorsqu'ils sont plus ou moins gonflés d'eau d'imbibition, au moins s'ils tranchent alors sur leur environnement par une réfringence plus forte ou si l'on parvient à les colorer électivement.

En ce qui concerne les colorations la microscopie électronique est d'ailleurs très en retard sur la microscopie ordinaire, les soi-disant colorations réalisées pour l'électronique se situant uniquement dans une gamme de gris (du gris clair au noir), dont les tonalités traduisent une plus ou moins grande transparence ou opacité aux électrons. Finalement c'est uniquement par une propriété de cet ordre qu'en électronique on peut distinguer directement l'une de l'autre deux couches contiguës.

Les colorations utilisées en photonique relevant pour la plupart de mécanismes fort différents de ceux qui permettent les "colorations" d'électronique, et les différences d'indices de réfraction ne se manifestant pas en électronique, on comprend qu'il soit parfois délicat de faire le raccord entre les données fournies par ces deux techniques d'étude.

Quoi qu'il en soit l'expérience montre que les résultats de la microscopie photonique complètent fort utilement ceux de l'électronique; il n'est même pas rare que plusieurs distinctions qui s'imposent en photonique soient beaucoup plus subtiles en électronique.

La microscopie photonique présente d'ailleurs sur l'électronique un avantage évident, la simplicité de nombre de ses techniques, simplicité telle qu'il est possible d'examiner un grand nombre d'espèces en un temps court. Nous en avons très largement profité, et grâce aux techniques évoquées ci-dessus, nous avons étudié la paroi sporique dans d'innombrables Agaricales de groupes variés, ce qui a permis à M. Besson-Antoine d'entreprendre ses recherches d'électronique, non sur des espèces prises au hasard, mais bien sur des espèces choisies en fonction des résultats qu'elles avaient fourni en photonique.

Parmi les auteurs ayant utilisé la microscopie électronique, l'accord est loin d'être réalisé au point de vue terminologique. J. Perreau-Bertrand a repris les termes: endospore, épispore, exospore, périspore, issus de la microscopie photonique. R. Singer a proposé une modification légère de cette terminologie, consistant à remplacer la terminaison spore par la terminaison sporium car, selon lui, il n'est pas logique d'utiliser le même mot endospore pour désigner, tantôt une spore née à l'intérieur d'un article, comme l'ascospore des Ascomycètes, tantôt une couche interne de la paroi sporique. L'abandon du terme endospore pour désigner celle-ci s'impose particulièrement aux auteurs qui, comme H. Clémençon, pensent que la basidiospore est, comme l'ascospore, une endospore, et qu'elle comprend de ce fait, outre la paroi qui appartient en propre à la spore, une enveloppe externe qui n'est que le prolongement, autour d'elle, de la paroi de la baside; de fait, cet auteur a remplacé tous les termes repris par J. Perreau-Bertrand par des mots nouveaux. Nous reviendrons plus bas sur les changements terminologiques proposés par H. Clémençon d'une part, par M. Besson-Antoine et nous-mêmes d'autre part.

II—LES GRANDS ENSEMBLES DE LA PAROI SPORIQUE

A la suite de recherches effectuées en microscopie électronique par M. Besson-Antoine et en photonique par l'auteur de ces lignes, nous distinguons (M. Besson-Antoine & R. Kühner, 1972b) dans la paroi sporique deux couches principales: le myxosporium à l'extérieur, l'eusporium à l'intérieur, chacune de ces couches comportant assez souvent plusieurs feuillets.

La couche que nous appelons myxosporium correspond indiscutablement à la périspore de certains auteurs, et si nous avons proposé un nom nouveau pour elle, c'est uniquement parce que le mot périspore a été utilisé pour désigner, soit notre myxosporium dans son entier, soit seulement telle ou telle de ses différenciations possibles, par exemple l'ectospore ou, dans la terminologie de J. Perreau-Bertrand et de L. M. Meléndez-Howell, ce qui se trouve sous l'ectospore. Le mot myxosporium a été choisi pour rappeler qu'à l'origine cette couche offre, au moins dans nombre de familles, une consistance mucilagineuse, consistance qui se traduit par le fait que, chez plusieurs espèces, lorsque des spores entrent accidentellement en contact au cours de leur développement, leurs myxosporiums confluent. L'un de nous (R. Kühner, 1934 a) l'a montré en photonique et a figuré un résultat d'une telle confluence chez Coprinus narcoticus: les quatre spores issues d'une même baside peuvent se trouver groupées dans une enveloppe commune. Dans plusieurs espèces, un feuillet, généralement très mince, semble séparer le myxosporium de l'eusporium; pour rappeler cette situation intermédiaire nous avons proposé (M. Besson & R. Kühner, 1972a) de l'appeler médiostratum.

III—LA PAROI SPORIQUE ET SES DIFFÉRENCIATIONS SOMMITALES CHEZ LES HYMÉNOMYCÈTES À SPORES BLANCHES, OCRACÉES, BRUNES, NOIRES OU VIOLACÉES

A-LES FEUILLETS DE L'EUSPORIUM

Dans l'eusporium, des différences d'opacité aux électrons permettent souvent de distinguer deux ou trois feuillets principaux.

Comme l'a fait remarquer pour la première fois J. Perreau-Bertrand, on trouve, chez plusieurs espèces, un feuillet qui se distingue de ceux placés en dehors de lui par sa grande transparence aux électrons et l'absence de structure apparente; on le voit bien, par exemple, sur des clichés publiés par M. Besson & R. Kühner (notamment 1972a: Pl. 2 fig. 3, ou, ici même, Pl. 20 fig. 1; Pl. 21 fig. 2; Pl. 23 fig. 1 et 2). H. Clémençon l'appelle corium; il correspond indiscutablement à l'endospore de J. Perreau-Bertrand. Comme nous avons longtemps cru, avec ces auteurs, que ce feuillet est toujours au contact du protoplasme il nous a paru possible de conserver pour lui le mot endospore ou d'utiliser son dérivé endosporium.

Nous nous demandons aujourd'hui s'il est vrai que l'endosporium se trouve toujours au contact du protoplasme; un cliché de M. Besson-Antoine (1972: Pl. 10 fig. 3 et ici même Pl. 21 fig. 2) relatif à *Hebeloma radicosum* (Bull. ex Fr.) Ricken, montre en effet, en dedans de l'endosporium transparent, un très mince feuillet

opaque, qui ne peut correspondre à une différenciation externe du protoplasme puisqu'il conflue avec la partie interne du bouchon qui obture l'appendice apiculaire; c'est en somme un *endocorium*.

Quoiqu'il en soit, au cours du développement de la paroi sporique, l'endosporium s'édifie plus ou moins tardivement, toujours après la couche située en dehors de lui; il peut donc manquer chez les spores immatures. Il semble que chez nombre d'espèces il n'y ait jamais d'endosporium, même à maturité. A. P. Burge n'a jamais vu d'endosporium chez les Russulacées qu'elle a étudiées; c'est pourquoi, étiquetant les feuillets de la paroi sporique de A à F, en partant de l'intérieur, elle a désigné par A le feuillet qui, chez les espèces édifiant un endosporium, se situe immédiatement en dehors de ce dernier. Ce feuillet A, généralement épais, est limité du côté externe par un feuillet au contraire très mince, mais particulièrement opaque aux électrons, le feuillet B de Burge, la tunica de Clémençon (Voir par exemple: M. Besson, 1970b: Pl. 2 fig. 3; M. Besson-Antoine, 1972: Pl. 16 fig. 1 ou, ici même, Pl. 20 fig. 1 et Pl. 21 fig. 1).

Le feuillet qui se trouve entre la tunica et le corium (ou, lorsque celui-ci manque, entre la tunica et le protoplasme) est caractérisé par la coexistence de substance transparente et de substance opaque, comme on le voit sur la fig. 17 du mémoire de H. Clémençon, Cet auteur l'appelle coriotunica, parce qu'il croit que la substance transparente et la substance opaque sont respectivement de nature coriale et de nature tunicale. La couche pour laquelle J. Perreau-Bertrand a repris le terme épispore, issu des vieilles observations en photonique, correspond à la coriotunica ou à l'ensemble coriotunica + tunica. Il est difficile de lui conserver la dénomination épispore, d'abord parce que, chez les espèces qui n'ont pas d'endospore, c'est la couche interne de la paroi, ensuite parce que ce que nombre d'auteurs n'utilisant que la microscopie photonique ont appelé épispore est souvent un feuillet plus proche de la surface, puisque nombre d'entre eux ont considéré que, chez les spores ornées, les ornements sont d'origine épisporique alors que les chercheurs qui ont travaillé en électronique s'accordent pour considérer, depuis Burge et Perreau-Bertrand, qu'ils naissent d'une couche placée à l'extérieur de ce que ce dernier auteur appelle épispore. C'est pourquoi, avant que H. Clémençon n'ait proposé sa nomenclature, M. Besson avait suggéré (1970a) pour l'épispore de J. Perreau-Bertrand l'étiquette sclérospore, que M. Besson & R. Kühner (1972a) ont transformée en sclérosporium; ces étiquettes nous semblent avoir le double avantage de ne rien préjuger quant à la situation de cette couche et d'exprimer sa fermeté par rapport à la consistance initialement mucilagineuse du myxosporium proche.

L'importance prise par la substance opaque dans la constitution de la coriotunica et sa répartition dans celle-ci varient beaucoup d'une espèce à l'autre. Il peut arriver que la substance opaque soit également abondante dans toute l'épaisseur de la coriotunica (Clémençon, fig. 20), mais il n'est pas rare qu'elle soit inégalement répartie; elle peut être plus abondante du côté interne (Clémençon, fig. 23), mais chez nombre d'espèces l'importance qu'elle prend croît de l'intérieur vers l'extérieur; elle le fait souvent si progressivement (par ex. M. Besson & R. Kühner, 1972b: Pl. 3

fig. 1), que l'individualité de la tunica peut être mise en doute. Enfin, dans des cas plus rares, la coriotunica montre une alternance de zones opaques et de zones transparentes; une telle zonation, frappante chez *Coprinus silvaticus* Peck (M. Besson & R. Kühner, 1972b: Pl. 1 fig. 2), complique l'interprétation de la structure de l'eusporium.

Sur des spores ayant subi un traitement convenable la microscopie photonique permet souvent, elle aussi, de reconnaître une structure stratifiée de l'eusporium. Chez les espèces de Naucoriacées, Coprinacées et Lepiotacées qui possèdent un endosporium, celui-ci est en général facile à reconnaître sur des spores ayant subi un traitement par la potasse à l'autoclave; il tranche sur le sclérosporium qui l'entoure, par sa réfringence alors beaucoup plus forte (M. Besson-Antoine & R. Kühner, 1972a), ce qui tend à prouver que le corium ne correspond pas simplement à la partie interne de la coriotunica d'où la substance opaque aux électrons serait totalement absente. S'il est vrai que le feuillet réfringent, toujours très mince, que l'on observe souvent à l'extérieur du sclérosporium de spores traitées par KOH à l'autoclave, correspond à la tunica et à elle seulement, la différence d'indice entre ce feuillet externe et le sclérosporium plaide en faveur de l'idée que la tunica est un feuillet individualisé de l'eusporium, au même titre que le corium.

Chez certaines leucosporées à paroi sporique épaisse, le feuillet interne de la spore se distingue de ceux situés en dehors par le fait qu'il est le seul de la paroi à se colorer en pourpre au Giemsa. Laccaria tortilis (Bolt. ex S. F. Gray) Cooke et les Lépiotes à pore germinatif sont dans ce cas (R. Kühner, 1972); il semble que, chez ces dernières, ce soit le même feuillet que le bleu de crésyl colore en rouge-pourpre (R. Kühner, 1934b et 1972). Chez les Lépiotes où il est particulièrement épais, l'utilisation de ces teintures montre qu'il est en réalité double, constitué de deux minces couches se colorant de façon un peu différente (M. Locquin, 1943; R. Kühner, 1972).

Lorsque le sclérosporium est épais il n'est pas rare qu'après gonflement on y distingue en photonique deux couches différant par leur indice de réfraction et parfois aussi par leurs affinités tinctoriales. On peut reconnaître ces deux couches sur matériel de diverses chromosporées traité par KOH à l'autoclave, mais elles ont été tout d'abord mises en évidence par M. Locquin sur des spores de Lépiotes de la section Procerae, gonflées par le procédé ammoniaco-acétique. Cet auteur appelait épispore et exospore les couches de la paroi sporique des Proceras que nous avons considérées depuis (R. Kühner, 1972) comme représentant respectivement la sclérospore interne et la sclérospore externe, et dont divers réactifs, iode ou bleu coton par exemple, confirment l'individualité, de façon parfois très brillante. Il est possible qu'endo-et exosclérosporium puissent être encore distingués l'un de l'autre par des différences d'opacité aux électrons; c'est ce que suggère par exemple un cliché de M. Besson-Antoine (1972: Pl. 1 fig. 1 ou, ici même Pl. 23 fig. 2) relatif à Lepiota procera (Scop. ex Fr.) S. F. Gray, mais nous ne pensons pas que chaque fois que des différences d'opacité permettent de distinguer deux couches dans un sclérosporium ces deux couches méritent respectivement les étiquettes endo- et exosclérosporium; pour nous elles ne les méritent pas si le passage d'une opacité à l'autre est progressif car, en photonique, endo- et exosclérosporium paraissent brutalement limités l'un par rapport à l'autre.

B-Myxosporium et médiostratum chez les espèces à spores ornées

1. Le sporothécium et ses différenciations

Dans les spores ornées, la disposition de l'ectospore par rapport aux ornements peut varier d'une espèce à une autre et deux dispositions extrêmes doivent être distinguées: ou bien l'ectospore est tendue au-dessus du sommet des ornements, ou bien elle est comme moulée sur eux.

Les Ganodermes et Fayodia bisphaerigera (J. E. Lange) Sing. illustrent le premier cas. En raison de l'opacité plus ou moins grande de la substance des ornements de ces champignons, il est facile de voir que l'ectospore est doublée intérieurement par un mince feuillet transparent; c'est ce dernier qui repose sur le sommet des ornements; il est évident sur un cliché de Furtado, relatif à un Ganoderme, et sur les clichés de Fayodia bisphaerigera publiés par M. Besson (1969a: Pl. 1 fig. 2 et 4 ou, ici même, Pl. 21 fig. 3).

Là où l'ectospore opaque, au lieu d'être tendue au-dessus des ornements, est comme moulée sur eux, on ne la distingue bien que chez les espèces où la substance des ornements est plus ou moins transparente aux électrons et chez celles, à ornements opaques, qui possèdent un mince feuillet transparent doublant l'ectospore du côté interne. Comme l'a montré M. Besson (1969b: Pl. 2 fig. 1 à 4), Rhodotus palmatus (Bull. ex Fr.) Maire illustre ce cas de façon spectaculaire, car on y distingue, sans la moindre difficulté, sous l'ectospore opaque, un mince feuillet transparent qui la double. Selon H. A. P. Burge, M. Besson et H. Clémençon les Russulacées sont dans le même cas; le feuillet transparent est toutefois si mince, qu'indiscutable sur certains clichés (Clémençon, fig. 14), il est beaucoup moins évident sur d'autres.

Clémençon a proposé les termes ectosporothécium et endosporothécium pour désigner respectivement le feuillet externe opaque, correspondant à l'ectospore de Heim, et le feuillet interne transparent qui le double intérieurement. Là où seul le feuillet opaque peut être distingué, par exemple chez les espèces où la substance des ornements est transparente, Clémençon parle seulement de sporothécium.

2. Le médiostratum

Le feuillet que M. Besson & R. Kühner (1972a) ont proposé de nommer ainsi ressemble à l'endosporothécium par sa grande transparence aux électrons et généralement par sa minceur, mais au lieu d'être situé à l'extérieur des ornements, il est situé sous eux, immédiatement à l'extérieur de la tunica opaque ou, si celle-ci n'est pas différenciée, de la coriotunica. Le médiostratum n'est évidemment reconnaissable que là où une opacité plus ou moins grande de la couche myxosporiale qui le recouvre permet d'en tracer la limite externe. Cette condition est réalisée au plus

haut degré chez les Russulacées et l'on comprend que ce soit dans des représentants de cette famille et dans des types réputés affines que le médiostratum ait été reconnu pour la première fois; la découverte revient à Burge, qui désignait par la lettre C le feuillet que nous appelons médiostratum (voir par ex. M. Besson, 1970a: Pl. 1 fig. 1 ou, ici même, Pl. 22 fig. 2).

Il est certain que le feuillet pour lequel H. Clémençon a proposé, dès 1970, le nom tectum correspond à notre médiostratum ou le comprend; il est par exemple évident que le feuillet des Russulacées que cet auteur appelle tectum secondaire, et dont il précise que c'est le tectum proprement dit, correspond exactement à la couche C de Burge et à notre médiostratum.

Après avoir pensé que le médiostratum constitue un feuillet indépendant de l'eusporium et du myxosporium, nous croyons aujourd'hui qu'il ne constitue, au même titre que le sporothécium, qu'une différenciation de ce dernier; nous le croyons, non seulement que nous n'avons pu reconnaitre son existence chez diverses espèces à spores ornées, mais aussi parce que, chez nombre d'espèces à spores lisses, on ne trouve, à l'extérieur de la tunica, qu'un (mince) feuillet transparent dont il est difficile de dire s'il correspond plutôt à un médiostratum qu'à un endosporothécium; ce problème sera envisagé plus loin. Dans cette optique, nous proposons d'appeler Eumyxosporium la partie du myxosporium qui ne correspond, ni au sporothécium, ni au médiostratum.

3. Origine myxosporiale des ornements

Concernant l'origine des ornements, l'accord est loin d'être réalisé entre les chercheurs ayant utilisé l'électronique. H. Clémençon pense que la transparence ou l'opacité électronique de la masse fondamentale d'un ornement peut renseigner sur l'identité de la couche dont il dépend; lorsque la matière fondamentale d'un ornement est transparente aux électrons (fig. 1 à 5) comme le feuillet qu'il appelle tectum, il estime qu'il doit être rattaché à ce feuillet; il rattache à une couche différente qu'il appelle épitunica, les ornements opaques aux électrons des Galerina et des Cortinarius (fig. 19). Nous ne pouvons partager cette opinion. Nous ferons remarquer que les ornements transparents en électronique sont généralement incolores en photonique alors que les ornements colorés en photonique apparaissent généralement opaques en électronique; ce dernier cas est illustré, non seulement par les Cortinarius et les Galerina, mais également par les Hebeloma, les Coprinus, etc... Il est vraisemblable que l'opacité d'un ornement, au lieu d'être le signe d'une origine particulière, n'est due qu'à une quelconque imprégnation naturelle.

Pour J. Perreau-Bertrand, les ornements sont des épaississements, vers l'extérieur, d'un feuillet basal continu, qu'elle appelle exospore et qui, selon elle, se distingue de la périspore transparente aux électrons située immédiatement en dehors par son opacité. De fait les ornements apparaissent opaques aux électrons sur les clichés de J. Perreau-Bertrand, et ceci dans les genres les plus variés. Il est certain que les ornements ne sont pas toujours reliés les uns aux autres par leurs bases, comme le croyait

cet auteur. H. A. P. Burge avait déjà reconnu que les épines des Laccaria sont indépendantes les unes des autres. Avant de considérer ce dernier cas, nous examinerons celui de quelques espèces qui présentent un feuillet basal continu, dont les ornements ne sont que des épaississements vers l'extérieur; on verra que, sur plusieurs points, nous sommes en désaccord, soit avec J. Perreau-Bertrand, soit avec H. Clémençon.

Chez les Russulacées, la matière fondamentale des ornements est en partie remarquablement opaque aux électrons, comme l'est la couche continue tout autour de la spore, qui réunit les ornements par leurs bases; cette couche basale opaque tranche brutalement sur le mince médiostratum (ou tectum secondaire) transparent situé au-dessous (par ex. M. Besson, 1970a: Pl. 1 fig. 1), H. A. P. Burge, M. Besson et H. Clémençon ont montré que, du côté externe, un mince sporothécium tapisse étroitement la masse fondamentale des ornements et, entre eux, la couche continue qui les réunit par leurs bases. Ce sporothécium n'est bien reconnaissable que parce que l'ectosporothécium opaque est séparé de la masse opaque du reste de l'ornement par un mince endosporothécium transparent (par ex. Clémençon, fig. 11). Il est donc évident que l'eumyxosporium des Russulacées est entièrement utilisé à la formation des ornements et de la couche qui les porte.

Mais il ets non moins évident, comme les auteurs cités et J. Perreau-Bertrand l'ont montré, que la masse fondamentale de chaque ornement apparait électroniquement très hétérogène; outre une partie très opaque, située juste sous le sporothécium, et qui se poursuit dans le feuillet qui réunit les ornements par leurs bases, partie étiquetée D par Burge et nommée interstratum par Clémençon, elle comporte une partie profonde très transparente (E de Burge, qui étiquetait F le sporothécium; tectum primaire de Clémençon).

Plusieurs auteurs n'ayant utilisé que la microscopie photonique, M. Josserand par exemple, avaient remarqué que, chez diverses Russulacées, on voit émerger, çà et là, de l'ornementation amyloïde, des saillies qui ne le sont pas. C'est pourquoi il est tentant de penser, avec J. Perreau-Bertrand et H. Clémençon, que la matière opaque aux électrons est la matière amyloïde. Il faut cependant reconnaitre que cette hypothèse est assez gratuite si l'on considère que les verrues amyloïdes des Leucopaxillus et des Melanoleuca sont assez transparentes aux électrons pour que H. Clémençon les aient rattachées à son tectum (Clémençon, fig. 2 et 5).

Les mycologues n'ayant utilisé que la photonique pensaient que les saillies non amyloïdes sont des épaississements d'une couche continue à la surface de la spore. J. Perreau-Bertrand pensait de même que la partie des ornements transparente aux électrons est en continuité avec une fine couche basale continue, également transparente, couche qu'elle appelle exospore; à l'origine de la partie opaque des ornements serait une autre couche, extérieure par rapport à la précédente, la périspore. Ces vues, que J. Perreau-Bertrand a illustrées par un schéma très explicite, sont en contradiction avec un passage des conclusions du mémoire de cet auteur, selon lequel "la périspore non pigmentée s'oppose à l'exospore pigmentée"; elles sont par ailleurs en désaccord avec les clichés de H. A. P. Burge, M. Besson, H. Clémençon, et même

avec certaines des photographies J. Perreau-Bertrand, qui montrent que, très souvent, les parties transparentes des ornements sont entourées de toutes parts, même en dessous, par de la matière opaque.

Une lecture superficielle du travail de H. Clémençon pourrait laisser croire que, comme J. Perreau-Bertrand, il faisait dériver la matière transparente et la matière opaque d'un ornement de deux couches distinctes; il désigne en effet ces deux matières, respectivement par les termes tectum et interstratum. Ce serait certainement mal interprèter sa pensée puisque d'une part il précise que l'interstratum n'est pas à proprement parler une couche de la paroi sporique et que d'autre part, ayant suivi les premiers stades du développement de la paroi (fig. 11 à 13), il écrit que la synthèse de l'interstratum et du tectum primaire est soumise à des variations locales, de sorte que des morceaux de substance tectale primaire arrivent à se trouver sur et dans l'interstratum. La totalité des ornements des Russulacées et de la couche qui les porte dérive donc d'une seule et même véritable couche de la paroi, pour nous l'eumyxosporium.

En dehors des Russulacées on connait bien des espèces dont les ornements se présentent, au moins à un âge convenable de la spore, comme des épaississements localisés d'une mince couche continue tout autour de la spore, l'exospore au sens de I. Perreau-Bertrand.

Pour cet auteur l'exospore est une couche distincte de la périspore qui la surmonte, bien que les ornements exosporiques croissent à l'intérieur de cette dernière. Pour M. Besson-Antoine et l'auteur de ces lignes l'exospore n'existe pas, du moins en tant que couche distincte de la périspore; l'exospore et les ornements dérivent tous deux d'une même couche myxosporiale et, en dehors d'eux, il n'y a rien autre que le sporothécium qui les tapisse éventuellement. Pour justifier notre interprétation nous allons examiner le cas de quelques Hyménomycètes à spores incolores sous le microscope, amyloïdes, (Melanoleuca, Leucopaxillus, Dentipellis, Gloeocystidiellum) ou non (Lepista).

L'ornementation de Lepista panaeola (Fr.) Karst. rappelle celle des Russulacées en ce sens qu'à maturité de la spore, la masse fondamentale de chaque verrue est électroniquement hétérogène, comprenant une partie profonde que coiffe une couche plus opaque, la limite entre les deux étant brutale. Ceci a été reconnu, de façon indépendante, par M. Besson (1970b: Pl. 1 fig. 1) et par H. Clémençon. Le premier de ces auteurs a montré qu'une telle hétérogénéité n'apparait que secondairement; les verrues de la spore jeune sont électroniquement homogènes (M. Besson, 1970b: Pl. 1 fig. 2 ou, ici même, Pl. 20 fig. 4).

M. Besson et H. Clémençon ont reconnu que la couche la plus opaque de la spore mûre se poursuit entre les ornements, qu'elle réunit les uns aux autres par leurs bases. H. Clémençon a été tenté de l'assimiler à l'interstratum des Russulacées, mais il faut remarquer que chez le *Lepista* elle n'est pas amyloïde et que, contrairement à l'interstratum des Russulacées, cette couche ne passe pas sous la couche plus transparente.

Sur la fig. 1, Pl. 1 de M. Besson, on distingue, sous la couche aux ornements, un

médiostratum qui tranche sur elle aussi nettement que chez les Russulacées; par sa transparence remarquable il contraste, non seulement avec la partie la plus opaque de la verrue, mais aussi avec la masse profonde de celle-ci, dont la transparence est beaucoup moins grande.

Si les verrues sont unies les unes les autres par leur couche la plus opaque, le noyau moins opaque de chaque verrue est indépendant de celui de chaque verrue voisine, comme chez les Russulacées.

Dans les clichés de Clémençon (Fig. 3 et 4) le noyau de chaque verrue est beaucoup plus transparent que dans celui de Besson; de ce fait il tranche mieux sur la couche opaque qui le coiffe, mais il se confond avec le médiostratum (tectum de Clémençon), ce qui explique que Clémençon ait considéré que le noyau de chaque verrue de *Lepista panaeola* n'est qu'un épaississement du tectum, ce qu'il est difficile d'admettre lorsqu'on jette un coup d'oeil, même rapide, au cliché de Besson.

Clémençon admet que, chez les Leucopaxillus également, la masse fondamentale de chaque verrue n'est qu'un épaississement du tectum; M. Besson a montré (1970a) que si l'on a parfois cette impression sur la spore mûre (Pl. 4 fig. 1), les coupes de spores jeunes (Pl. 4 fig. 2) prouvent qu'il n'en est rien. Les coupes de jeunes spores de Leucopaxillus amarus (A. & S. ex Fr.) Kühner montrent clairement un fin médiostratum transparent, à l'extérieur duquel se trouve une couche grise continue, mince par endroits, épaisse au niveau des verrues.

C'est une structure du même type que M. Besson a retrouvée chez Gloeocystidiellum furfuraceum (Bres.) Donk (1970a: Pl. 4 fig. 3 ou, ici même, Pl. 22 fig. 2), G. porosum (Berk. et Curt.) Donk (ici même Pl. 20 fig. 6) et chez un Dentipellis indéterminé (1970a: Pl. 4 fig. 5), trois espèces à spores amyloïdes comme celles des Leucopaxillus.

Clémençon pense que, chez les espèces à verrues sporiques amyloïdes que sont les *Melanoleuca*, les verrues sont des fragments de tectum séparés les uns des autres (Fig. 5). Les photographies de M. Besson (1970a: Pl. 3 fig. 7 et 8) conduisent à penser que le cas des *Melanoleuca* n'est pas fondamentalement différent de celui des genres examinés plus haut. H. Clémençon a d'ailleurs précisé que, chez les *Melanoleuca*, un sporothécium continu tapisse extérieurement les ornements et, entre eux, la couche sur laquelle ils reposent.

Alors que dans les types précédents la masse fondamentale du myxosporium (ou eumyxosporium) est entièrement utilisée à l'édification des ornements et de la couche, de même nature, qui les réunit par leurs bases, dans d'autres espèces une partie seulement de cette masse sert à construire les ornements; on peut en effet voir entre eux, au moins au début, une épaisseur importante, parfois aussi grande que leur hauteur, de substance myxosporiale résiduelle.

Bien souvent les ornements se présentent dans ce cas comme des piliers. S'il arrive qu'ils soient réunis par leurs bases, il n'est pas rare qu'ils le soient alors également par leurs sommets, par une couche continue tapissant le sporothécium, comme on peut le voir sur des clichés de M. Besson, par exemple chez Coprinus verrucispermus Joss. (M. Besson, 1972: Pl. 1 fig. 6 ou, ici même, Pl. 20 fig. 3), chez Fayodia bis-

phaerigera (M. Besson: 1969a ou, ici même, Pl. 21 fig. 3) ou, encore mieux, chez Hebeloma calyptrosporum Bruchet (M. Besson & G. Bruchet, Pl. 1 fig. 4).

Chez Tubulicium clematidis (B. & G.) Oberw., les piliers semblent plus indépendants les uns des autres; leur indépendance vis à vis d'une couche sous-jacente est apparue avec une évidence particulière sur certaines coupes ultrafines de spores où le myxosporium avait été arraché accidentellement de l'eusporium, entrainant les ornements formés en son sein (M. Besson, 1969c: Pl. 2 fig. 2).

Chez certaines espèces il arrive qu'à maturité ne subsistent du myxosporium que les ornements formés en son sein, le reste ayant difflué; celà arrive chez le *Tubulicium* cité. Dans de tels cas une troncature des ornements à leur extrémité devenue libre trahit leur naissance au sein d'une couche myxosporiale d'épaisseur égale.

Une indépendance des ornements les uns par rapport aux autres se retrouve dans le genre Laccaria, où elle a été tout d'abord signalée par H. A. P. Burge. M. Besson (1971) a confirmé le fait, précisant en outre que la matière des ornements présente une infrastructure longitudinalement fibrillaire. Elle a en outre montré que, malgré leur forme conique-pointue, qui en fait de véritables épines, les ornements des Laccaria naissent au sein d'un myxosporium dont une partie seulement est utilisée à leur édification (Pl. 2 fig. 1); ce qui reste du myxosporium disparait ici très rapidement sans laisser de traces.

La hauteur des ornements d'origine myxosporiale dépend naturellement de l'épaisseur du myxosporium. Dans bien des spores dont le sommet est largement arrondi, les ornements du dôme apical ont même hauteur que ceux de la région équatoriale; ils sont même parfois plus élevés que ceux-ci. Par contre, on a depuis longtemps remarqué que lorsque le sommet de la spore est atténué ou étiré en papille, la hauteur des ornements diminue souvent (progressivement) à l'approche de la papille, qui peut parfois paraître lisse en microscopie photonique; c'est que l'épaisseur du myxosporium diminue dans la région apicale de ces espèces (par ex: M. Besson-Antoine & R. Kühner, 1972b: Pl. 3 fig. 1).

C-Myxosporium et médiostratum chez les espèces à spores lisses

De ce qui vient d'être dit du rapport entre la hauteur des ornements et l'épaisseur du myxosporium, il ne faudrait pas conclure que chez les espèces dont la spore est dépourvue d'ornements le myxosporium est forcément mince. Son épaisseur peut même être suffisamment grande pour qu'il puisse être facilement mis en évidence, en photonique; c'est le cas par exemple chez des *Panaeolus*; s'il est difficile de voir le myxosporium sur des spores isolées dans l'eau pure, parce qu'il est incolore et dépourvu de pellicule limitante visible, on peut déjà se douter de son existence en constatant que dans une suspension assez dense de spores fraîches dans l'eau, les parties noires de la paroi sporique ne se touchent jamais; si l'eau renferme, avec les spores, de très fines particules en suspension, par exemple celles d'un fin précipité de colorant neutre, on voit celles-ci marquer la limite extérieure du myxosporium.

Sur un cliché d'électronique de M. Besson & R. Kühner (1972a: Pl. 1 fig. 1)

relatif à Panaeolus campanulatus (Bull. ex Fr.) Quél., on voit que, même à l'état déshydraté, le myxosporium a encore une épaisseur importante, puisqu'elle se situe entre 0,3 et $0,4\mu$. Le même cliché montre que l'épaisseur du myxosporium diminue, progressivement mais rapidement, à l'approche du pore et qu'au dessus de celui-ci elle est très faible, de l'ordre de $0,02\mu$.

De telles différences d'épaisseur du myxosporium d'une région à l'autre d'une même spore ne sont sans doute pas fréquentes chez les espèces à spores lisses, même chez les espèces à pore germinatif. Le myxosporium de *Coprinus cineratus* est aussi épais au-dessus du pore qu'ailleurs (M. Besson & R. Kühner 1972; Pl. 1 fig. 1). Celui des Lépiotes porées, des *Procerae* par exemple, apparaît partout mince en électronique; tout au plus est il un peu moins mince au-dessus du pore (M. Besson-Antoine, 1972: Pl. 16 fig. 1).

Comme le montrent les photographies d'électronique de M. Besson & R. Kühner (1972a) le myxosporium de *Panaeolus* ne montre, à l'extérieur du fin médiostratum, aucune différenciation sur la spore immature (Pl. I fig. 1), alors que plus tard une mince couche de substance opaque se dépose à sa base, contre le médiostratum (Pl. 2 fig. 3), couche que nous avons rapportée à l'épitunica de H. Clémençon; son appartenance au myxosporium est bien visible sur cette dernière figure où l'on voit confluer les épitunicas appartenant à deux spores proches.

Dans de nombreux Hyménomycètes à spores lisses on ne trouve, à l'extérieur de la tunica opaque ou, si celle-ci n'est pas distincte, de la coriotunica, que deux minces seuillets dont l'ensemble correspond à notre myxosporium: l'interne transparent, l'externe, superficiel, opaque; ces deux seuillets, que L. M. Meléndez-Howell appelle respectivement périspore et ectospore, se voient bien par exemple sur des clichés de cet auteur (Pl. 37 fig. 2 et 4) relatifs à de grandes Lépiotes; leur ensemble repose ici sur une tunica opaque (que Meléndez-Howell appelle exospore) particulièrement reconnaissable au-dessus du bouchon qui obture le pore germinatif de ces espèces. Les seuillets reconnus par Meléndez-Howell au-dessus du bouchon porique sont encore plus frappants, car plus contrastés, sur un cliché inédit de M. Besson-Antoine (1972: Pl. 16 fig. 1, ou, ici même, Pl. 20 fig. 1) relatif à Lepiota procera.

Un myxosporium constitué seulement de deux minces feuillets, l'interne transparent, l'externe opaque, a été reconnu chez bien d'autres Agaricales que les Lépiotes, notamment chez de nombreuses espèces sans pore. H. Clémençon a figuré un tel myxosporium, aussi bien chez des chromosporées, comme par exemple Flammula carbonaria (Fr. ex Fr.) Kummer (fig. 2) que chez des leucosporées des genres Mycena (fig. 6) ou Collybia (fig. 7). M. Besson-Antoine (1972) a mis en évidence, avec beaucoup de netteté, les deux minces feuillets myxosporiaux chez deux espèces à spores blanches d'affinités fort différentes: Aspropaxillus giganteus (Sow. ex Fr.) Kühner & Maire (Pl. 6 fig. 6 ou, ici même, Pl. 20 fig. 5), proche des Clitocybe et Amanita vaginata (Bull. ex Fr.) Vitt. (Pl. 6 fig. 1 ou, ici même, Pl. 20 fig. 2); chez cette dernière espèce une tunica sombre, limitant l'eusporium du côté externe, souligne nettement la mince couche transparente qui revêt celui-ci.

L'ensemble de ces deux minces feuillets: un opaque à la surface, un transparant

le doublant vers l'intérieur et accolé d'autre part à l'eusporium, constitue donc une structure extrêmement répandue chez les Hyménomycètes à spores lisses et sur l'interprétation de laquelle il importerait de se mettre d'accord.

Le feuillet externe, de par sa situation et son opacité, ne semble pas avoir posé jusqu'ici de difficulté majeure; L. M. Meléndez-Howell le nomme ectospore et H. Clémençon sporothécium, mais on sait que ces deux termes peuvent être synonymes.

Le feuillet sous-jacent ressemble par sa transparence aux deux feuillets connus, chez les espèces à spores ornées, sous les étiquettes respectives: endosporothécium et médiostratum. H. Clémençon pense que le feuillet transparent des espèces à spores lisses ne peut être un endosporothécium; c'est pourquoi il a proposé pour le désigner une dénomination nouvelle: tectum.

Les raisons invoquées par cet auteur pour éliminer l'interprétation endosporothécium sont fort loin de nous convaincre. Elles sont basées sur l'hypothèse selon laquelle lorsqu'un sporothécium est différencié en deux feuillets (ectosporothécium opaque et endosporothécium transparent), ces deux feuillets correspondent aux deux feuillets qui constitueraient la totalité de la paroi de la baside, donc que tout feuillet plus interne de la spore lui appartient en propre, c'est à dire ne se poursuit pas de la spore dans le stérigmate. Selon Clémençon le feuillet qu'il appelle tectum diffère du feuillet interne de la paroi de baside par son épaisseur et sa tonalité en électronique; cet auteur en tire la conclusion qu'il ne peut s'agit d'un feuillet commun à la spore et à la baside, c'est à dire d'un endosporothécium. Un tel raisonnement nous parait absolument sans valeur parce qu'on peut fort bien imaginer qu'un feuillet commun à la spore et à la baside subisse dans la spore des différenciations qui n'ont pas lieu dans la baside. Si l'épaisse couche opaque qui limite à l'extérieur le myxosporium de Coprinus cineratus appartient au sporothécium, ce qu'il parait difficile de nier, il faut bien reconnaitre qu'on ne trouve rien qui lui ressemble, par l'épaisseur et l'opacité, dans la paroi de la baside; un cliché de M. Besson-Antoine & R. Kühner (1972b: Pl. 1 fig. 3) montre que les différenciations qui rendent si frappant le sporothécium de cette espèce cessent brutalement dès la région apiculaire et ne se poursuivent donc pas sur la baside. De même si la pellicule tendue au-dessus des ornements de la spore de Fayodia bisphaerigera est un sporothécium, ce qu'il est d'autant plus difficile de nier qu'elle montre en électronique une différenciation en feuillet externe opaque et feuillet interne transparent (M. Besson, 1969a), il faut reconnaitre qu'elle diffère de la paroi de la baside parce qu'elle est amyloïde contrairement à celle-ci (R. Kühner, 1930). Ces deux exemples montrent que ce n'est pas en comparant les caractères d'un feuillet de la spore avec ceux des feuillets de la paroi basidiale qu'on peut espérer décider qu'un feuillet observé dans la spore est ou non le prolongement d'un feuillet de la baside; le seul moyen de trancher la question est de voir, en électronique, s'il y a ou non continuité du feuillet de la spore au feuillet de la baside au travers de la paroi du stérigmate, ce qui apparemment n'a été réalisé jusqu'ici que de façon très exceptionnelle.

A l'occasion de l'étude de la région apiculaire de la spore, nous reviendrons sur ce problème et nous verrons que plusieurs travaux récents ne sont pas en accord avec l'hypothèse sur laquelle est basée l'interprétation de Clémençon. Remarquons cependant que d'autres arguments pourraient être invoqués à l'appui de la manière de voir de cet auteur, selon laquelle le feuillet transparent qui, chez les espèces à spores lisses, se trouve immédiatement à l'extérieur de la tunica, ne peut être un endosporothécium.

Les deux Corticiacées: Gloeocystidiellum furfuraceum et Scytinostroma hemidichophyticum Pouz. ont des spores apparemment très comparables, tant en photonique (elles sont amyloïdes dans les deux espèces) qu'en électronique comme le montrent les clichés de M. Besson-Antoine (1972); la seule différence apparente sur ces clichés réside dans le fait que la première espèce a les spores verruqueuses (Pl. 12 fig. 5 ou, ici même, Pl. 22 fig. 2) alors que la seconde a les spores lisses (Pl. 12 fig. 6 ou, ici même, Pl. 22 fig. 1). Les verrues du Gloeocystidiellum se présentent comme des épaississements d'une mince couche continue reposant sur un médiostratum particulièrement tranché; il n'y a pas de sporothécium visible. Il est difficile d'échapper à l'idée que le feuillet myxosporial transparent du Scytinostroma correspond au médiostratum du Gloeocystidiellum. Mais cette comparaison pose un autre problème: le feuillet myxosporial superficiel opaque de l'espèce à spore lisse, qui aurait certainement été considéré comme ectospore par L. M. Meléndez-Howell, ou comme sporothécium par H. Clémencon, ne correspond-il pas plutôt à tout ce qui reste du myxosporium après différenciation du médiostratum, c'est à dire à l'ensemble de la couche aux verrues du Gloeocystidiellum?

Ce que l'on sait de la spore de Panaeolus campanulatus (M. Besson & R. Kühner, 1972a) plaide encore en faveur de la manière de voir de Clémençon. Nous avons admis que la mince couche transparente qui, chez cette espèce, tapisse l'extérieur de la tunica, est un médiostratum et non un endosporothécium, d'abord parce que la couche d'un gris uniforme qui la recouvre au début (Pl. 1 fig. 1) a une épaisseur beaucoup trop grande pour être considérée comme un exosporothécium, ensuite parce que s'individualise plus tard, au plancher de cette couche grise, une épitunica bien plus sombre (Pl. 2 fig. 3). L'épaisse couche grise est un Eumyxosporium typique. Or, à l'approche du pore, elle s'amincit rapidement et, au-dessus du pore, son épaisseur n'est guère supérieure à celle du médiostratum. A ce niveau l'aspect est proche de celui rencontré chez Lepiota procera. Si la couche grise qui recouvre le médiostratum transparent de ce Panaeolus n'était pas plus épaisse sur le reste de la spore qu'elle ne l'est au-dessus du pore, le mince feuillet transparent que nous appelons médiostratum nous aurait posé les mêmes problèmes pour son interprètation que le mince feuillet transparent de Lepiota procera par exemple.

Mais si ce dernier est bien un médiostratum, c'est à dire si la comparaison entre le Panaeole et la Lépiote est valable, le feuillet sombre qui revêt ce feuillet transparent chez la Lépiote et les espèces à spores lisses d'autres genres citées plus haut, doit il être toujours considéré comme un sporothécium? N'est-ce pas plutôt tout ce qui reste du myxosporium après différenciation du médiostratum? Comme on le voit l'interprétation du feuillet myxosporial externe mince et opaque de nombre d'espèces

à spores lisses qui semblait à première vue ne poser aucun problème est en réalité fort délicate.

Quant au problème que nous nous sommes posés au sujet de l'identité du feuillet interne transparent des espèces à spores lisses, on peut se demander s'il ne s'agit pas d'un faux problème. Il est en effet bien possible que la distinction entre endosporothécium et médiostratum chez plusieurs espèces à spores ornées ne soit due qu'au développement de la couche aux ornements plus ou moins opaque au sein d'un myxosporium transparent: c'est ce que suggère le cas de Coprinus cineratus; dans cette espèce à spores lisses se différencie en effet, entre l'ectospore et la tunica opaques, une mince couche grise, plus ou moins confusément limitée, qui scinde le myxosporium transparent en deux parties, l'une externe, l'autre interne (M. Besson & R. Kühner, 1972b: Pl. 1 fig. 1). Nous assimilons cette couche grise à la couche opaque qui se dépose à la base du myxosporium de Panaeolus campanulatus, y formant une épitunica qui n'est séparée de la tunica que par un médiostratum ténu.

Chez les Coprinus à spores ornées, comme C. verrucispermus, la substance épitunicale opaque s'accumule dans toute l'épaisseur du myxosporium et y forme les ornements, ou ne ménage que deux feuillets transparents ténus, l'un sous l'ectospore, l'autre au-dessus de la tunica.

D—Les différenciations sommitales de l'eusporium et celles qui les accompagnent éventuellement

1. Le pore germinatif

L'électronique montre de façon indiscutable que ce qu'on appelle pore germinatif n'est pas une cavité; à l'emplacement du soi disant pore se trouve ce que nous appelons la médulla (M. Besson & R. Kühner, 1972a), qui est une colonne d'une substance plus ou moins différente par son aspect de celle qui constitue l'eusporium environnant et qui "traverse" ce dernier, au moins sur une partie de son épaisseur. Bien que le mode de développement de la médulla n'ait été élucidé que dans de très rares cas, on sait déjà qu'il peut varier beaucoup d'une espèce à une autre. Chez les Panaeolus (M. Besson & R. Kühner, 1972a) l'eusporium reste mince au sommet de la spore, alors que partout ailleurs il s'épaissit fortement en direction centripète; ainsi nait une excavation, d'abord occupée par du protoplasme (Pl. 1 fig. 1) et que viendra remplir la matière constituant la médulla (Pl. 1 fig. 3); cette dernière a une origine comparable à celle que nous décrirons plus loin pour le bouchon apiculaire, en ce sens qu'elle est formée de matériel comblant une excavation.

Il n'y a jamais d'excavation interne au sommet de la spore de Coprinus cineratus parce que, lorsque l'eusporium s'épaissit, il le fait autant au sommet qu'ailleurs; la colonne médullaire correspond ici à une différenciation de l'eusporium dans la région du dôme apical; elle s'allonge vers l'intérieur de la spore au fur et à mesure que les autres parties de l'eusporium s'épaississent (R. Hugueney); au niveau de la

médulla, l'épaississement de l'eusporium peut même être un peu en avance sur ce qu'il est ailleurs.

Chez les espèces à pore germinatif il y a très souvent un endosporium ou corium distinct. Il arrive, par exemple chez des Lépiotes de la section Annulosae, que la différenciation d'une colonne médullaire se poursuive jusque dans ce feuillet, par exemple chez Lepiota brebissonii Godey apud Gillet (M. Besson-Antoine, 1972: Pl. 16 fig. 3 ou, ici même, Pl. 23 fig. 1; R. Kühner, 1972). Mais il semble que, dans la plupart des espèces à pore germinatif, la matière de l'endosporium ne présente aucune hétérogénéité dans la région sommitale, contrairement à la matière du sclérosporium; alors, comme ce dernier, la médulla porique finit par être séparée du protoplasme par l'endosporium.

La colonne médullaire peut être à peu près cylindrique, mais dans nombre d'espèces, elle s'épaissit ou, si l'on préfère s'élargit, dans sa partie externe. Cet épaississement peut être léger, comme par exemple chez Coprinus cineratus (M. Besson & R. Kühner, 1972b: Pl. 1 fig. 1), mais il peut être beaucoup plus accusé dans certaines espèces où la médulla prend la forme de la chair d'un champignon, avec un chapeau plus ou moins large, très large par exemple chez Coprinus silvaticus (Ibid, Pl. 1 fig. 2), porté par un pied tantôt court comme chez cette espèce, tantôt plus allongé, chez Lepiota brebissonii et L. naucina (Fr.) Kummer par exemple. C'est à Meléndez-Howell que revient le mérite d'avoir mis en évidence, pour la première fois, la diversité des formes que peut affecter la médulla.

L'allure de la matière de la médulla en électronique semble varier passablement d'une espèce à l'autre. Meléndez-Howell a montré (Pl. 37 fig. 2 et 3) que, chez les Lépiotes de la section *Procerae*, la médulla qui obture le pore et qu'elle appelle bouchon porique est fortement hétérogène en électronique, étant constituée par un mélange de parties transparentes et de parties franchement opaques; ce bouchon porique tranche alors avec l'endosporium sur lequel repose sa base, l'endosporium étant homogène, ne comprenant que du matériel transparent aux électrons. Toutes ces particularités se voient particulièrement bien sur un cliché de M. Besson-Antoine (1972: Pl. 16 fig. 1 ou, ici même, Pl. 20 fig. 1) relatif à Lepiota procera.

Selon D. A. Griffiths comme selon M. Besson & R. Kühner (1972a: Pl. 1 fig. 2 et 3) la médulla des *Panaeolus* est également hétérogène, se montrant spongieuse ou maculée de flocons opaques sur fond transparent, alors que l'endosporium est entièrement transparent. Mais parmi les espèces qui édifient un endosporium, on en connait pas mal chez lesquelles la substance médullaire se présente, en électronique, avec un aspect au moins très voisin de celui de l'endosporium (par ex. M. Besson-Antoine & R. Kühner, 1972b: Pl. 1 fig. 2); la médulla se présente alors comme un *prolongement endosporique* au travers du sclérosporium, et Meléndez-Howell l'a considérée comme telle chez une foule de champignons.

Cet auteur pense donc que le pore est obturé, chez certaines espèces, par un bouchon porique, chez d'autres par un prolongement endosporique; elle a même signalé de rares cas où la partie proximale du pore serait obturée par un prolongement endosporique alors que la partie distale le serait par un bouchon porique.

C'est parce que Meléndez-Howell a utilisé l'expression bouchon porique dans un sens qu'elle croyait très spécial que nous avons renoncé à utiliser cette dénomination simple et évocatrice pour désigner ce que nous avons appelé médulla. Précisons que nous ne croyons pas cependant à l'opposition bouchon porique/prolongement endosporique, essentiellement pour la raison que dans trop de cas où l'électronique nous présente la médulla comme un prolongement endosporique, le photonique nous a permis de voir qu'il n'en est rien.

Chez plusieurs des espèces où la forme de la médulla évoque celle de la chair d'un champignon à chapeau, la substance du chapeau est différente de celle du stipe, pouvant être par exemple bien plus transparente aux électrons, comme le montrent notamment des clichés de M. Besson & R. Kühner (1972b) relatifs à Lacrymaria pyrotricha (Holmsk. ex Fr.) Konr. & Maubl. (Pl. 2 fig. 1) et à Coprinus picaceus (Bull. ex Fr.) S. F. Gray (Pl. 2 fig. 3).

Chez la dernière espèce cette différenciation semble en rapport étroit avec la différenciation de deux couches dans le sclérosporium environnant. Lorsque, comme dans les deux exemples cités, on passe assez brutalement de la substance du chapeau à celle du stipe, il peut être commode de parler respectivement de piléomédulla et de caulomédulla.

La différenciation piléomédulla/caulomédulla s'impose encore davantage chez certains Coprins, Coprinus verrucispermus par exemple, où un feuillet très opaque, la néotunica, sépare la piléomédulla, qui a la forme d'une épaisse lentille biconvexe, de la caulomédulla (M. Besson & R. Kühner, 1972b: Pl. 3 fig. 1).

Meléndez-Howell a montré que le feuillet opaque qu'elle nomme exospore et que nous appelons tunica se poursuit sans modification au-dessus de la médulla; nous l'avons maintes fois vérifié. Il arrive que la substance médullaire subisse à son extrémité externe, juste sous la tunica, et sur une très faible longueur, des différenciations particulières. Par exemple, chez Coprinus cineratus, M. Besson & R. Kühner (1972b: Pl. 1 fig. 1) ont figuré un feuillet assez clair puis, un peu plus profondément un feuillet opaque; un ensemble analogue a été figuré par Meléndez-Howell chez Lacrymaria velutina.

Nous avons dit plus haut que l'ensemble situé à l'extérieur de la tunica opaque et que nous considérons ici comme myxosporium au sens large, est, chez une foule d'Agaricales à spores lisses, réduit à deux minces feuillets: l'intérieur transparent (Périspore de Meléndez-Howell. Tectum de Clémençon), le superficiel opaque (Ectospore de Meléndez-Howell. Sporothécium de Clémençon). Meléndez-Howell a montré que ces deux feuillets se retrouvent au-dessus du pore germinatif. Chez plusieurs Lépiotes à pore germinatif, cet auteur a décrit une lentille "formée par la périspore et l'ectospore", dont l'ensemble serait un peu plus épais au-dessus du pore que sur le reste de la spore. L'épaississement du feuillet transparent semble surtout notable chez les Annulosae. Dans l'étude des pores germinatifs, comme dans celles des autres parties de la spore, l'apport de la microscopie photonique est loin d'être négligeable. La médulla porique est remarquablement mise en évidence chez diverses Lépiotes par le Giemsa qui la colore en rouge-pourpre (R. Kühner, 1972).

Cette particularité tinctoriale est peut-être largement répandue puisque R. Hugueney (inédit) l'a retrouvée sur les spores immatures de plusieurs Coprins.

Chez les Lépiotes de la section *Procerae* la différence d'infrastructure mise en évidence par Meléndez-Howell entre le bouchon porique et l'endosporium est à mettre en parallèle avec la différence de colorabilité au bleu de crésyl, l'endosporium seul se colorant en rouge-pourpre (R. Kühner, 1934b).

Chez les Lépiotes de la section Annulosae la ressemblance infrastructurale entre l'endosporium et la médulla, qui a conduit Meléndez-Howell à la conclusion que la médulla n'est ici qu'un prolongement endosporique, est à mettre en parallèle avec le fait que la médulla se colore en rouge-pourpre par le bleu de cresyl tout comme l'endosporium (R. Kühner, 1934b).

L'accord entre électronique et photonique est loin d'être toujours aussi parfait. Par exemple, en électronique la médulla porique de Coprinus sterquilinus (Fr.) Fr. se présente comme un prolongement endosporique (M. Besson Antoine & R. Kühner, 1972b: Pl. 1 fig. 2). Le photonique, sur spores décolorées par KOH à l'autoclave, montre que ce n'est qu'illusion; l'endosporium tranche brutalement sur la médulla qui le surmonte par sa réfringence beaucoup plus forte; il peut d'ailleurs en être séparé mécaniquement, à la fois facilement et nettement. Chez diverses Naucoriacées porées le traitement par KOH à l'autoclave révèle également des différences entre médulla et endosporium (M. Besson Antoine & R. Kühner, 1972a); dans certaines espèces la médulla est alors beaucoup moins réfringente que l'endosporium, comme chez Coprinus sterquilinus; dans d'autres elle est entièrement lysée à des concentrations pour lesquelles l'endosporium semble intact.

Sur du matériel traité par KOH à l'autoclave où la médulla porique a subsisté, on reconnait chez certaines espèces un mince disque beaucoup plus réfringent qu'elle et qui en recouvre l'extrémité externe nous l'avons nommé opercule (M. Besson & R. Kühner,1972a). R. Hugueney pense que l'opercule correspond à la couche différenciée que révèle l'électronique entre l'extrémité de la médulla et la tunica de certaines espèces, comme Coprinus cineratus, c'est à dire à l'ensemble de l'hypotunica et de l'intertunica de M. Besson & R.Kühner (1972b); l'opercule de ce Coprin doit sans doute être rattaché à la médulla puisque R. Hugueney a reconnu (inédit) que sur des spores immatures il se colore en rouge-poupre par le Giemsa, à peu près comme la médulla. L'opercule que le Giemsa met plus ou moins en évidence au-dessus du pore de Lepiota procera ne peut guère être qu'une différenciation du feuillet superficiel opaue du myxosporium. Il faudrait donc distinguer entre opercules profonds et opercules superficiels.

L'emploi du bleu de crésyl ou du Giemsa permet, dans certains cas, de préciser l'architecture de la mince couche séparant l'extrémité de la médulla de la surface de la spore. Nous avons obtenu des résultats particulièrement brillants avec les Lépiotes de la section *Annulosae* (R. Kühner, 1972), en observant les préparations colorées par ces teintures, soit dans l'ammoniaque, soit dans de l'eau acétifiée et légèrement iodée, ce dernier milieu d'observation faisant virer au noirâtre les colorations pourpres communiquées par le bleu de crésyl ou le Giemsa. Grâce à ces

techniques nous avons pu reconnaître qu'au delà de la médulla métachromatique, la paroi sporique de ces Lépiotes comprend deux minces feuillets: l'interne non colorable, le superficiel métachromatique comme la médulla. Nous avons été tentés de penser que la partie non colorable représente un très mince bouchon porique au sens de L. M. Meléndez-Howell, mais, si l'on en croit cet auteur, il n'y a pas de bouchon porique chez les Lépiotes de la section *Annulosae*. S'il en est bien ainsi les deux minces feuillets reconnus par nous en photonique au-dessus de la médulla de ces espèces correspondraient à la périspore et à l'ectospore de Meléndez-Howell ou ce qui revient au même au tectum et au sporothécium de Clémençon.

Aux différenciations dans l'épaisseur de la paroi sporique de la région sommitale de la spore correspondent souvent, dans la même région, des particularités dans la forme du contour de la spore, mais il est difficile de conclure de cette seule forme à la nature de la différenciation au sein de la paroi. Si une troncature dans la région apicale correspond toujours à l'existence d'un pore germinatif, elle n'existe pas dans une minorité d'espèces porées, où elle est au contraire remplacée par une saillie en forme de papille; il ne saurait en être autrement chez les espèces, telles les Lacrymaria ou Coprinus verrucispermus, dont la piléomédulla est très bombée du côté externe, car celle-ci refoule les minces feuillets qui peuvent se trouver au-dessus, le myxosporium en particulier.

2. Le cal

Tel qu'il a été redéfini par R. Singer, le cal correspond à une différenciation sommitale caractérisée par un amincissement de la paroi et qui n'est jamais accompagnée par une troncature du profil; souvent au contraire, le sommet de la spore est plus ou moins bombé ou étiré en papille dans la région du cal.

Il s'agit d'une différenciation sommitale très répandue chez les Galerina, où nous l'avons particulièrement étudiée. L'électronique nous a montré (M. Besson-Antoine & R. Kühner, 1972a: fig. 8) que l'amincissement porte avant tout sur le sclérosporium; l'endosporium, présent dans toutes les espèces à cal étudiées par nous, peut ne pas être aminci au sommet comme le montrent nos clichés d'électronique, mais, d'après des observations en photonique, il n'est pas exclu qu'il soit lui aussi aminci au sommet dans plusieurs espèces.

Remarquons que R. Heim a été le premier à proposer le mot cal pour désigner une différenciation de la paroi à l'apex de certaines spores et que la définition qu'il en a donnée s'écarte de celle ultérieurement proposée par Singer. Pour Heim le cal correspond à une réfringence différente dans la membrane "accompagnant probablement une hétérogénéité dans la nature de la substance constituante, peut être l'existence d'un bouchon apical". Notre cliché relatif à G. cedretorum R. Maire montre qu'au niveau du cal il y a un amincissement de la paroi, conformément à la définition de Singer, mais il montre aussi que la couche qui en est l'objet – et qui correspond à notre sclérosporium – présente, dans la région amincie, une hétérogénéité dans la nature de la substance constituante, comme le supposait Heim; cette hétérogénéité

se manifeste encore par une plus grande sensibilité de la partie amincie du sclérosporium aux traitements alcalins; chez la plupart des Galerina dont la spore présente un cal, un traitement par KOH à 120° élimine cette partie, de sorte que l'extrémité de la papille endosporique affleure à la surface. Dans de tels cas les définitions fort différentes données du cal par Heim puis par Singer se complètent utilement, chacun de ces auteurs ne mentionnant qu'une des différenciations possibles de la paroi dans la région du cal. Mais il est clair que, si l'on conserve le mot cal, ce ne peut être que pour une différenciation présentant les caractères indiqués par Singer; en effet, aujourd'hui qu'on sait que le pore germinatif n'est pas une cavité vide, on ne voit pas en quoi le cal, tel qu'il a été défini par Heim, diffère du pore germinatif.

Même entre le cal sensu Singer et le pore la limite n'est pas facile à tracer, même en utilisant l'électronique. On pourra peut être s'aider de la remarque suivante, due à M. Besson-Antoine (1972): alors qu'en électronique on a souvent l'impression que la médulla porique passe progressivement à l'endosporium, ce qui a conduit certains auteurs à considérer que la médulla est un prolongement endosporique, la limite entre l'endosporium et la couche située immédiatement en dehors semble toujours nette chez les espèces à cal, même au niveau de ce dernier. Nous pensons néanmoins que, comme l'ont écrit Smith & Singer à la suite de leurs observations, toutes faites en photonique, il y a tous les intermédiaires entre le pore germinatif et le cal.

3. La papille pleine

Chez quelques Cortinarius, Hebeloma et Alnicola dont la spore présente une papille apicale, celle-ci est occupée par un bouchon hémisphérique ou campanulé provenant d'un brusque épaississement du sclérosporium au sommet (voir par ex. M. Besson-Antoine & R. Kühner 1972a: fig. 9); si cet épaississement peut, dans une certaine mesure, être comparé à la médulla des champignons à pore papilleux, on ne saurait parler de pore germinatif pour ces espèces car la pigmentation des couches externes de la paroi, si elle s'atténue en passant à la papille, le fait de façon très progressive, alors que chez les chromosporées à pore germinatif, qu'il soit tronqué ou papilleux, la pigmentation diminue ou cesse de façon très brusque lorsqu'on arrive à la région du pore, qui se présente lorsqu'il est examiné par sa face externe, comme un disque clair par rapport au reste de la spore et brutalement délimité.

IV—LA PAROI SPORIQUE CHEZ LES AGARICALES À SPORES ROSES OU ROUGEÂTRES

1. Généralités

A première vue les deux grandes familles d'Agaricales à spores roses: Volvariacées et Rhodophyllacées, semblent ne pas avoir grand chose en commun. Les Volvariacées s'écartent des Rhodophyllacées par le stipe séparable du chapeau, les lames libres, les spores à contour régulièrement arrondi et lisse et la trame inversée de

leurs lames; cette structure de la trame des lames les éloigne d'ailleurs de toutes les autres familles d'Agaricales.

Aussi avons nous été fort surpris de constater que la spore des Rhodophyllacées est parfaitement comparable à celle des Volvariacées. Non seulement la paroi n'y offre aucune différenciation apicale frappante (pore ou cal par exemple), ce que l'on sait depuis longtemps, mais encore et surtout l'architecture de cette paroi est, à des détails près, la même dans ces deux familles et suffisamment originale pour qu'il ne soit pas facile d'en homologuer les divers feuillets à ceux des autres Agaricales.

En photonique, cette originalité se manifeste sur matériel traité par une lessive de KOH à 120° (30 minutes) et coloré ensuite par le rouge Congo ammoniacal. Pour une concentration convenable de la lessive potassique (souvent 2 à 3 %) la paroi se montre constituée par deux enveloppes brutalement distinctes, dont l'interne est seule congophile (M. Besson-Antoine & R. Kühner, 1972c et d).

Alors que l'enveloppe interne résiste à des lessives potassiques bien plus concentrées (entre 5 et 10 % par exemple), l'enveloppe externe non congophile est entièrement lysée par celles-ci (R. Kühner, 1948). Parmi les lessives de KOH qui laissent subsister l'enveloppe externe non congophile, les plus concentrées semblent décoller cette dernière de l'enveloppe interne congophile, et ceci parfois très largement; nous pensons que, au moins lorsque le décollement est léger, il ne s'agit pas d'un véritable décollement, mais d'une transformation de la couche interne de l'enveloppe non congophile, qui abaisse l'indice de réfraction de cette couche; cet abaissement est selon toute vraisemblance lié au gonflement alcalin qui, pour des concentrations plus fortes, conduirait à la lyse; la couche superficielle de l'enveloppe externe serait plus résistante aux traitements alcalins. Quoi qu'il en soit la séparation des deux enveloppes de la spore est causée par le gonflement de l'enveloppe externe, qui augmente considérablement de surface et d'épaisseur sous l'action de la potasse. Même lorsqu'il est très accusé ce gonflement alcalin est réversible; il disparait très vite en présence de solutions diluées d'acide acétique; on voit alors l'enveloppe externe se rapprocher de l'interne, puis se coller étroitement à elle et enfin diminuer d'épaisseur de façon telle que la paroi sporique parait simple. L'enveloppe externe des Rhodosporées se comporte en somme, vis à vis de la potasse et de l'acide acétique, comme le myxosporium de Coprinus narcoticus, lequel, selon M. Besson-Antoine & R. Kühner (1972b) se ratatine dans l'eau acétique après avoir subi un gonflement considérable par la potasse à l'autoclave.

Nous pensons que l'enveloppe externe des Rhodosporées est un myxosporium, non seulement pour cette raison, mais aussi parce qu'elle est facilement lysée par la potasse, et naturellement à cause de sa situation. Nous pensons que seule l'enveloppe interne congophile correspond à l'eusporium.

Apparemment une spore de Rhodophyllacée ne diffère d'une spore de Volvariacée que par la présence d'ornements portés par l'enveloppe congophile; ce sont ces ornements profonds, sur lesquels se moule l'enveloppe externe, qui, par leur forme et leur disposition, déterminent l'aspect de la surface de la spore, seul connu des systématiciens classiques: polyédrique chez les Rhodophyllus, à côtes méridiennes chez les Clitopilus, verruqueux chez les Rhodocybe.

2. Rhodosporées à spores ornées

Il s'agit des espèces appartenant à la famille des Rhodophyllacées, famille pour laquelle nous possédons actuellement le plus de documents.

Les photographies, en électronique, d'ultracoupes de spores, dont les premières sont dues, pour les Clitopilus, à J. Perreau-Bertrand (Pl. 5 fig. D) et pour les Rhodophyllus à H. Clémençon (fig. 8 à 10), ont confirmé ce que nous avait appris le photonique; en outre elles nous ont montré que l'enveloppe externe est très opaque aux électrons et généralement épaisse, alors que l'enveloppe interne est transparente et réduite à un mince feuillet.

Si nous n'avions disposé que de ces premières photographies en électronique pour interpréter l'architecture de la paroi des Rhodophyllacées, nous aurions sans doute considéré, avec J. Perreau-Bertrand et H. Clémençon, que le feuillet interne est l'endospore ou corium, tout en nous étonnant de voir un tel feuillet porter des ornements. Nous avons montré depuis (M. Besson-Antoine & R. Kühner, 1972d), d'abord en photonique, puis en électronique, que le feuillet qui porte les ornements, s'il est le plus interne de la paroi chez nombre d'espèces, ne l'est pas toujours. Chez plusieurs Rhodophyllus on trouve, sous la zone aux ornements profonds, un ou deux feuillets, parfois fort épais, qui, en électronique, présentent la structure hétérogène (Pl. 2 fig. 1) de ce que, dans d'autres familles, J. Perreau-Bertrand et H. Clémençon appellent respectivement épispore ou coriotunica, ces deux termes étant synonymes. Le feuillet qui porte les ornements profonds ne peut donc être un corium; nous avons proposé de l'appeler pseudocorium.

Il est fréquent que la matière des ornements profonds présente, en électronique, un aspect plus ou moins différent du pseudocorium. H. Clémençon, qui l'a souligné pour la première fois, en a conclu que les ornements appartiennent à une couche différente de son corium (c'est à dire de notre pseudocorium), couche qu'il nomme épicorium. Nous avons montré (M. Besson-Antoine & R. Kühner, 1972c et d) que ces différences d'aspect n'apparaissent que secondairement, et qu'à l'origine les ornements ne se présentent que comme des épaississements du pseudocorium; leur développement (1972c: Pl. 2) est fort curieux puisqu'avant de saillir essentiellement vers l'extérieur, ils saillent sur les deux faces du pseudocorium, se présentant alors comme des lentilles biconvexes et que, tout à fait au début, ils saillent essentiellement du côté interne, en direction du centre de la spore. Les ornements profonds des Rhodophyllacées se présentent donc comme des épaississements localisés du pseudocorium; Mme Perreau-Bertrand n'a pas interprété les ornements profonds des Clitopilus, mais il est bon de rappeler qu'elle a prétendu que, dans les familles autres que les Rhodophyllacées, les ornements (au moins dans leur partie fondamentale) se présentent comme des épaississements d'un feuillet continu, qu'elle appelle exospore. A la suite de nos observations, il ne parait plus possible de considérer l'épaisse enveloppe superficielle opaque, moulée sur la face externe des ornements profonds, comme correspondant à l'épispore, ce que J. Perreau-Bertrand a prétendu après nous, ou à la tunica des Agaricales d'autres familles comme semble le croire Clémençon. A la suite de ses premières recherches, M. Besson (1969b) a suggéré

qu'il pourrait s'agir d'une ectospore, simplement d'une épaisseur plutôt exceptionnelle. Il faut reconnaître que plusieurs photographies de la note citée plaidaient fortement en faveur d'une telle manière de voir, en particulier la fig. 1 Pl. 1, relative à Rhodocybe truncata (Schaeff. ex Fr.) Sing., où l'on voit les ornements profonds se former au sein d'une couche myxosporiale, comme dans les autres familles d'Agaricales.

Tout récemment M. Besson-Antoine & R. Kühner (1972d) ont cependant été amenés à une conception un peu différente, le premier de ces auteurs ayant réussi à mettre en évidence, chez quelques espèces, à la surface externe de l'épaisse couche sombre qui tapisse les ornements profonds, une fine pellicule particulièrement opaque, qui ne peut être que la véritable ectospore ou, si l'on préfère, le sporothécium (Pl. 2 fig. 1 et Pl. 3 fig. 4).

Les Rhodophyllacées différeraient donc des autres Agaricales à spores ornées par le fait que, chez elles, il y aurait une différenciation myxosporiale supplémentaire; au lieu d'être seulement à l'origine du sporothécium et de la couche au sein de laquelle se forment les ornements, le myxosporium différencierait une couche supplémentaire située entre la couche aux ornements et le sporothécium; cette couche très opaque vient doubler le sporothécium qu'elle renforce considérablement lorsqu'elle est très épaisse, comme c'est le cas habituel.

Par son opacité aux électrons et son épaisseur uniforme, elle fait penser à l'épitunica signalée plus haut chez les *Panaeolus* à spores lisses, mais au lieu de se différencier à la base du myxosporium comme dans ce dernier genre, elle se différencie dans sa partie supérieure, contre le sporothécium.

Apparemment cet ensemble myxosporial externe opaque devient de bonne heure rigide, car nous n'avons jamais trouvé, chez les *Rhodophyllus*, plusieurs spores englobées dans une enveloppe commune ou même simplement collées ensemble comme celà se produit (par accident) dans maintes espèces d'autres familles.

C'est sans doute la protection assurée par la partie externe du myxosporium des Rhodophyllacées qui a permis que, chez nombre d'entre elles, l'eusporium se réduise, au point de devenir parfois méconnaissable.

Il est sant doute raisonnable de ne considérer certaines des conclusions qui précèdent que comme des hypothèses de travail. Pour arriver à plus de certitude, il sera nécessaire, d'une part de suivre le développement de la paroi de leur spore depuis le moment ou celle-ci s'ébauche sur le stérigmate, et d'autre part d'étudier en parallèle la paroi sporique dans le groupe d'Agaricales apparemment le plus proche des Rhodophyllacées, la tribu des Lépistées, qui renferme, à côté d'espèces à sporée blanche, des espèces à sporée rose comme celle des Rhodophyllacées. L'une des photographies consacrées à Lepista panaeola par M. Besson (1970b: Pl. 1 fig. 1) montre clairement une différenciation de la matière des verrues de cette espèce, aboutissant à la formation d'un ornement profond coiffé par une couche épaisse, beaucoup plus opaque, qui correspond peut être à la couche opaque des Rhodophyllacées. Une comparaison avec la photographie de M. Besson relative à la Rhodophyllacée Rhodocybe fallax (Quél.) Sing. (1969b: Pl. 1 fig. 3) souligne bien l'intérêt d'une telle démarche.

3. Rhodosporées à spores lisses

a. Volvariacées.

A notre connaissance n'existe aucun document d'électronique concernant cette famille et ce sont seulement des recherches inédites en photonique sur les spores de *Pluteus cinereofuscus* J. E. Lange, *P. poliocnemis* Kühner, *Volvariella bombycina* (Schaeff. ex Fr.) Sing. et *V. speciosa* (Fr. ex Fr.) Sing., qui nous conduisent à l'idée que la seule différence importante entre la paroi des Volvariacées et celle des Rhodophyllacées est l'absence d'ornements sur l'enveloppe interne congophile.

Comme chez la plupart des Rhodophyllacées celle-ci parait réduite à un mince feuillet; cependant chez *P. cinereofuscus* nous avons trouvé de rares spores dont l'enveloppe congophile était un peu plus colorable que d'habitude et clairement constituée de trois minces lamelles très rapprochées, la moyenne moins réfringente que les deux qui l'enserrent, comme nous l'avions remarqué chez quelques Rhodophylles.

L'étude de matériel de Volvariella speciosa, traité par KOH à l'autoclave puis observé dans le rouge Congo ammoniacal, nous a fourni un argument que nous estimons décisif en faveur de l'idée selon laquelle l'enveloppe non congophile des rhodosporées est leur myxosporium: nous avons trouvé, incluses dans une épaisse masse de gelée commune non colorée, une fois deux, une fois quatre enveloppes congophiles, très écartées l'une de l'autre; l'acide acétique dilué, en contractant le mucilage de façon considérable, le rendait presque indiscernable et amenait au contact les diverses enveloppes congophiles.

Nous avons dit plus haut qu'il est vraisemblable que le myxosporium des Agaricales à spores roses est constitué de deux couches dont l'interne, plus sensible que l'externe aux lessives alcalines, y perd vite sa réfringence, faisant ressortir la couche externe qui apparait alors comme décollée de l'enveloppe congophile. Chez Volvariella bombycina, cette couche externe "décollée" montre elle même un feuillet interne plus réfringent que celui qui l'enveloppe. D'importantes différenciations peuvent donc survenir dans l'épaisseur du myxosporium des Agaricales rhodosporées.

b. Macrocystidia cucumis (Pers. ex Fr.) Heim.

R. Singer écrit que Macrocystidia est un genre assez isolé parmi tous les groupes d'Agarics. Il le range dans sa tribu des Marasmiées alors que Fries, suivi par nombre d'auteurs, plaçait Agaricus cucumis dans sa coupure Naucoria. C'est dans sa coupure Nolanea, qui fait aujourd'hui partie des Rhodophyllacées, qu'il rangeait par contre Agaricus pisciodorus Cesati qu'il croyait n'avoir jamais rencontré et que Quélet a synonymisé à cucumis. Nous pensons apporter aujourd'hui une solution définitive au problème de la position taxinomique du genre Macrocystidia. Observées dans le Congo ammoniacal après action de KOH à 2 ou 3 %, à l'autoclave, les spores de M. cucumis se présentent, en photonique, exactement comme des spores de Pluteus. Sur un cliché inédit d'électronique de M. Besson-Antoine (1972: pl. 13 fig. 5) la paroi sporique se montre formée de deux couches; l'interne très transparente, l'externe remarquablement opaque et épaisse (0,16\mu). Il est pour nous absolument évident que Macrocystidia cucumis est une Rhodophyllacée à pseudocorium lisse.

V—L'APICULE ET LES RAPPORTS ENTRE LA PAROI DE LA SPORE ET CELLE DE LA BASIDE

A-Généralités

L'apicule est la première partie de la spore à s'ébaucher; à son origine est l'apophyse de G. Malençon, ampoule plus ou moins globuleuse qui se forme à l'extrémité du stérigmate; le reste de la spore résulte du développement d'une gibbosité qui naît du côté de l'apophyse opposé à l'axe de la baside. Parce que l'apicule se développe peu par rapport à cette gibbosité, c'est paradoxalement lui qui, à maturité, se présente comme un appendice de la spore. La gibbosité apiculaire de la spore mûre comprend une paroi latérale qui n'est que la paroi de transition entre celle du reste de la spore et celle du stérigmate, et un dispositif obturateur, évidemment destiné à protéger le cytoplasme du milieu extérieur lorsque la spore se sera détachée du stérigmate.

Dans nombre d'espèces ce dispositif obturateur présente un bouchon très développé qui comble la gibbosité apiculaire sur toute sa longueur, comme le montre par exemple un cliché de M. Besson-Antoine (1972: Pl. 10 fig. 3 ou, ici même, Pl. 21 fig. 2) relatif à Hebeloma radicosum. Il est toujours facile de reconnaître l'existence d'un bouchon et de le distinguer de la paroi apiculaire, ceci même en microscopie photonique, au moins sur des spores ayant subi un traitement alcalin convenable. Bien des points de la structure fine de la région apiculaire ne peuvent cependant être abordés avec fruit qu'en électronique; il est étonnant que la structure de cette région ait si peu attiré l'attention des chercheurs; sans les résultats obtenus en électronique par M. Besson-Antoine, il nous aurait été impossible de rédiger les lignes qui suivent.

B—Les feuillets qui constituent la paroi apiculaire

Tous les feuillets de la paroi du corps de la spore peuvent contribuer à former la paroi apiculaire; en règle générale lorsqu'un feuillet est épais sur le corps de la spore, il s'amincit de la base vers le sommet de l'apicule; l'amincissement du sclérosporium est souvent particulièrement frappant, comme on peut le voir par exemple, chez une Russule ou un *Melanoleuca* (M. Besson, 1970a: Pl. 1 fig. 1 et Pl. 2 fig. 1); lorsque le myxosporium est épais, il s'amincit de même dans la paroi apiculaire (Pl. 1 fig. 1), parfois même déjà dans la région périapiculaire, comme on peut le voir par exemple chez *Laccaria amethystea* (Bull. ex Mérat) Murrill (M. Besson, 1971: Pl. 2 fig. 1), ce qui explique que les ornements formés au sein du myxosporium soient plus bas, plus petits dans la région périapiculaire des *Laccaria* (M. Locquin, 1945) et, d'une façon presque générale, qu'il n'y ait pas d'ornements sur l'apicule.

Pour interpréter correctement certains feuillets de la paroi apiculaire, il peut être nécessaire de les suivre dans la paroi du corps principal de la spore. Par exemple dans l'épaisseur de la paroi apiculaire de Russula maculata Quél. (M. Besson, 1970a: Pl. 1

fig. 1) et de Rhodotus palmatus (M. Besson-Antoine, 1972: Pl. 13 fig. 2 ou, ici même, Pl. 22 fig. 4), on remarque facilement un mince feuillet qui tranche sur ceux qui l'enserrent par sa grande transparence aux électrons; or si l'on suit ce feuillet dans le corps de la spore, on s'aperçoit qu'il passe sous les ornements dans la première espèce alors qu'il se moule étroitement sur leur face externe dans la seconde; autrement dit c'est un médiostratum chez la Russule, un endosporothécium chez le Rhodotus. On comprend que s'il s'était agi de spores entièrement dépourvues d'ornements l'interprétation de ce feuillet transparent ne se serait pas imposée de façon aussi évidente. Cette difficulté a déjà été evoquée plus haut à propos des champignons à spores lisses autres que les Volvariacées.

Lorsqu'il y a un endosporium il se comporte souvent, au niveau de l'apicule, comme le sclérosporium, c'est à dire qu'il contribue, en s'amincissant beaucoup, à former la paroi de la gibbosité qu'est l'apicule. Nous connaissons cependant des cas où le feuillet de l'eusporium qui se trouve au contact du protoplasme tapisse la face interne du bouchon apiculaire; lorsqu'un feuillet se comporte ainsi nous disons qu'il est d'origine secondaire, par opposition aux feuillets qui forment la paroi de la gibbosité apiculaire. Laccaria tortilis (M. Besson, 1971: Pl. 1 fig. 1) fournit un exemple de feuillet interne secondaire particulièrement spectaculaire, même en photonique car, sur le frais, ce feuillet secondaire est seul à se colorer en pourpre par le Giemsa.

C-L'OBTURATION DE L'APPENDICE APICULAIRE

Dans des Agaricales de genres variés le sclérosporium peut être suivi tout autour de l'extrémité de l'appendice apiculaire. A l'extrémité même il peut être beaucoup plus mince qu'ailleurs comme on le voit sur des clichés de M. Besson relatifs à un Melanoleuca (1970a: Pl. 3 fig. 1) ou à Laccaria tortilis (1971: Pl. 1 fig. 1); il peut au contraire y être plus épais comme l'a montré M. Besson-Antoine (1972), soit un peu plus épais, chez Amanita vaginata par exemple (Pl. 13 fig. 1 ou, ici même, Pl. 22 fig. 3), soit nettement plus, comme chez Rhodotus palmatus (Pl. 13, fig. 2 ou, ici même, Pl. 22 fig. 4).

On peut appeler obturateur primaire, ce prolongement de la paroi sclérosporiale de l'appendice apiculaire, autour de l'extrémité de celui-ci. Qu'il soit mince ou épais, cet obturateur est généralement concave du côté tourné vers le corps de la spore. Il semble que chez Amanita vaginata l'obturation de l'appendice apiculaire n'aille pas plus loin, que cet appendice reste donc creux (rempli de protoplasma) sur la plus grande partie de sa longueur.

Mais dans une foule d'Agaricales, après édification de l'obturateur primaire, la cavité de la gibbosité apiculaire se remplit par un matériel formant bouchon. Chez les Rhodophyllus on distingue facilement, en photonique, sur des spores ayant subi un traitement modéré par KOH à l'autoclave, le petit obturateur très réfringent du gros bouchon, qui l'est beaucoup moins.

En électronique la matière du bouchon apiculaire peut offrir le même aspect d'un bout à l'autre, mais il n'est pas rare qu'elle présente au contraire des différences d'aspect qui permettent d'y distinguer plus ou moins nettement deux ou trois tronçons; c'est le cas, par exemple, chez Hebeloma radicosum (ici même Pl. 21 fig. 2).

Très souvent, sur une partie au moins de sa longueur, le bouchon est formé d'un matériel transparent, moucheté de flocons opaques, sa structure rappelant plus ou moins celle du bouchon qui obture le pore des Lépiotes de la section *Procerae*. Les photographies relatives à *Russula maculata* (M. Besson, 1970a: Pl. 1 fig. 1) et à *Laccaria tortilis* (M. Besson, 1971: Pl. 1 fig. 1) illustrent cette structure. Dans les images citées, on voit le matériel opaque prendre de plus en plus d'importance à l'approche du corps de la spore.

Mais il arrive aussi que la dernière partie du bouchon qui se forme ait une structure feuilletée, à feuillets concaves en direction du centre de la spore. Des figures relatives à Melanoleuca grammopodia (Bull. ex Fr.) Pat. (M. Besson, 1970a, Pl. 3 fig. 1) et à Laccaria amethystea (M. Besson, 1971: Pl. 2 fig. 1) montrent un bouchon à deux tronçons, dont le plus proche de la spore présente seul une structure feuilletée. Dans la seconde de ces espèces, les feuillets de la partie interne du bouchon se raccordent latéralement à ceux qui constituent la partie profonde de la paroi du corps de la spore.

Déjà en microscopie photonique, il est possible de distinguer plusieurs tronçons dans le bouchon apiculaire de certaines espèces, grâce notamment à des différences de réfringence ou d'affinité vis-à-vis du bleu coton.

D—Les rapports entre les divers feuillets de la paroi sporique et ceux du corps de la baside

Il s'agit d'un problème délicat, qui ne peut guère être résolu qu'en électronique où il offre les difficultés techniques que l'on devine, ce qui explique le nombre très réduit d'espèces où il a été abordé à ce jour. Du point de vue théorique, c'est pourtant un problème très important aux yeux de plusieurs auteurs qui, admettant que l'ensemble des Basidiomycètes est dérivé d'ancêtres à asques, imaginent que la basidiospore est, comme l'ascospore, une spore interne; si la basidiospore se présente à première vue comme une spore externe, ce serait d'une part qu'elle ne se forme pas à l'intérieur du corps de la baside, mais dans l'extrémité d'un diverticule de celle-ci, diverticule dont la région inférieure est le stérigmate, et d'autre part que sa paroi s'édifie intimement soudée à la paroi du diverticule de la baside.

Admettant que la paroi de la baside comporte deux feuillets, Clémençon est conduit à penser que le sporothécium, qui, lui aussi peut comporter deux feuillets, représente le prolongement de la paroi de la baside autour de la spore. Une telle interprétation du sporothécium, certes séduisante par sa simplicité, rencontre cependant des difficultés d'ordres variés.

Tout d'abord, on connait des cas où un seul feuillet, le feuillet opaque, a pu être mis en évidence dans le sporothécium, et d'autres où même le feuillet opaque du sporothécium n'a pu être reconnu en toute certitude; on ne saurait évidemment l'affirmer sans avoir suivi le développement de la spore, s'il est vrai, comme le

prétend Clémençon, que dans plusieurs espèces le sporothécium peut s'évanouir à maturité.

Mais on peut aussi se demander si le feuillet opaque du sporothécium, l'ectospore de Heim, est un feuillet fondamental de la paroi sporique; il est possible qu'il ne représente qu'une différenciation survenue plus ou moins tardivement à la surface du myxosporium. Bien que celui-ci soit fort épais et gris clair sur la spore immature (excavation porique accusée mais encore occupée par le protoplasma) que M. Besson et R. Kühner figurent de Panaeolus campanulatus (1972a: Pl. 1 fig. 1), on ne voit aucune trace d'ectosporium à sa surface. Les images d'électronique que R. Hugueney a données du développement de la spore de Coprinus cineratus, espèce dont l'ectosporium opaque est anormalement épais à maturité, ne sont pas défavorables à cette manière de voir; en effet, sur les spores très jeunes la présence d'un ectosporium ne s'impose pas comme sur les spores mûres.

Est-il certain d'autre part, comme l'admet H. Clémençon, que les feuillets du sporothécium soient les seuls que la spore ait en commun avec la baside? Pour J. Perreau-Bertrand, se poursuivent de la spore à la baside: l'ectospore, c'est à dire la partie opaque du sporothécium, et en outre la couche sous-jacente transparente qu'elle appelle périspore. En somme pour ces deux auteurs ne se poursuivent de la spore à la baside que des feuillets appartenant à ce que nous appelons myxosporium.

Pourtant il ne parait guère douteux que, dans certaines espèces, la partie externe de l'eusporium, au moins la tunica, soit commune à la spore et au stérigmate; R. Hugueney l'a démontré récemment pour *Coprinus cineratus*, et Burge pensait déjà que, chez les Russulacées, son feuillet B de la paroi sporique, qui est la tunica à notre sens, peut être suivi de la spore à la baside.

E-LE PUNCTUM LACRYMANS

On sait que A. H. R. Buller a montré que la projection de la basidiospore est précédée par l'émission d'une goutte liquide par la face de l'apicule qui regarde l'axe de la baside.

Buller a reconnu que cette émission se fait par un point étroit, mais que plus tard la goutte peut s'appliquer sur la partie inférieure du corps de la spore, naturellement sur la face où elle a été émise à l'origine; il est possible qu'elle influe alors sur la différenciation des couches superficielles de la paroi dans cette région, notamment qu'elle soit à l'origine de la plage lisse que l'on y observe dans maintes espèces à spores ornées.

R. Hugueney a montré récemment, qu'au niveau du point qui est le siège de l'excrétion d'eau, point qu'il appelle "punctum lacrymans", la structure fine de la paroi apiculaire telle que la révèle l'électronique peut être modifiée par rapport à ce qu'elle est ailleurs. Chez Coprinus cineratus par exemple, il a noté en ce point une interruption de la différenciation de la tunica.

Des différenciations de la paroi apiculaire dans la région du punctum lacrymans peuvent également se rencontrer chez des Champignons dont la paroi sporique est mince et incolore. En réalisant une coloration nucléaire par la méthode de Giemsa sur du matériel frais, fixé au sublime acétiqué, de Mycena subalpina Höhn., nous avons remarqué l'existence d'un brusque épaississement hémisphérique de la paroi de l'apicule, du côté dorsal de la spore, c'est à dire en direction de l'axe de la baside; cet épaississement, frappant par la coloration pourpre intense à pourpre-noir qu'il prend, existe, non seulement sur les spores chues, mais également sur les spores en place sur le stérigmate, et déjà sur de jeunes spores dont les dimensions et la forme sont encore loin de ce qu'elles seront à maturité.

Réferences

- Besson, M. (1969a). La paroi sporique de Fayodia bisphaerigera (Lange) Kühner en microscopie électroniquee t photonique In C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 268 (D): 3167-3169.
- (1969b). Structure de la paroi sporique des Rhodocybe, Rhodotus et Clitopilus (Agaricales). In C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 269 (D): 142-145.
- (1969c). Architecture et développement de la paroi sporique de *Tubulicium clematidis* (B. et G.) Oberw. (= *Peniophora clematidis* Bourd. et Galz.) en microscopie électronique. In Bull. mens. Soc. linn. Lyon 38: 252-255.
- (1970a). Ultrastructure de la paroi sporique amyloïde et ornée de quelques Hyménomycètes. In C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 271 (D): 964-967.
- --- (1970b). Ultrastructure de la paroi sporique de quelques Agaricales à ornements cyanophiles non amyloïdes. In C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 271 (D): 1508-1510.
- —— (1971). Ultrastructure de la paroi sporique des Laccaria Berk. et Br. (Agaricales). In C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 272 (D): 1078-1081.
- Besson, M. & G. Bruchet, (1971). Recherches sur les spores des *Hebeloma* (Basidiomycètes-Agaricales). *In* Bull. trimest. Soc. mycol. Fr. (sous presse).
- Besson, M. & R. Kühner, (1972a). Recherches morphologiques et ontogéniques sur la paroi sporique et le pore germinatif des *Panaeolus* (Fries) Quélet (Agaricales). *In* C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 274 (D): 1915–1920.
- & (1972b). Recherches sur la structure du pore germinatif des Coprinacées (Agaricales). In C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 274 (D): 2162-2166.
- Besson-Antoine, M. (1972). Contribution à la connaissance de l'infrastructure de la paroi sporique des Hyménomycètes. Thèse, Université de Lyon.
- Besson-Antoine, M. & R. Kühner, (1972a). La paroi sporique et ses différenciations sommitales chez les Naucoriacées. In C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 274 (D): 3091-3095.
- —— & —— (1972b). La paroi sporique chez les Coprinacées (Agaricales). In C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 275 (D): 21-25.
- —— & —— (1972c). L'ornementation sporale des Rhodophyllacées (Agaricales) et son développement. In C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 275 (D): 543-548.
- —— & —— (1972d). Les couches de la paroi sporique des Rhodophyllacées (Agaricales). In C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 275 (D): 1489-1494.
- BULLER, A. H. R. (1958). Researches on Fungi 2. New York.
- Burge, H. A. P. (1966). The structure and development of asterospore. Thèse, Univ. Michigan (inédit).
- CLEMENÇON, H. (1970). Bau der Wände der Basidiosporen und ein Vorschlag zur Benennung ihrer Schichten. In Z. Pilzk. 36: 113-133.
- Furtado, J. S. (1962). Structure of the spore of the Ganodermoideae Donk. In Rickia 1: 227-241.
- GRIFFITHS, D. A. (1971). The fine structure of Basidiospores of *Panaeolus campanulatus* (L.) Fr. revealed by Freeze-Etching. *In* Arch. Mikrobiol. 76: 74-82.

- HEIM, R. (1931). Le genre Inocybe. Paris.
- —— (1962). L'organisation architecturale des spores de Ganodermes. In Revue Mycol. 27: 199-212.
- HUGUENEY, R. (1972). Ontogénèse des infrastructures de la paroi sporique de Coprinus cineratus Quél. var. nudisporus Kühner (Agaricales). In C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 275 (D): 1495-1498.
- Josserand, M. (1941). Étude sur l'ornementation sporique des Lactaires et de quelques autres espèces à spores amyloides. In Bull. trimest. Soc. mycol. Fr. 56: 7-38.
- KÜHNER, R. (1930). Un nouveau groupe d'Agarics leucosporés. In Bull. bimens. Soc. linn. Lyon 9: 67-69.
- --- (1934a). Coprinus narcoticus (Batsch). In Annls Soc. linn. Lyon 68: 95-100.
- —— (1934b). Utilisation du bleu de crésyl en Mycologie systématique. In C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 198: 843-845.
- —— (1948). Structure microscopique de la membrane sporique des Agarics du genre Rhodophyllus Quél. In C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 227: 733-734.
- —— (1972). Recherches en microscopie photonique sur les spores des *Lepiota*. In Bull. Soc. Nat. Oyonnax 19: 27-50.
- KÜHNER, R. & H. ROMAGNESI, (1953). Flore analytique des Champignons Supérieurs. Paris. Locquin, M. (1943). Étude du développement des spores du genre *Leucocoprinus* Pat. (Deuxième partie). *In* Bull. mens. Soc. linn. Lyon 12: 35-43.
- (1945). Le développement des spirales gauches à la surface des spores de Laccaria et quelques remarques qu'il suggère. In Bull. mens. Soc. linn. Lyon. 14: 41-43.
- Meléndez-Howell, L. M. (1967). Recherches sur le pore germinatif des basidiospores. In Annls Sci. nat. (Bot.) XII 8: 487-638.
- Perreau-Bertrand, J. (1967). Recherches sur la différenciation et la structure de la paroi sporale chez les homobasidiomycètes à spores ornées. In Annls Sci. nat. (Bot.) XII 8: 639-746.
- SINGER, R. (1962). The Agaricales in modern taxonomy. Weinheim.
- SMITH, A. H. & R. SINGER, (1964). A monograph on the genus Galerina Earle. New York and London.

Lègende des planches 20 à 23

ABREVIATIONS: Ect, Ectosporium. — Ect S, Ectosporothecium. — End, Endosporium. — End S, Endosporothecium. — ET, Epitunica. — Md, Médulla. — Ms, Médiostratum. — Mx, Myxosporium. — PC, Pseudocorium. — Scl, Sclérosporium. — SM, SMx, Substance myxosporiale résiduelle. — T, Tunica.

PLANCHE 20

1. Lepiota procera, sporée. — 2. Amanita vaginata, sporée. — 3. Coprinus verrucispermus. — 4. Lepista panaeolus, spore jeune. — 5. Aspropaxillus giganteus, sporée. — 6. Gloeocystidiellum porosum. Clichés M. Besson-Antoine (Thèse).

PLANCHE 21

1. Calocybe constricta. — 2. Hebeloma radicosum, exsiccatum NH₄OH. — 3. Fayodia bisphaerigera. — 4. Tubulicium clematidis. Clichés M. Besson-Antoine (Thèse).

PLANCHE 22

1. Scytinostroma hemidichophyticum. — 2. Gloeocystidiellum furfuraceum. — 3. Amanita vaginata, sporée, apicule. — 4. Rhodotus palmatus, apicule. Clichés M. Besson-Antoine (Thèse).

PLANCHE 23

1. Lepiota brebissonii, HCl puis NH₄OH. — 2. Lepiota procera, sporée. — 3. Macrocystidia cucumis. Cliché's M. Besson-Antoine (Thèse).

















